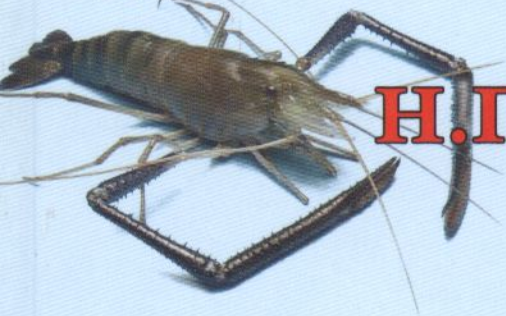


639.51
K56



Н.П. КОВАЧЕВА

АКВАКУЛЬТУРА

ракообразных отряда Decapoda:

камчатский краб

Paralithodes camtschaticus

и гигантская пресноводная креветка

Macrobrachium rosenbergii



Государственный комитет Российской Федерации по рыболовству
Федеральное государственное унитарное предприятие
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (ФГУП «ВНИРО»)

State Committee for Fisheries of the Russian Federation
Federal State Unitary Enterprise
«Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography» (FSUE «VNIRO»)



N.P. Kovatcheva

**Aquaculture of crustacean
of the order Decapoda: red king crab
Paralithodes camtschaticus
and giant freshwater prawn
*Macrobrachium rosenbergii***

Moscow
VNIRO Publishing
2008

Н.П. Ковачева

**Аквакультура ракообразных
отряда Decapoda: камчатский краб
Paralithodes camtschaticus
и гигантская пресноводная креветка
*Macrobrachium rosenbergii***



Москва
Издательство ВНИРО
2008

Редакционный совет ФГУП «ВНИРО»:

канд. геогр. наук *Б.Н. Котенев*, д-р биол. наук *О.Ф. Гриценко*,
канд. биол. наук *В.И. Соколов*, д-р биол. наук *А.И. Глубоков*

Рецензенты:

К.Г. Скрябин, акад. РАН и РАСХН
А.М. Багров, член кор. РАСХН

Ковачева Н.П.

К55 Аквакультура ракообразных отряда Decapoda: камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* и гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii*.— М.: Изд-во ВНИРО, 2008.— 240 с.

На основе результатов 12 летних (1997-2008) исследований особенностей размножения и индивидуального развития ракообразных отряда Decapoda в искусственных и нативных условиях, включавших как классические методы оценки выживаемости, развития и роста, так и современные методы компьютеризованного перманентного анализа физиологического состояния, разработаны биотехники культивирования для поддержания численности природных популяций и товарного выращивания камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* и гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii*.

Разработанные методы культивирования позволяют увеличить степень реализации биопродукционных свойств ракообразных путем снижения смертности, создания оптимальных условий развития и роста. Созданные технологии по искусственному воспроизводству, доращиванию, транспортировке живого камчатского краба и полноциклового товарному выращиванию гигантской пресноводной креветки, являются научной основой для широкого развития отечественных крабоводства и разведения креветок.

Для специалистов в области морской и пресноводной аквакультуры, карценологии, морской биологии и экологии, физиологов, а также работников рыбохозяйственных организаций.

Kovatcheva N.P.

Aquaculture of crustacean of the order Decapoda: red king crab *Paralithodes camtschaticus* and giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*.— М.: VNIRO Publishing, 2008.— 240 p.

Based on the results of 12 year research (1997-2008) of characteristics of reproduction and individual development of crustaceans of the order Decapoda in artificial and native conditions. The study included both classic techniques of assessing survival, development and growth rate, and the contemporary methods of computerized permanent analysis of the physiological condition; culturing biotechniques were generated in order to maintain the abundance of the wild populations, and to rear the red king crab *Paralithodes camtschaticus* and giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* for market.

As developed, the methods of culturing make it possible to raise the degree of realization of the bioproduction properties in crustaceans by lowering the mortality and establishing optimum conditions for the development and growth. The developed techniques for artificial reproduction, additional rearing, delivery of the giant freshwater prawn constitute a scientific foundation for a wide range development of the national cultivation of crab, and for rearing prawns.

The book is designed for experts in mariculture and freshwater aquaculture, carcinology, marine biology and ecology, for physiologists, and for the staff of fishery management organizations.

© Ковачева Н.П., 2008

© Kovatcheva N.P., 2008

© Издательство ВНИРО, 2008

© VNIRO Publishing, 2008

ВВЕДЕНИЕ

INTRODUCTION

В последние десятилетия становится все более очевидной невозможность обеспечить потребности человечества в рыбопродуктах исключительно за счет рыболовства. На современном этапе в ряде стран (Китай, Чили и других) продукция аквакультуры сопоставима по объемам с добычей рыб и ракообразных из природной среды. Мировая аквакультура является наиболее динамично развивающимся направлением производства пищевой продукции. Ежегодный прирост объемов производства аквакультуры составляет более 10% в год, в России в последние несколько лет — около 7%. Мировое производство аквакультуры в 2004 г. составило 59,6 млн. т или 38,1% всего производства гидробионтов. На долю марикультуры приходится около 17,5% — по объему и около 52% — по стоимости. Аквакультура ракообразных в течение долгих лет развивается в странах с тропическим и субтропическим климатом, а в умеренных широтах промышленное культивирование этих гидробионтов занимает скромное место [Владовская и др., 1989; Ackefors, 2000; New, Valenti, 2000; Holdich, 2002; Федорова, 2006]. Наиболее популярными объектами культивирования являются креветки. Так, например, в 2003 г. в мире было выращено 688,3 тыс. т пресноводных ракообразных, в том числе 180,2 тыс. т гигантской пресноводной креветки и 100,0 тыс. т восточной пресноводной креветки [Dickson, 2006, Федорова, 2006]. Актуальность развития аквакультуры ракообразных в Восточной и Центральной Европе и, в частности, в России определяется необходимостью научного обеспечения создания условий для ускоренного социально-экономического развития рыбного хозяйства и экономики в целом и, в особенности, в приморских федеральных округах России: Дальневосточном, Южном и Северо-Западном. В последние годы на рыбном рынке России спрос на продукцию марикультуры, судя по возросшему на два порядка за последние 5 лет импорту ракообразных и моллюсков, не удовлетворяется отечественным рыболовством. Это связано с четкой тенденцией все большего потребления населением наиболее питательной и ценной для здоровья рыбной продукции. Мясо ракообразных относится именно к таким высоко востребованным сегодня продуктам питания. Кроме того, для производства хитина и хитозана в медицинских и технических целях высока потребность в панцирях ракообразных. Развитие хозяйств аквакультуры по производству высокоценной продукции будет способствовать созданию десятков тысяч дополнительных рабочих мест и, тем самым, формированию благоприятных условий для жизни населения всех регионов России.

Другой важнейшей предпосылкой развития аквакультуры ракообразных является назревшая необходимость восстановления метода-

ми аквакультуры численности природных популяций, находящихся в депрессивном состоянии.

Успех акклиматизации камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море показывает принципиальную возможность формирования высокочисленных природных популяций искусственными методами [Орлов, 1963, 1995, 1998; Камчатский краб..., 2001]. Работы по увеличению численности природных популяций за счет выпуска в море личинок и молоди требуют дальнейшего развития и научно-методического обеспечения. Прибрежная зона морей России включает участки, пригодные для искусственного воспроизводства и выращивания морских беспозвоночных: побережья Баренцева моря, Камчатки, Курильских островов, Сахалина, Приморья, Черного, Азовского и Каспийского морей, в общей сложности — около 0,4 млн. км².

Гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii*, благодаря ценным вкусовым качествам, быстрому росту и созреванию, многократности нереста в течение года, в странах с тропическим и субтропическим климатом стала одним из первых объектов аквакультуры ракообразных, для которого была разработана сначала экстенсивная, а затем и интенсивная биотехнология полноциклового выращивания. В последние десятилетия технологии культивирования гигантской пресноводной креветки с использованием теплых вод ГЭС, ГРЭС и ТЭЦ активно разрабатываются во многих странах мира. Однако до настоящего времени в России выполнены лишь фрагментарные исследования по оптимизации и адаптации технологии культивирования к условиям умеренного климата и длинной зимы, при небольших экспериментальных объемах производства.

Деликатесный вкус, высокая стоимость продукции, биологические особенности вида, наличие зарубежных технологий и отечественного опыта делают актуальным оптимизацию промышленной технологии товарного выращивания гигантской пресноводной креветки к условиям России.

Изложенное определяет актуальность разработки биотехники искусственного воспроизводства и культивирования морских и пресноводных ракообразных отряда Decapoda.

В России выделяются следующие четыре предпосылки развития аквакультуры ракообразных.

1. Депрессивное состояние природных популяций многочисленных морских видов, являющихся основой крупномасштабного промысла (в первую очередь — камчатского краба), требует разработки научно-обоснованных методов разведения, с целью восстановления их численности.

2. Недоиспользование энергии теплых сбросных вод ГРЭС, ТЭЦ и т.д. требует интенсификации товарного выращивания гидробионтов в водоемах-охладителях. Продукция в таких водоемах не может быть обильна из-за ограниченности площадей, поэтому их целесообразно использовать для выращивания особо ценных объектов.

3. Огромный, не полностью удовлетворенный, спрос на деликатесную продукцию из живых ракообразных требует интенсификации их культивирования для устойчивого обеспечения потребностей российского рынка.

Материал для настоящего исследования собран в 1997–2006 гг. на экспериментальных и в аквариальных базах России (ВНИРО, ВВЦ и других) (ПРИЛОЖЕНИЕ, табл. 1, 2).

Экспериментальные работы с камчатским крабом проводили: в лаборатории воспроизводства ракообразных ВНИРО, г. Москва в 2000–2006 гг.; в аквариальном комплексе Всероссийского Выставочного Центра, г. Москва в 2000–2001 гг. (передержка самок до выклева личинок); на плавучей базе ООО «Северный проект» в Ура-губе Баренцева моря, г. Мурманск в 2005–2006 гг.

Использовали следующие установки с замкнутой системой водоснабжения (2000–2006 гг.): ручной сборки [Степанов, Смирнов, 1999] объемом 1 и 2 м³ — Павильон рыбного хозяйства, ВВЦ (ПРИЛОЖЕНИЕ, рис. 1); акватроны объемом 200 л (рабочий объем 160 л) и 1 м³ (рабочий объем 800 л, рабочая глубина 0,5–0,7 м) — ВНИРО (ПРИЛОЖЕНИЕ, рис. 2, 3). На плавучей базе использовали бассейны с проточной системой водоснабжения (ПРИЛОЖЕНИЕ, рис. 4).

Работы по культивированию гигантской пресноводной креветки проводили в 1997–2003 гг. в Москве в бассейново-аквариальном комплексе Всероссийского выставочного центра (ВВЦ) с участием Центра современных акватехнологий, а также в аквариальных комплексах лаборатории воспроизводства ракообразных ВНИРО и на базе передержки товарных креветок ООО «ДопТранс». Использовали аквариумы и бассейны замкнутого типа водоснабжения (ПРИЛОЖЕНИЕ, рис. 5, 6). Апробацию отдельных этапов биотехники товарного выращивания креветок проводили на рыбоводном хозяйстве ТЭЦ-22, г. Москва (ПРИЛОЖЕНИЕ, рис. 7), в открытых прудах ОАО «Дельта», ООО СХП «Аквакультура» (Астраханская обл.).

Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность директору ВНИРО к.г.н. Б.Н. Котеневу за постоянную поддержку в процессе реализации программы по искусственному воспроизводству камчатского краба, за предоставленные возможности создания аквариальной базы ВНИРО для проведения экспериментов по разработке биотехнологий на высоком мировом уровне.

Автор искренне признателен всем сотрудникам лаборатории воспроизводства ракообразных ВНИРО: к.б.н А.Б. Эпельбаум, к.б.н. Р.Р. Борисову, к.т.н. А.В. Калинин, Р.О. Лебедеву, А.Г. Тертицкой, Н.В. Кряховой, к.б.н. Е.С. Чертопруд, Р.М. Васильеву, И.А. Загорскому, Д.С. Загорской, А.В. Паршину-Чудину, М.Ю. Назарцевой, Л.А. Нестеровой, Ю.В. Тимофеевой, Д.В. Тырину, аккуратное выполнение которыми экспериментальных работ позволило автору получить достаточно данных для создания и оптимизации биотехнологии

культивирования ракообразных. Специальная благодарность д.с.н. А.В. Жигину за оказанное содействие при культивировании гигантской пресноводной креветки. Особую благодарность хочется выразить сотрудникам ВНИРО к.б.н. В.И. Соколову, 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, а также к.б.н. Б.П. Смирнову и к.б.н. Д.Н. Степанову за совместную работу с гигантской пресноводной креветкой на базе бассейново-аквариального комплекса Центра современных акватехнологий Всероссийского Выставочного Центра. Автор искренне признателен проф., д.б.н. Н. Акефорсу (Proff. N. Ackefors), к.б.н. Б. Стивенсу (Ph. D., B. Stevens), проф., д.б.н. Х. Китаке (Proff. H. Kittaka), д.б.н. С. Шырли (D. Sc., S. Shirley) за предоставленную литературу и консультации.

Фотографии: А.В. Паршин-Чудин, Р.Р. Борисов.

Часть I
АКВАКУЛЬТУРА КАМЧАТСКОГО КРАБА
PARALITHODES CAMTSCHATICUS

Part I
AQUACULTURE OF THE RED KING CRAB
PARALITHODES CAMTSCHATICUS

Глава 1
Биология, распространение и промысел
как основа для оптимизации культивирования

Chapter 1
Biology, distribution and fishing
as a basis for optimization of cultivation

1.1. Биология камчатского краба
1.1. Biology of red king crab

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 [Bouvier, 1896; Накадзава, 1912; Гребницкий, 1980; Закс, 1998 и др.]. В XX веке, в связи с активизацией промысла данного вида, началось активное изучение различных аспектов его биологии.

Камчатский краб является наиболее изученным из всех промысловых крабов, его биология подробно изложена в работах Л.Г. Виноградова [1941, 1946, 1947, 1968, 1969, 1970], Л.Е. Румянцев [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 [1971], М.И. Тарвердиевой [1976], В.Я. Федосеева с соавторами [1986], J. Takeshita et al. [1990], В.Е. Родина с соавторами [1997], А.Г. Слизкина, С.Г. Сафронова [2000]; Камчатский краб... [2001, 2003], С.А. Кузьмина [2002], В.Я. Павлова [2003], Н.П. Ковачевой с соавторами [2005в] и в статьях других авторов.

1.2. Систематика и распространение

1.2. Taxonomy and distribution

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* [Tilesius, 1815] относится к отряду Decapoda, подотряду Anomura, семейству Lithodidae (крабоидов). Термин «крабоиды» был предложен 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].

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 о-ва Хонсю и вдоль американского побережья от залива Нортон-Саунд до о-вов Королевы Шарлоты [Виноградов, 1946]. Орензанс с соавторами приводят ссылки на нахождение этого вида в Чукотском море [Orensanz et al., 1998].

В Охотском море обитают две крупные популяции краба: западно-камчатская и аяно-шантарская, в Беринговом море — бристолевская, а в заливе Аляска — аляскинская популяция. Кроме них известны сравнительно малочисленные популяции: северно- и южно-приморская, западно-сахалинская, зал. Анива и зал. Терпения, южно-курильская, хоккайдская и восточно-камчатская популяции [Родин, 1985; Левин, 2001].

Продуктивность популяции зависит от многих факторов, в числе которых, прежде всего, климато-океанологические условия и промысел. 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].

Ареал обитания камчатского краба представлен на рис. 1.1.

Основные биотопы камчатского краба располагаются в пределах шельфовой зоны и свала глубин: скалы и россыпи камней, богатые эпифауной, песчаные и песчано-илистые грунты. Крабы обитают при солености не менее 32‰ и температуре от +2 до +7 °C, однако во время сезонных и онтогенетических миграций встречаются в диапазоне температур от -2 до +18 °C [Павлов, 2003]. А.Н.Голиков и О.А.Шаркало предложили определять оптимальную температуру обитания вида как диапазон от зимней температуры у южной границы ареала до летней у северной границы, а лимитирующие значения температуры

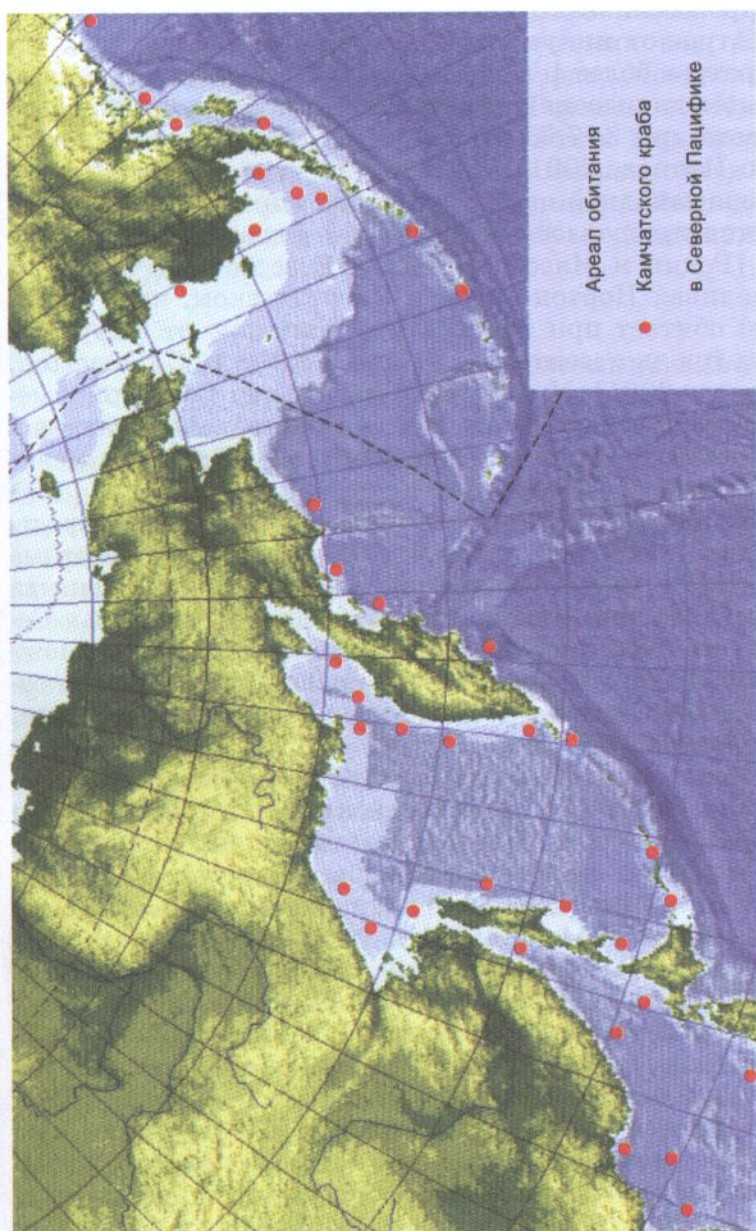


Рис. 1.1. Ареал обитания *P. camtschaticus*
 Fig. 1.1. Range of *P. camtschaticus*

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 этого вида, краб преимущественно встречается при температуре от минус 1 до 2 °С, но наибольшие уловы отмечали при температуре более 1 °С на глубине 120–200 м. Летом краб держится в широком диапазоне температур — от отрицательной до 10 °С (наиболее часто при 3–7 °С) на глубине менее 100 м [Виноградов, 1946, цит. по Иванов, 2001]. Камчатский краб обитает даже в очень суровой северо-западной части Охотского моря, но его популяция здесь отличается тугорослостью, и ширина карапакса самцов не превышает 21 см [Родин и Мясоедов, 1982]. В восточной части Берингова моря, в заливах Нортон-Саунд и Бристольском, краб зимой (декабрь — апрель) обитает при температуре примерно от минус 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 зал. Аляска до Бристольского залива в Беринговом море) наиболее многочислен краб на глубинах не менее 50 до 200 м [Wolotira et al., 1993].

По мнению Б.Г. Иванова [2001], судя по термотолерантности 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 годов XX века в Государственном океанографическом институте (ныне ВНИРО) и Тихоокеанском институте рыбного хозяйства (ныне ТИНРО-центр) впервые возник вопрос об акклиматизации камчатского краба в Баренцевом море, а в начале 30-х годов 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 было перевезено и выпущено около 10000 экземпляров молоди и 5000 экземпляров взрослых особей камчатского краба, в том числе самок с икрой. Выпуск крабов производился в основном в бухте Большая Волоковая и Мотовском заливе, а также — в небольших губах Кольского залива и на прилегающей к нему акватории [Орлов, 1994]. К настоящему времени в Баренцевом и Норвежском морях сформировалась новая, самовоспроизводящаяся популяция камчатского краба. Ареал популяции занимает акваторию прибрежных районов от Лофотенских островов Норвежского моря на западе до Гусиной банки о-ва Колгуева и воронки Белого моря на востоке Баренцева моря [Orlov, Ivanov, 1978; Kuz-

min, Olsen, 1994; Беренбойм, 2001, Кузьмин, Гудимова, 2002]. В Северном бассейне камчатский краб отмечен на глубинах до 320 м [Кузьмин, 2000].

Хорология камчатского краба в Баренцевом море связана с зонами проникновения теплых атлантических вод. Наиболее плотные скопления отмечены в Варангер-фьорде, Мотовском заливе и прибрежной зоне Восточного Мурмана [Герасимова, Кузьмин, 1997]. Икраные самки сосредоточены в основном в Варангер-фьорде и Мотовском заливе. Личинки, которые выклеваются в этих же районах, дрейфуют на восток, вплоть до Канинской банки. Немигрирующая молодь скапливается в местах, наиболее благоприятных для оседания и их дальнейшего развития.

1.3. Промысел и состояние запасов ***1.3. Fishery and status of stock condition***

Дальний Восток (Far Eastern Seas). Промысел камчатского краба в российских дальневосточных морях ведется у Западной Камчатки, в Татарском проливе (у берегов Сахалина и Хабаровского края), в Приморье и в Аяно-Шантарском районе Охотского моря. Ранее камчатский краб активно добывался также у Южных Курил и в заливе Анива (Сахалин), но в результате снижения численности краба, эти районы на настоящий день практически утратили свое промысловое значение. Кроме того, незначительные запасы этого вида имеются у Северных Курил, у берегов Магаданской области в северной части Охотского моря и у Восточной Камчатки (Петропавловско-Командорская рыболовная подзона). Основным районом добычи в пределах исключительной экономической зоны (ИЭЗ) России (СССР) был и остается шельф Западной Камчатки. Вылов камчатского краба в этом районе Охотского моря достигал в отдельные годы 58–60 тыс. т. До конца 1990-х гг. в этом районе добывали 70–95% от суммарного вылова камчатского краба по всем дальневосточным морям.

В.П. Шунтов [1985] приводит данные по вылову камчатского краба у Западной Камчатки за 60-летний период, начиная с середины 1920-х гг., а в работе Б.Г.Иванова [Ivanov, 2002] временной ряд вылова продолжен до 2000 г. Детальный анализ материалов по вылову и состоянию запасов камчатского краба в разных районах Дальневосточных морей выполнен В.С.Левиным [2001]. По Сахалино-Курильскому региону сведения по биологии и промыслу этого вида обобщены в работе А.К. Клитина [2003].

Многочисленные нарушения правил рыболовства в сочетании с естественными причинами вызвали резкое уменьшение численности основных популяций камчатского краба [Глотов, Блинов, 2006]. Наиболее сильно на рыбохозяйственной промышленности сказалось об-

вальное падение в последнее десятилетие численности промысловых самцов западно-камчатской популяции. Если в середине 1990-х гг. в районе Западной Камчатки объем допустимого улова (ОДУ) составлял 85–95% от суммарного рекомендуемого изъятия камчатского краба во всех морях Дальнего Востока, то в 2003 г. вклад Западной Камчатки уже не превышал 50% (рис. 1.2)

Однако не только у Западной Камчатки наблюдается столь резкое сокращение ОДУ. С 1995 по 2000 гг. промысловая численность популяции камчатского краба у западного Сахалина сократилась в 5 раз (с 2703 до 573 тыс. экз.), в 8,6 раза (с 2,41 до 0,28 экз. на стандартную ловушку) снизились уловы на усилие. С 1998 г. по 2000 г. доля яловых самок возросла с 1,7% до 7,1%. В 1998 г. произошло более чем двукратное снижение численности промысловых самцов и сокращение занимаемых скоплениями крабов площадей [Клитин, 2003].

Популяция камчатского краба юго-восточного Сахалина не испытала сильного пресса браконьерского промысла и сохранила свою численность. Браконьерский промысел камчатского краба у Южных Курильских островов, а также длительный и интенсивный промысел кукумарии и камбал в Южно-Курильском проливе траловыми орудиями лова, при котором в прилове попадает значительное количество молоди и половозрелых особей камчатского краба – основные причины снижения численности популяции. В результате, в период с 1991 по 1995 гг. общая численность самцов камчатского краба в Южно-Курильском проливе снизилась в 12 раз [Клитин, 2002].

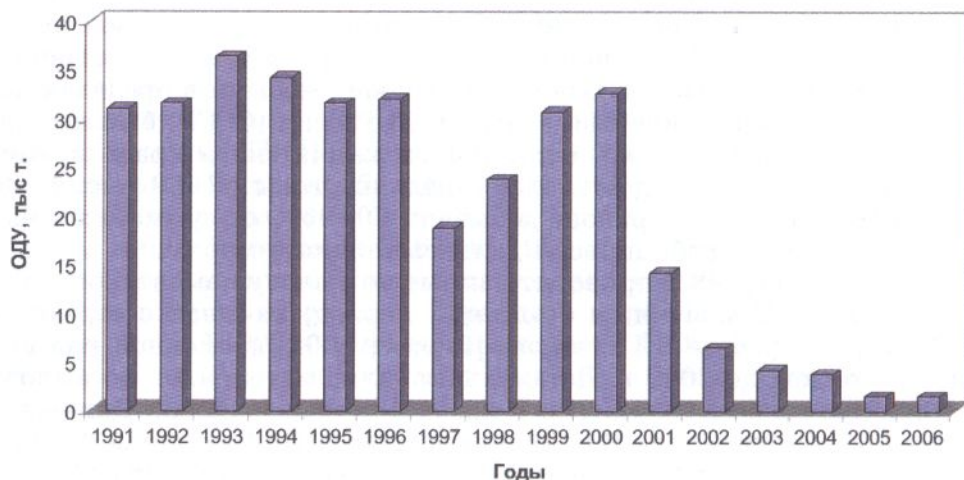


Рис. 1.2. Динамика объемов ОДУ камчатского краба у Западной Камчатки (1991–2006 гг.), тыс. т

Fig. 1.2. Total available catch dynamics (TAC) of red king crab in West Kamchatka (1991–2006), thousand ton

Важно понимать, что помимо прямого влияния промысла (вылов самцов промыслового размера) существует опосредованное. В.Е. Родин с соавторами [1996] отмечают значительный прилов молоди самок на Западной Камчатке, а также крабов с низким наполнением конечностей мышечной тканью (50–60%). Так, в прикамчатских водах от 45 до 75% улова составляют маломерные, некондиционные промысловые крабы и самки с икрой, которых после сортировки выбрасывают в море. Пребывание крабов в ловушках и на палубе вызывает стрессовое состояние, приводящее впоследствии к смещению сроков линьки и нереста, серьезным повреждениям, биохимическим изменениям в гемолимфе и т.п. [Слизкин, Сафронов, 2000; Павлов, Тальберг, 2001, 2005; Иванов, Соколов, 2003].

Таким образом, на настоящий момент большинство эксплуатируемых популяций камчатского краба находятся в той или иной степени в депрессивном состоянии. Особи одной из немногих, сравнительно благополучных популяций — Аяно-шантарской характеризуются тугорослостью. В основном районе промысла у Западной Камчатки в последние годы наблюдается уменьшение средних размеров самцов, а также снижение численности крупноразмерных особей.

Баренцево море. На Северном бассейне ситуация в настоящее время противоположная обстановке на Дальнем Востоке. Камчатский краб в этом регионе не является аборигенным видом. Его вселение произошло в 1960-х годах.

Начиная с 1974 года, в Баренцевом море при промысле рыбы стали попадаться единичные особи камчатского краба. К началу 1990-х гг. его численность стала настолько высока, что встал вопрос о появлении нового перспективного промыслового объекта в этом регионе. В 1994 г. был начат экспериментальный лов краба [Орлов, 1995].

С 1992 г. сотрудники ПИНРО, а затем и норвежские биологи стали проводить активное изучение состояния запасов и распределения камчатского краба в Северо-Восточной Атлантике. В 1993 г. вопрос о камчатском крабе был впервые включен в повестку дня заседания Смешанной российско-норвежской комиссии по рыболовству (СРНК). С этого времени начались регулярные совместные исследования вселенца [Беренбойм, 2006].

В 2004 г. был открыт промышленный лов камчатского краба в Баренцевом море.

За время исследования популяция камчатского краба существенно расширила свой ареал в Баренцевом море, а ее численность только в российской ИЭЗ выросла со 117 тыс. экз. в 1993 г. до 12546 тыс. экз. в 2000 г., в том числе промысловый запас увеличился с 13 тыс. экз. до 1513 тыс. экз. [Кузьмин, 2002]. В 1996 г. общий запас краба оценивался в 1 млн. экз. По данным ПИНРО, в 1995–1997 гг. биомасса камчатского краба в Баренцевом море была оценена в 1,84 тыс. т [Беренбойм, 2001]. Верхний предел численности может составить 15 млн. особей, или 45 тыс. т [Иванов, 2001].

Начиная с 2000 г., рост численности промысловых самцов стал еще более заметен. Так, если в 2000–2001 гг. промысловый запас, по данным ПИНРО, составлял около 1,5 млн. экз., то по результатам съемки 2002 г. эта цифра выросла более чем в 2 раза и превысила 3 млн. экз. Столь резкий рост численности объясняется вступлением в промысел урожайного поколения.

Расчеты ОДУ до 2000 г. проводили при условии 25%-го уровня изъятия от величины промыслового запаса, а с 2001 г., на основании «предосторожного подхода» к эксплуатации недавно натурализовавшегося в регионе вида, рекомендован 20%-й уровень изъятия. Изменения рекомендованных объемов ОДУ камчатского краба в 12-мильной прибрежной зоне РФ и ИЭЗ Баренцева моря с 1994 по 2007 гг. представлены на рис. 1.3.

До 2003 г. включительно все изъятие камчатского краба в пределах российской ИЭЗ Баренцева моря осуществлялось исключительно в рамках научно-экспериментального лова под контролем ученых. С 2004 г. примерно половина квоты была выделена для проведения специализированного промысла, который осуществляется без обязательного присутствия на борту научных сотрудников. Каковы будут последствия открытия специализированного промысла камчатского краба в Северо-Восточной Атлантике пока сказать сложно. В случае дальневосточного развития событий (массовые нарушения правил рыболовства, такие как нелегальный вылов, оставление ловушек в рабочем состоянии, работа в районах с высокой концентрацией

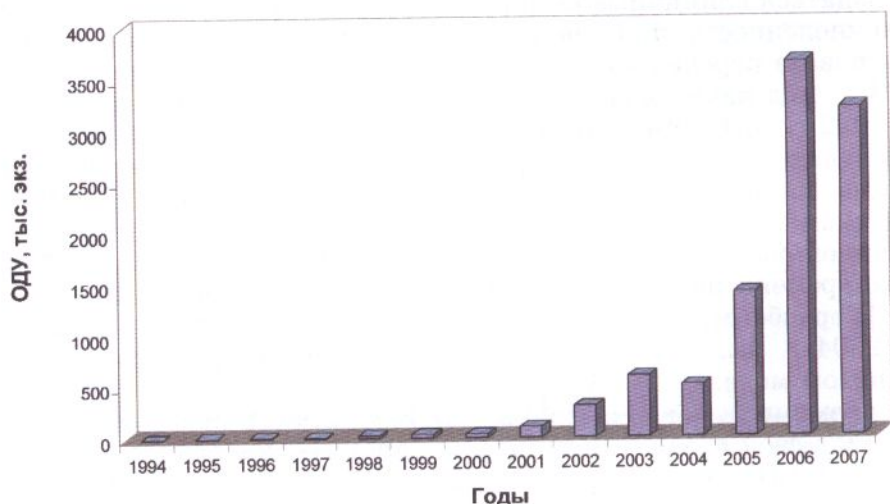


Рис. 1.3. Динамика ОДУ камчатского краба в российской ИЭЗ Баренцева моря, тыс. экз.

Fig. 1.3. TAC dynamics of red king crab in Russian EEZ in the Barents Sea, thousand ind.

особей непромыслового размера и самок и т.д.) можно предполагать быстрое снижение численности [Соколов, Ковачева, 2004, 2005; Беренбойм, 2006].

К одному из важных факторов негативного воздействия на популяцию камчатского краба следует отнести траловый промысел донных рыб в Баренцевом море. По данным ПИНРО, прилов камчатского краба при этом виде промысла может составлять 1000–1500 экз. за траление [Кузьмин, Гудимова, 2002]. По данным зарубежных исследователей, смертность крабов под воздействием донного тралового промысла может достигать 80% [Armstrong et al., 1993].

Во время ведения ловушечного лова камчатского краба, фактическая смертность от промысловых операций не ограничивается только изъятием коммерческих самцов, но и включает гибель самок и особей непромыслового размера, смертность которых пропорциональна количеству подъемов их со дна на борт судна и может достигать 80–90% при шестикратном поднятии и опускании с интервалом в 2–3 дня. В результате одного подъема смертность непромысловых крабов (самок и пререкрутов) может достигать 7% [Иванов, Соколов, 2003]. В районах с повышенной концентрацией молодежи эта проблема становится довольно серьезной. Так, по данным мониторинговых работ 2002 г., в Варангер-фьорде Баренцева моря в январе – марте доля самцов непромыслового размера составляла в уловах ловушек около 25%. В ноябре в Мотовском заливе самцы с шириной карапакса менее 15 см составляли 50% всех самцов в уловах. Доля непромысловых самцов может сильно колебаться в зависимости от времени года и района работ, но в любом случае непромысловые особи составляют существенную часть уловов.

Также как и на Дальнем Востоке, в Баренцевом море отмечено массовое появление некондиционных крабов со слабым наполнением конечностей и мягкими наружными покровами. Так, в течение промыслового сезона 1999 г. их доля повысилась с 8 до 24%, а в 2000 г. — с 20–25 до 40–50% от общего количества крабов [Сенников, Шацкий, 2002; Камчатский краб..., 2003].

Депрессивное состояние запасов заставляет искать пути восстановления численности природных популяций и рационализации лова. Ограничения промысла камчатского краба вплоть до полного запрета (в частности, на Южных Курилах в течение 1975–1987 гг.) не привели к восстановлению численности. В настоящее время официальный вылов камчатского краба у побережья Сахалина и Курильских островов не превышает 600 т и имеет тенденции к дальнейшему снижению [Клитин, 2003]. Следовательно, решение проблемы возможно только путем комплексного подхода с одновременным применением, во-первых, ограничительных и контрольных мероприятий, во-вторых, искусственного разведения камчатского краба с целью выпуска на акватории, где не полностью реализован биопродукцион-

ный потенциал экосистем, и доращивания до товарного качества некондиционных промысловых самцов.

1.4. Воспроизводство

1.4. Reproduction

Воспроизводство является наиболее значимым периодом жизни. Успешное воспроизводство обеспечивает рождение полноценного потомства, рост численности и пространственное расширение вида и популяции [Милейковский, 1976].

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.Круса [Kruse, 1993] — от 45 до 500 тыс. шт., по информации В.Е.Родина [1985] — 72–445 тыс. икринок, при средней — 206 тысяч. Плодовитость самых мелких (с шириной карапакса менее 90 мм) составляет в среднем 32 тыс. шт. [Родин, Мясоедов, 1982]. Крупные самки с шириной карапакса более 16 см, в зависимости от района обитания, имеют плодовитость от 445 до 564 тыс. икринок [Родин, 1985; Клитин, 1996а; Клитин, 2002, 2003].

Вследствие изъятия самцов промыслом, а также рассинхронизации линочного цикла, при размножении начал образовываться дефицит половозрелых самцов, который достиг максимума в конце 1990-х годов. Этот фактор, по-видимому, и явился основной причиной увеличения доли яловых самок и отсутствия в последние годы урожайных поколений во многих популяциях [Otto, 1986; Лысенко, 2001; Павлов, Тальберг, 2001, 2005].

В последнее время как в нативном ареале, так и в районе акклиматизации отмечено снижение индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) камчатского краба. Так, по данным А.К.Клитина [2003] с 1986 по 1996 г. ИАП у западного Сахалина снизилась в 1,75 раза — с 316,2 до 180,3 тыс. икринок. В Ура-губе Баренцева моря в 1995–2002 гг. также зарегистрировано устойчивое уменьшение плодовитости [Матюшкин, 2003]. Уменьшение на 30% индивидуальной плодовитости самок камчатского краба в наиболее многочисленных размерных классах от 120 до 150 мм в промысловый сезон 1999–2000 гг. по сравнению с 1994–1998 гг. отмечают и другие авторы [Сенников, Шацкий, 2002]. По мнению авторов исследований, главной причиной снижения плодовитости являются официальный промысел и браконьерский лов, приводящие к омоложению нерестового стада за счет изъятия крупных самцов и, частично, самок. Последнее повышает травматизм самок, в первую очередь, крупных, а также находящихся на их абдомене икринок.

По оценкам разных авторов, в пределах нативного ареала камчатского краба минимальная длина карапакса (ДК) 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 (ШК) — 130,6 мм или ДК — 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 ШК 80 мм, массовое созревание происходит при ШК свыше 130 мм [Wallace et al., 1949; Powell and Nickersen, 1965 a; Weber, 1967; Matsuura et al., 1972; Powell et al., 1972; Macintosh et al., 1979; Somerton, 1980; Родин, Мясоедов, 1982; Кочнев, Галимзянов, 1986; Otto, 1986; Stevens, Macintosh, 1986; Hsu, 1987; Otto et al., 1990; Kruse, 1992]. В Баренцевом море созревание наступает при более крупных размерах особей по сравнению с другими районами обитания [Кузьмин и др., 2004].

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.].

Во время спаривания краб подходит очень близко к берегу, так как косяки самцов и самок встречаются друг с другом в более подогретых прибрежных водах (2–4 °C).

Оплодотворение у камчатского краба внешнее. Перед спариванием самец удерживает самку за клешни в течение 3–7 дней (положение «рукопожатия», рис. 1.4) до тех пор, пока самка не перелиняет. 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 [Федосеев, Родин, 1986; Nakanishi, 1987; Федосеев, Баранова, 1996].

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

А.М. Сенников и А.В. Шацкий [2002] 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 нерест начинался в марте – апреле и заканчивался в июне. В условиях повышенного теплосодержания водных масс в 2000 г. он проходил в феврале – начале мая.

Таким образом, негативные изменения структуры нерестовых частей популяций камчатского краба, отмеченные в последние годы как на Дальнем Востоке, так и в Баренцевом море, а также неблаго-



Рис. 1.4. Спаривание камчатского краба — положение «рукопожатия»
(аквариальная — ВНИРО)

Fig. 1.4. Red king crab mating — in «handshaking» position (VNIRO aquaria)

приятные для раннего развития климато-океанологические условия вызывают снижение интенсивности и успешности воспроизводства. Тем самым, биопродукционный потенциал вида реализуется не в полном объеме. Достижение максимального использования биопродукционного потенциала возможно лишь методами аквакультуры, путем создания контролируемых условий.

1.5. Ранний онтогенез ***1.5. Early ontogeny***

Ранний онтогенез в значительной степени определяет формирование урожайности поколений, численность которых на ранних стадиях развития является отправной точкой при долгосрочном прогнозировании запасов. В наибольшей мере это относится к водным

членистоногим с полным развитием, имеющим в жизненном цикле длительную фазу пелагической личинки, при метаморфозе которой возможна дополнительная существенная гибель по сравнению с видами с неполным развитием [Матюшкин, Ушакова, 2002]. Несмотря на бесспорную значимость раннего онтогенеза для понимания закономерностей формирования структуры популяций промысловых гидробионтов, его изучению уделяется недостаточно внимания. Сведения о раннем периоде жизни камчатского краба в естественной среде ограничены даже для Дальневосточного региона [Матюшкин, Ушакова, 2002]. В Баренцевом море исследования камчатского краба в основном посвящены взрослому периоду жизни. Одна из причин такого положения заключается в трудоемкости наблюдений в естественных условиях.

Эмбриональный период *Embryonic period*

Икринки камчатского краба прикрепляются под абдоменом самки к волоскам плеоподов за счет оболочки, которая вытягивается, образуя переплетающиеся полые стебельки. При этом икринки не имеют физиологической связи с организмом самки, эмбрионы питаются исключительно за счет желтка. Это позволяет в искусственных условиях инкубировать икринки отдельно от самки.

В естественных условиях самки носят оплодотворенные икринки до выклева личинок.

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 глаз эмбриона и заканчивается развитие его внутренних органов (стадия зоэа). К зиме, в основном, завершается формирование эмбриона, и до весны он остается в латентном состоянии [Виноградов, 1941].

Продолжительность эмбрионального периода 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 скорость развития и

выживаемость личинок, является температура воды. Подробное исследование влияния температуры на эмбриональное развитие камчатского краба проведено Т. Наканиши [1987].

Личиночный период *Larvae period*

Исследованиям личиночного периода развития камчатского краба в естественных условиях посвящен ряд работ [Marukava, 1933; Виноградов, 1945, 1946; Макаров, 1964, 1966; Takeuchi; Клитин, 1999, 2003; Кузьмин, 2000; Матюшкин, Ушакова, 2002 и др.].

Из икринки вылупляется личинка, называемая презоза. Презоза имеет длинный abdomen и головогрудь, покрытую продолговатым гладким карапаксом, сложные фасеточные глаза и зачатки ротовых и грудных конечностей [Зубкова, 1964]. Во многих работах, посвященных морфологии ранних стадий развития декапод, стадия презоза не описывается, хотя указывается при периодизации онтогенеза [Sato, Tanaka, 1949; Sato, 1958; Hoffman, 1968; Nakanishi, 1987; Abrunhosa, Kittaka, 1997a]. Данные в литературе по морфологии и поведению презоза камчатского краба очень скудные [Sato, Tanaka, 1949a; Sato, 1958; Abrunhosa, Kittaka, 1997a].

После линьки презоза превращается в зоза. В ходе развития личинки камчатского краба проходят четыре стадии зоза (I–IV). Зоза имеет короткую широкую головогрудь, прикрытую карапаксом и длинный тонкий abdomen. На переднем крае карапакса имеется рострум, на заднем крае расположены два длинных, направленных назад, шипа. Зоза держатся в толще воды и совершают вертикальные суточные миграции, довольно часто встречаясь в приповерхностном слое [Сафронов, 1981; Shirley, Shirley, 1987].

Определяющими факторами расселения личинок являются продолжительность пелагического периода их жизни, скорость течений и динамика вод. Пелагические личинки задерживаются в местах пониженных скоростей течения, в антициклонических круговоротах, где происходит опускание вод, а также на стыке водных масс и течений [Слизкин, Сафронов, 2000].

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 выклев личинок 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 нереста. В уме-

ренные или теплые годы выклев личинок происходит в прибрежных водах на глубине 30–50 м. В эти годы выживаемость личинок, как правило, хорошая [Милейковский, 1970а, 1976; Родин, Лаврентьев, 1974; Галкин, 1982].

Определяющим фактором, оказывающим существенное влияние на протяженность переноса личинок беспозвоночных, является продолжительность их пелагической жизни. В результате аквариальных наблюдений было установлено, что продолжительность пелагического развития личинок камчатского краба, в первую очередь, определяется температурой воды и количеством пищи [Marukawa, 1933; Shimizu, 1939; Sato, 1958; Kurata, 1960; Nakanishi, 1985; Ефимкин, Микучич, 1987]. Данные по продолжительности личиночного периода в естественных условиях немногочисленны. Так, продолжительность всех 4 стадий зоеа в естественных условиях составляет от 60 до 80 суток [Takeuchi, 1962; Баканев, Кузьмин, 1999; Клитин, 2002, 2003]. 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. Для полного завершения развития зоеа I в марте – апреле 1999 г. потребовалось 28 суток и 66 градусо-дней, для развития зоеа II — 21 сутки и 79 градусо-дней.

В остальные годы [1991–1999] наблюдали либо выход личинок в планктон, либо нерегулярно отмечали их поимки на промежуточных стадиях развития (табл. 1.1). Такие данные позволяют получить лишь очень приблизительные оценки продолжительности личиночного периода [Клитин, 2002, 2003].

Массовый выклев личинок камчатского краба в заливах Западного Мурмана, судя по количеству в планктоне зоеа I, продолжается около 2 месяцев. Общая продолжительность нахождения личинок в

Таблица 1.1. Сроки и продолжительность развития личинок камчатского краба в 1991–1999 гг. у западного побережья Сахалина [Клитин, 2002, 2003]

Table 1.1. Terms and duration of red king crab larvae development in 1991–1999 on the West coast of Sakhalin [Klitin, 2002, 2003]

Год	Дата выхода в планктон	Дата наблюдений	Продолжит. развития, сут.	Средняя температура, °C	Градусо-дни
1991	≈15.03	4–9.05	≈73	4,65	≈340
1994	23.03	4–10.06	78	4,58	357
1998	≈3–5.04	18–27.04	н.д.	н.д.	н.д.
1999	28–30.03	13–18.05	≈79	4,42	≈350

н.д. — нет данных, no data

планктонных сообществах Баренцева моря составляет 3–4 мес. [Камчатский краб..., 2001; Кузьмин, Гудимова, 2002, Матюшкин, Ушакова, 2002].

У побережья Западного Мурмана личиночный период развития камчатского краба обычно проходит в марте – апреле при температуре воды ниже 2 °С. Известно, что при низкой температуре продолжительность личиночного развития возрастает в несколько раз по сравнению с развитием при оптимальной температуре [Зубкова, 1964; Казаев, 1995; Kurata, 1960]. В лабораторных экспериментах установлено, что при температуре ниже 3 °С личинки первой стадии — зоза I могут существовать в течение длительного времени, но в период очередной линьки чаще всего погибают [Зубкова, 1964]. Следовательно, при температуре ниже 2 °С не только увеличивается продолжительность развития, но и смертность.

При неблагоприятных условиях среды смертность зоза I может достигать 93,5% [Marukawa, 1933]. При прохождении каждой последующей стадии развития численность личинок снижается на порядок [Marukawa, 1933; Левин, 2001; Камчатский краб..., 2003; Клитин, 2003]. Это определяет личиночный период, в особенности его первую стадию, как наиболее уязвимый в развитии камчатского краба [Макарова, 1966; Nakanishi, 1987; Ковачева, 2002a]. К сожалению, точные данные по выживаемости личинок камчатского краба в естественной среде отсутствуют.

К настоящему времени в функциональной структуре мезозоопланктонного сообщества побережья Западного Мурмана личинки камчатского краба заняли существенное положение. В период выклева масса личинок в пробе может достигать 70% от общей биомассы мезозоопланктона [Баканев, 2001]. В весенние месяцы личинки камчатского краба, образуя концентрации высокой плотности, являются важным объектом питания донных и пелагических рыб побережья.

Одна из основных причин уменьшения численности поколения в личиночный период развития десятиногих ракообразных заключается в прессе планктонофагов [Макаров, 1966, Tyler, 1996, Левин, 2001]. По данным М.В. Ушаковой [2001], главным потребителем личинок камчатского краба на Западном Мурмане 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). V.G. Wespestad с соавторами [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 годов прошлого столетия.

Уточнение методами аквакультуры продолжительности развития личинок и их выживаемости в разных условиях обитания имеет важ-

ное значение для повышения точности оценок состояния природных запасов камчатского краба и прогнозирования динамики их численности, поскольку наибольшие ошибки возникают из-за недостатка знаний именно о ранних этапах онтогенеза. Уменьшение гибели личинок за счет отсутствия пресса хищников — еще одна значимая задача аквакультуры камчатского краба.

Наличие жесткого экзоскелета обуславливает скачкообразный рост ракообразных в отличие от позвоночных животных, у которых рост является непрерывным процессом [Passano et al., 1960; Мина, Клевезаль, 1976]. Скачкообразный рост камчатского краба происходит во время линек, в ходе которых разрушается и сбрасывается старый и образуется новый экзоскелет. После освобождения крабов от старого экзоскелета, ткани животного быстро набухают в результате абсорбции воды через наружные покровы и жаберы [Kurata, 1960b; Уитон, Лосон, 1989]. Во время послелиночного периода наблюдается активное образование тканевых белков и снижается содержание воды в тканях. В связи с этим, весовой рост камчатского краба происходит в периоды между линьками и равен нулю или даже может быть отрицательным в периоды линек.

Первая линька личинки происходит через несколько минут после выклева. Плавающая личинка — зоэа линяет 4 раза за два месяца, после чего происходит метаморфоз в постличинку — глаукотэ (постличиночный период). Последняя линяет, превращаясь в малька.

Данные по росту личинок камчатского краба в естественной среде малочисленны. Например, в Баренцевом море по данным С.В. Баканева [2001] зоэа I, II, III и IV имели длину вместе с рострумом $3,39 \pm 0,02$; $3,80 \pm 0,10$; $4,27 \pm 0,04$ и $4,60$ мм, соответственно (табл. 1.2).

Переход личинок на экзогенное питание наблюдается на 3–4-й день после выклева, хотя остатки желточного мешочка могут сохраняться еще в течение нескольких дней, вплоть до перехода в стадию зоэа II.

Таблица 1.2. Характеристика личинок *Paralithodes camtschaticus* в прибрежных районах Баренцева моря в 1996–1999 гг. [Баканев, 2001]

Table 1.2. Characteristic of larvae *Paralithodes camtschaticus* in the coastal Barents Sea area in 1996–1999 [Bakanev, 2001]

Стадия	n	Период наблюдения в планктоне	Температура в придонном слое, °C	Глубина, м	Плотность распределения, экз/м ³	Длина M±m, мм
I	2760	9.04–13.05	–0,19–1,73	36–200	0,03–51,74	3,39±0,02
II	1184	9.04–17.05	–0,19–3,06	53–194	0,05–43,92	3,80±0,10
III	37	3.05–26.05	2,15–3,06	53–133	0,11–1,75	4,27±0,04

Личинки камчатского краба планктофаги. Основным кормом для личинок служат диатомовые водоросли и личинки раков *Balanus balanoides* в первой и второй науплиальных стадиях [Marukawa, 1933; Зубкова, 1964]. Кроме этого, личинки краба могут потреблять личинок многощетинковых червей и другие планктонные организмы [Казаев, 1995; Kurata, 1960].

Установлено, что дефицит животного корма негативно влияет на выживаемость личинок [Зубкова, 1964]. Н.А. Зубкова [1964] изучала питание зоза I в зал. Петра Великого при раннем (февраль – начало марта) и более позднем (вторая половина марта – апрель) выклеве. Основным кормом личинок раннего выклева служила растительная пища. В кишечнике у личинок была отмечена зеленая масса и панцири диатомовых водорослей. Основным кормом личинок камчатского краба второго пика выклева были личинки баянусов. Личинки первого выклева в течение месяца не перешли на стадию зоза II, а личинки второго выклева, при той же температуре воды, успешно перелиняли через 18–20 суток. Науплии баянуса являются более питательным кормом, и совпадение их выклева с выходом крабовых личинок имеет большое значение для выживания последних. Подобные наблюдения были проведены на акватории Ура-губы Баренцева моря [Матюшкин, Ушакова, 2002]. Среди мелких массовых форм планктона, которые можно отнести к кормовым объектам личинок камчатского краба, заметно выделяются науплии Cirripedia и Copepoda. Выход в планктон личинок Cirripedia часто отождествляется с наступлением биологической весны, поскольку они являются первыми массовыми формами меропланктона.

В прибрежье Западного Мурмана первые зоза *P. camtschaticus* появляются еще до начала наступления биологической весны на фоне бедных планктонных сообществ, представленных почти исключительно зимующими формами голозоопланктона [Матюшкин, Ушакова, 2002]. Из всех видов десятиногих раков, обитающих в Баренцевом море, только у камчатского краба наблюдаются такие ранние сроки размножения. Второй пик выклева личинок камчатского краба совпадает с выклевом остальных местных видов Decapoda, например рака-отшельника (*Pagurus pubescens*). [Кузнецов, 1964; Беренбойм, 1992; Ушакова, 2001]. В этот период обычно начинается весеннее повышение температуры и массовое развитие фито- и зоопланктона, многие виды которого являются для личинок кормовыми объектами. Основной период размножения камчатского краба приходится на март – апрель [Кузьмин, Гудимова, 2002], и то что максимум численности личинок приурочен к более позднему сроку, вероятно, является следствием высокой смертности рано выклюнувшихся личинок. Помимо развития кормового планктона, повышение температуры приводит к сокращению продолжительности развития и, следовательно, меньшей гибели личинок от хищников-планктофагов [Матюшкин, Ушакова, 2002].

Главными инструментами добычи и первичной механической обработки пищи у личинок камчатского краба являются конечности. Выбор пищевого объекта во многом зависит от возможности конечностей захватить, удержать и подготовить его к дальнейшей обработке в желудочно-кишечном тракте, а это, в свою очередь, определяет доступную кормовую базу и, в конечном итоге, рост и выживаемость камчатского краба. Поэтому важно изучать морфологию конечностей, используемых крабом при питании, щетиночное вооружение и характер совершаемых ими движений [Sato, Tanaka, 1949; Эпельбаум, 2004, Epelbaum et al., 2006].

Тело представителей отряда Decapoda состоит из 19 сегментов, каждый из которых несет по паре конечностей. Объединяясь, сегменты образуют главные отделы тела или тагмы. Тагмы могут образовывать отделы более низкого ранга или функциональные комплексы. У камчатского краба выделяют три тагмы. Первая представляет собой первичную голову (протоцефалон), в состав которой входят предротовая лопасть (acron), стебельчатые глаза, первая и вторая пары антенн и верхняя губа (labrum) [Беклемишев, 1969]. С функциональной точки зрения протоцефалон является сенсорным отделом тела. Вторая тагма состоит из одиннадцати слившихся сегментов, прикрыта карапаксом и несет следующие пары конечностей: верхние челюсти (мандибулы), на которые налегают парагнаты (двулопастная нижняя губа), две пары нижних челюстей (максилл), три пары ногочелюстей (максиллипед) и пять пар грудных конечностей (перейопод). Последняя тагма — абдомен, или брюшко, состоит из шести сегментов и заканчивается анальной лопастью (тельсоном). Конечности брюшного отдела представлены брюшными ножками (плеоподами) и уроподами [Павлов, 2003].

Планктонные личинки камчатского краба имеют неполный набор конечностей по сравнению со взрослыми крабами. Конечности и придатки тела на стадии зоэа представлены фасеточными глазами, двумя парами антенн, верхней губой, мандибулами, парагнатами, двумя парами максилл и тремя парами максиллипед. Перейоподы на всех стадиях зоэа представлены в виде зачатков. На стадии зоэа III появляются уроподы, а на стадии зоэа IV — зачатки плеопод [Sato, Tanaka, 1949].

В работах некоторых исследователей имеются детально проработанные рисунки отдельных конечностей и придатков тела, входящих в состав пищедобывательного аппарата на определенных стадиях развития краба [Sato, Tanaka, 1949; Kurata, 1964; Abrunhosa, Kittaka, 1997a]. Однако на этих рисунках изображены лишь некоторые конечности. Кроме того, рисунки выполнены по стандартной методике и служат, прежде всего, для определения видовой принадлежности и идентификации стадий развития краба. Как правило, они дают хорошее представление о морфологии отдельных конечностей, но на

основании этих рисунков трудно представить план строения и функционирование пищедобывательного аппарата. Для этого требуется изучение взаиморасположения и определение характера функциональных связей между элементами пищедобывательного аппарата. По-прежнему остается не выясненным, какие конечности личинок участвуют в захвате и обработке пищи, каков принцип их работы и функции.

Способы и объекты питания ракообразных отличаются значительным разнообразием. По способу добывания пищи всех ракообразных можно разделить на фильтраторов, ловцов, собирателей и т.д. Рассматривая конструктивные особенности пищедобывательных аппаратов ракообразных, В.Я. Павлов выделяет два основных механизма захвата пищи — фильтрационный и грасперный (от англ. *grasp* — хватать). Фильтраторы используют естественные или искусственно созданные конечностями токи воды, отсеживая из них пищевые частицы с помощью своеобразных фильтров, образованных щетиночным вооружением. Грасперный механизм представляет собой дифференцированный захват пищи при помощи специализированных конечностей; в его основе лежит механизм, работающий по принципу клешней или щипцов. В конструкции пищедобывательных аппаратов многих ракообразных могут быть обнаружены оба механизма; в таком случае выделяют фильтрационный и грасперный отделы [Павлов, 2000].

Личинки многих декапод на стадии зоэа обладают смешанным типом питания, используя для фильтрации конечности торакального отдела: максиллипеды и перейоподы. Переход к послеличиночным и ювенильным стадиям развития связан с оседанием на дно, преобразованием фильтрационных конечностей ловчей сети в ходильные и переходом на грасперный тип питания. При этом, перейоподы берут на себя локомоторную функцию, обеспечивая передвижение по субстрату и функцию первичного захвата пищи. Максиллипеды, функционировавшие у личинок как фильтрационные или грасперные конечности, осуществляют обработку пищи, а их экзоподиты индуцируют токи воды [Павлов, 2000].

У личинок камчатского краба закладка перейопод и плеопод происходит на стадии зоэа и на протяжении всего личиночного периода они представлены слаборасчлененными зачатками [Sato, Tanaka, 1949; Kurata, 1964; Макаров, 1966]. Они лишены щетиночного вооружения и, в соответствии с этим, не могут образовывать ловчую сеть. Следовательно, можно предположить, что на стадии зоэа личинки камчатского краба являются грасперами. Однако в литературе отсутствует описание пищедобывательного аппарата и способов захвата пищи личинками камчатского краба.

Послеличиночной период *Post larvae period*

Завершение личиночного периода развития камчатского краба в районе Ура-губы Баренцева моря обычно наблюдается в июне [Матюшкин, Сенников, Ушакова, 2000]. В это время личинки переходят к придонному образу жизни и после очередной линьки превращаются в глаукотоз, продолжительность существования которой составляет около 20 суток. Глаукотоз вначале ведет планктонный образ жизни, а затем, найдя подходящий субстрат, оседает [Stevens, Kittaka, 1998]. Данные по распространению глаукотоз и продолжительности стадии в природе отсутствуют. М.В. Ушакова [2001] сообщает, что в первой половине июня в желудках сайды были обнаружены сотни зоэа IV и десятки экземпляров глаукотоз (с длиной карапакса 3,8–4,3 мм, шириной — 1,3–1,8 мм). Возможной причиной отсутствия прямых наблюдений является непродолжительность стадии. Причем, на протяжении первой части стадии особь продолжает вести планктонный образ жизни, затем переходя к донному, что еще более затрудняет изучение глаукотоз в натуральных условиях.

Литературные данные относительно питания глаукотоз камчатского краба сравнительно немногочисленны и противоречивы. Некоторые исследователи описывают глаукотоз как питающуюся стадию развития. В качестве возможных пищевых объектов для глаукотоз крабоидов в аквариальных условиях описаны кусочки морских креветок [Nakanishi, 1987], веслоногие рачки *Artemia* sp. [Левин, 2001] и кусочки двустворчатых моллюсков рода *Protothaca* [Hoffman, 1968]. Кроме того, в литературе упоминаются случаи каннибализма на стадии глаукотоз [Nakanishi, 1987; Левин, 2001].

Однако существуют литературные данные и в пользу того, что глаукотоз камчатского краба, также как и глаукотоз некоторых других крабоидов, не питается. Об этом свидетельствует целый ряд морфологических и анатомических признаков. Редукция конечностей пищедобывательного аппарата на стадии глаукотоз описана для камчатского краба [Sato, Tanaka, 1949a,b; Nakanishi, 1987; Abrunhosa, Kittaka, 1997a] и таких представителей семейства Lithodidae, как *Paralithodes platypus* [Hoffman, 1968; Abrunhosa, Kittaka, 1997a], *Lithodes aequispinus* [Haynes, 1982], *Lithodes maja* [Anger, 1996], *Paralomis hystrix* [Konishi, 1994] и *Paralomis granulosa* [Campodonico, Guzman, 1981]. Экспериментально доказано, что такие виды, как *Lithodes maja*, *L. aequispinus* и *Paralomis granulosa* могут развиваться без пищи от вылупления из икринки до стадии глаукотоз. Однако при полностью лецитотрофном развитии глаукотоз погибают, не превращаясь в мальков [Campodonico, Guzman, 1981; Anger, 1996]. Личинки камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* не способны к полностью лецитотрофному развитию: без пищи зоэа погибают в течение четырех

дней [Kurata, 1959]. Наблюдения показали, что глаукотоз *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* и *P. platypus* при выращивании в аквариальных условиях не питались и впоследствии успешно линяли, превращаясь в мальков [Abrunhosa, Kittaka, 1997a]. Выживаемость и продолжительность межлиночного периода глаукотоз этих видов крабов одинаковы, вне зависимости от того получали они пищу или нет [Abrunhosa, Kittaka, 1997b]. При кормлении глаукотоз камчатского краба в их желудках не обнаруживали остатков пищи [Nakanishi, 1988]. Таким образом, вопрос о способе питания глаукотоз камчатского краба на данный момент до конца не выяснен. Окончательный ответ может быть получен при постоянном наблюдении за глаукотоз камчатского краба на протяжении всей стадии. Такое исследование возможно только при содержании в искусственных условиях.

Данные последних лет указывают на то, что и для представителей других семейств отряда Decapoda характерно наличие непитающихся стадий. Так, имеется достаточно подтверждений того, что омары сем. Palinuridae не питаются на стадии puerulus [Nishida et al., 1990; Wolfe, Felgenhauer, 1991; Lemmens, Knott, 1994]. Отсутствие активного питания и редукция конечностей пищедобывательного аппарата на стадии мегалопа, соответствующей стадии глаукотоз у крабовидов, описано для таких видов раков-отшельников из сем. Paguridae, как *Pagurus samuelis* [Coffin, 1958], *P. bernharus* [Bookhout, 1964; Dawirs, 1981], *P. alatus* [Bookhout, 1972] и *P. branchiomastus* [Koniishi, Quintana, 1987].

В литературе практически отсутствуют данные относительно строения пищеварительной системы камчатского краба на ранних стадиях развития. Только Ф. Аbruноза и Д. Киттака исследовали функциональную морфологию желудочно-кишечного тракта *Paralithodes camtschaticus* на стадии зоэа IV, глаукотоз и малька первой стадии развития [Abrunhosa, Kittaka, 1997a, b]. Их исследования показали, что план строения пищеварительной системы в целом схож на всех стадиях развития краба и соответствует плану строения пищеварительной системы других ракообразных. Ротовое отверстие помещается с брюшной стороны в передней части головогруды и ведет в короткий пищевод, впадающий в объемистый желудок. Желудок имеет хитиновую выстилку и состоит из передней — кардиальной части, выполняющей у всех ракообразных функции накопления, размельчения и начала переваривания пищи, и задней — пилорической части, функция которой в значительной мере сводится к отделению жидких и мелкоизмельченных компонентов от более крупных частиц. В пилорической части желудка имеется фильтрационный пресс, способствующий отделению жидких и полужидких фракций от твердых крупных частиц пищи, поступающих через особую хитиновую трубку сразу в полость задней кишки [Иванов и др., 1983]. Из желудка часть жидких фракций попадает в среднюю кишку, от которой, как у мно-

гих других декапод, отходят два слепых отростка или дивертикула [Factor, 1981; McLauchlin, 1983; Factor, 1995]. Большая часть жидких фракций пищи из фильтрационного пресса через особые отверстия попадает в полость гепатопанкреаса — железы, которая выполняет у ракообразных синтез и секрецию различных ферментов, резорбцию пищи и другие функции [Barker, Gibson, 1977]. Ф. Абруноза и Д. Киттака выявили несомненные признаки редукции пищеварительной системы камчатского краба на стадии глаукотоз. Слабое развитие щетинок для перемешивания пищи на стенках желудка и отсутствие желудочной мельницы свидетельствуют в пользу того, что глаукотоз не питается [Abrunhosa, Kittaka, 1997b].

Молодь Juveniles

Примерно через двадцать дней глаукотоз превращается в ювенильного краба, называемого в промысловой практике мальком.

Данные относительно биологии ранневозрастной молоди получены в основном в ходе экспериментов, проводившихся в искусственных условиях. Одна из причин такого положения заключается в трудоемкости сбора фактического материала. Во-первых, ранняя молодь ведет скрытный образ жизни. Во-вторых, она населяет труднодоступные для облова участки. К тому же, молодь редко создает концентрации, позволяющие вылавливать ее в необходимом для исследования количестве [Камчатский краб..., 2001; Матюшкин, 2002].

Камчатский краб в Баренцевом море характеризуется как прибрежный вид. В наибольшей мере данное утверждение можно отнести к молоди. Основной зоной обитания молодых крабов является прибрежная полоса от литорали до глубины 100–150 м. Фактически, ранняя молодь камчатского краба населяет те же биотопы, что и молодь десятиногих раков 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 во время водолазных исследований в прибрежной зоне Баренцева моря молодь камчатского краба была обнаружена практически на всех глубинах, начиная от уреза воды до 40–60 м [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 мальков [Виноградов, 1941; Масленников и др., 1999].

Места с мягкими грунтами считаются непригодными для обитания мальков [Клитин, Низяев, 1999; Loher, Armstrong, 2000]. Излюб-

ленными местами обитания молоди 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. Таломы известковой водоросли литотамнион представляют собой идеальное укрытие для молоди, которая, благодаря своей окраске и форме, почти неразличима на их фоне [Матюшкин, 2002].

На Аляске и в восточной части Берингова моря сеголетки камчатского краба обнаруживаются преимущественно среди эпифауны (гидроиды, мшанки, полихеты и колонии мидий), прикрепленными к твердому субстрату, вроде гравия и ракушечника, что свидетельствует о возможности их оседания и прохождения метаморфоза на тех же субстратах [McMurray et al., 1984; Stevens and MacIntosh, 1991; Stevens, 2003]. В районе о. Кадьяк 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 коллектора, покрытые гидроидами [Donaldson et al., 1991; Blau et al., 1994]. На юго-востоке Аляски мальки камчатского краба обнаружены в сублиторальной зоне среди гальки и изредка — среди гидроидов, прикрепленных к докам (T. Shirley, personal communication). Т. Лохер и Д. Армстронг [Loher, Armstrong, 2000] установили, что глаукотоз в три раза чаще оседают на гравий по сравнению с ракушечником.

В Баренцевом море (Ура-губа) сеголетки и особи в возрасте около 1 года отмечены преимущественно на глубине 0–15 м [Сенников, Матюшкин, 1996; Матюшкин, 2002] в реофильных сообществах известковых водорослей *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 мальки размером от 1,5 до 5,0 мм (ШК) отмечены в диапазоне глубин от 13 до 22 м в сообществах красных водорослей и обрывках талломов десмарестии; годовики с ШК 10–15 мм — от уреза воды до 50 м в сообществах офиур, мидий, модиол, гребешков, морских ежей, балянусов.

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.

Сразу после окончания метаморфоза размеры мальков составляют 1,9–2,0 мм. Скорость роста молоди находится в прямой зависимости от температуры воды [Казаев, 1995]. По данным В.Я. Федосеева и Н.И. Григорьевой [2001], в заливе Посыет в сентябре — октябре размеры мальков обычно составляют 6,0–7,3 мм, а в холодные годы — 5,5 мм. У берегов Камчатки, где вода значительно холоднее, чем в

Посьете, по данным М.И. Тарвердиевой [1974], сеголетки камчатского краба имеют размеры 2,0–5,0 мм.

Ширина карапакса мальков в условиях Японского моря через год после выклева личинок достигает 7–8,5 мм [Marukawa, 1933; Виноградов, 1968]. Выращивание мальков камчатского краба на коллекторах в Приморье показало, что во второй половине первого года жизни ширина панциря мальков достигает 7 мм, 2-го года — 24 мм, третьего — 32 мм [Федосеев, Григорьева, 1999]. Есть данные, что в зимний период в Баренцевом море (губы Ура и Кислая) рост и развитие мальков сильно замедляются или даже полностью прекращаются [Матюшкин, 2000; Камчатский краб..., 2001]. Аналогичные факты остановки роста мальков в зимний период отмечены в Японском море [Казаев, 1995].

По данным лабораторных наблюдений А.П. Казаева [1995], при температуре 1,3–2,3 °С продолжительность межлиночных интервалов у мальков может возрастать до 94–108 дней.

Выживаемость, скорость развития и роста, включая точное определение возраста, являются важными показателями при расчетах динамики численности гидробионтов, определении их биопродукционного потенциала и оценке их состояния в целях прогнозирования. Детальное исследование закономерностей развития и роста достижимо лишь методами аквакультуры, которые дают возможность наблюдать за развитием одной и той же группы особей (в природе повторное наблюдение одних и тех же особей в принципе невозможно) на протяжении длительного периода. При этом могут создаваться заданные условия среды, что позволяет управлять биологическими процессами, происходящими в организме камчатского краба.

По типу питания, камчатский краб является в основном бентофагом, но рыбы и водоросли тоже могут составлять часть пищевого рациона [Фенюк, 1945; Куличкова, 1955; Тарвердиева, 1976]. Спектр питания камчатского краба существенно варьирует в зависимости от места обитания [Кун, Микулич, 1954; Тарвердиева, 1976, 1979]. Так, в районе Курил в пище камчатского краба доминируют плоские морские ежи *Echinirahnius*, а в Северных районах Татарского пролива — моллюски, на востоке Сахалина — ракообразные. В пищевой рацион камчатского краба в Баренцевом море входят иглокожие (морские ежи, звезды, офиуры), полихеты, моллюски, ракообразные, рыбы [Герасимова и др., 1996; Герасимова, Кочанов, 1997; Павлов, 2001; Кузьмин, Гудимова, 2002].

Сведения о питании камчатского краба у западного побережья Камчатки содержатся в работах В.Ф. Фенюк [1945], В.А. Куличковой [1955], М.И. Тарвердиевой [1974]; у западного побережья Сахалина — у М.С. Кун и Л.В. Микулич [1954], В.А. Куличковой [1955]; в Беринговом море — у М.И. Тарвердиевой [1976, 1978], С.М. Чебанова [1965]; в заливе Рока (о. Итуруп) и у юго-восточного Сахалина —

у М.С. Кун и Л.В. Микулич [1954]; в заливе Анива (о. Сахалин) — у А.К. Клитина [1996а, б].

Литературные сведения о питании молоди в тихоокеанском регионе незначительны [Виноградов, 1968; Тарвердиева, 1974; Marukawa, 1933; Dew, 1990]. М.И. Тарвердиева [1974] приходит к выводу, что в состав пищи мальков камчатского краба входит бентос всех основных групп, но главным образом офиуры, губки, двусторчатые моллюски, полихеты и баянусы. С возрастом пищевой спектр расширяется. С увеличением глубины состав пищи также становится более разнообразным.

Молодь крабов, агрегированная в «кучи», по данным К. Dew [1990] у берегов Аляски питалась 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 крабов из губы Ура. Пища молоди в районе исследований включала представителей донной фауны, фитобентоса, детрита и различных органических остатков. 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]. По данным А.В. Ржавского и М.В. Переладова [2003], спектр питания молоди 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. В предлиночном состоянии крабами потребляются, в первую очередь, объекты с высоким содержанием кальция, такие как моллюски и иглокожие [Логвинович, 1945].

В пище молоди 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 мальков, наблюдаются расширение спектра потребляемых животных и растительных объектов и уменьшение доли органических остатков детрита.

У малька первой стадии развития сложный желудок. В его кардиальной части имеются хитиновые пластинки и зубцы желудочной мельницы, позволяющие крабу перемалывать крупные куски пищи. В целом желудок малька близок по строению к желудку взрослого краба [Abrunhosa, Kittaka, 1997a; Левин, 2001]. Дивертикулы средней кишки по форме сходны с дивертикулами глаукотоз, но несколько большего размера. Пищеварительная железа отличается от таковой на стадии глаукотоз наличием парных верхних выростов. Задняя кишка, как и на стадии зоэа, проходит через весь абдомен [Abrunhosa, Kittaka, 1997a, б].

Лимитирующими развитие молоди факторами, как и для личинок, являются абиотические (температура воды, гидрохимические

показатели и др.) и биотические факторы (хищники). 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. В отдельных случаях треска питалась исключительно мальками камчатского краба, количество которых в желудке достигало 50 экз. [Матюшкин, 2002].

Не менее важное воздействие на молодь камчатского краба оказывают 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]. Например, в 1998 г. в районе зал. Пильтун была установлена буровая платформа с площадью основания 46 км². Для установки было вынуто несколько сотен тысяч кубометров природного грунта и на это место засыпан строительный камень [Лебедев, 2000].

Таким образом, более полная реализация бипродукционных свойств вида в ранние периоды онтогенеза, когда особи наиболее уязвимы, и в природе происходит максимальная за весь период индивидуального развития гибель, может быть достигнута только методами аквакультуры. Повышение выживаемости и сокращение продолжительности развития возможно путем создания условий, максимально приближенных к оптимальным, прежде всего, температуры воды и обеспеченности кормом, а также за счет снижения каннибализма.

Глава 2

Краткая история аквакультуры камчатского краба

Chapter 2

Brief description of the red king crab aquaculture history

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 особь на всех этапах онтогенеза [Закс, 1936; Орлов, 1962, 1963, 1994, 1996]. Так, А.П. Казаев в 1933 г., после того как по инициативе И.Г. Закса в 1932 г. впервые была предпринята попытка доставить взрослых крабов в Мурманск, провел инкубацию икры и выращивание личинок при различных солености и температуре воды [цит. по Орлов, 1995]. Ранние попытки (30-х гг.) транспортировки икринок краба и икраных самок не удались: в пути все особи погибали [Казаев, Плечкова, 1996]. В этой связи была поставлена задача экспериментального изучения возможностей транспортировки икринок 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. Девять икраных самок в четырех емкостях объемом от 50 до 100 л были доставлены в Мурманск за 128 ч. Их содержали в искусственных условиях в аквариальной Мурманского Морского Биологического института (ММБИ) в проточном бассейне в течение нескольких месяцев. Температура воды в бассейне была на 1–1,5 °C выше, чем температура в губе Дальнезеленецкой. В зависимости от сезона, температура воды изменялась от 0,2 °C в зимний период до 13 °C — 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 обитания: высокая плотность посадки (размер бассейна, где содержались 12 самок — 207×64×100 см) при недостаточном водообмене. Икринки, вынашиваемые самками, на 100% были поражены грибом сапролегнией. Отмечалось загнивание панциря, а в тех местах, где панцирь загнивал, поселялось множество нематод [Зубкова, 1964]. В январе 1961 г. начался выклев личинок, 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 выклева. В момент линьки большая часть личинок погибла [Зубкова, 1964; Orlov, Karpevich, 1965; Орлов, Карпевич, 1999].

При транспортировке с Дальнего Востока на Северный бассейн 12,4 млн. икринок в изотермических ящиках находились отдельно от самок, их выживаемость составила около 50%. Дальнейшую инкубацию проводили в сетчатых аппаратах, установленных в губе 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 икряных самок.

Искусственное культивирование камчатского краба является другим возможным методом восстановления численности природных популяций. Х. Марукава [1933] и несколько позже И.Г. Закс [1936] указывали на необходимость создания «краборазводников» с целью восстановления запасов краба. Задача «краборазводника» была сформулирована следующим образом: «сбор весной зое 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».

В настоящее время рассматриваются следующие основные направления аквакультуры камчатского краба.

Экстенсивная аквакультура в море в естественных условиях:

- сбор послеличинок и мальков 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 и др., 1999; Федосеев, Григорьева, 1999, 2001];
- доращивание в садках, до товарного качества некондиционных промысловых особей, отловленных в море [Damsgard, 2000, Альтов и др., 2005].

Интенсивная аквакультура в контролируемых заводских условиях на берегу:

- получение потомства от выловленных в море самок, выращивание жизнеспособной молоди и ее выпуск в открытое море, либо в изолированные заливы, губы, бухты [Mortensen, Damsgard, 1996; Левин, Желтоножко, 2000; Ковачева, 2000, 2002а, б, 2005; Ковачева и др., 2005а, в; Иванов, Щербакова, 2005; Ковачева, 2006а, б];
- подращивание пререкрутов крабов до товарного размера [Ковачева и др., 2005б; Ковачева и др., 2008];
- доращивание до товарного качества некондиционных промысловых особей, отловленных в море [Альтов и др., 2005; Kovatcheva, 2006].

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 краба. В 1934–1942 гг. на опытной станции рыболовства о. Хоккайдо Д. Шимицу [Shimizu, 1939] удалось выращивание личинок на естественной морской воде до стадии глаукотоза, а Т. Каваи [Kawai, 1940] — до ювильной стадии. С 1934 по 1937 гг. на промыслово-биологической станции ТИНРО на о. Петрова проводились наблюдения за ростом и питанием краба-стригуна и камчатского краба в аквариальных условиях [Логвинович, 1945].

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

Т. Наканиши с соавторами изучал развитие личинок и молоди камчатского краба в бассейнах с проточной морской водой. В результате этих исследований получены данные по росту и выживаемости при различных условиях культивирования, включая плотности посадки и особенности режима кормления [Nakanishi et.al., 1974; Nakanishi, Naryu, 1981; Nakanishi, 1987]. Ю. Куватани [1989] описывает схему культивирования личинок в бассейнах с проточной морской водой.

Первый норвежский опыт получения личинок и жизнестойкой молоди камчатского краба в лабораторных условиях на норвежской научно-исследовательской станции по аквакультуре в г. Тромсё подробно освещен в работах Б. Дамсгарда и А. Мортенсена [Mortensen, Damsgard, 1996; Damsgard, 2000]. Личинок выращивали при температуре воды 5–7 °С, глаукотоз — 8–10 °С и солености 32–35‰. Основным кормом служили декапсулированные науплии артемии. Наупление I мальковой стадии зарегистрировано при 420 градусо-днях с момента вылупления. В дальнейших норвежских экспериментах начальная плотность посадки глаукотоз составляла 3000 шт/м². Через 450 суток особи достигли 6 мальковой стадии развития [Mortensen, Damsgard, 1996]. За период с 45-х по 175-е сутки после оседания средняя масса мальков краба увеличилась с 4,3 до 138,5 мг, длина карапакса — с 1,8 до 5,9 мм. По прошествии 450 суток средняя масса крабов достигла 3,2 г при длине карапакса 17,1 мм (максимально до 8 г и 23 мм). Среднесуточный прирост составлял 3% от массы тела краба в начале и около 1% в конце опыта.

Достигнутые в г. Тромсё показатели роста молоди краба несколько ниже, чем в природе, и уступают полученным американскими

учеными на Аляске [Stevens, Munk, 1990]. Норвежские исследователи находят объяснение этому факту в слабой изученности пищевых потребностей молоди краба на данном этапе и, как результат, недостаточном соответствии им задаваемого корма.

Выживаемость крабов в условиях эксперимента была очень низкой. За первые 45 дней наблюдений численность сократилась на 50%, а через 150–180 дней величина ее упала до 5, 9 и 14% в разных вариантах опыта [Mortensen, Damsgard, 1996]. Показано, что основной причиной столь высокой смертности краба в личиночный и мальковый периоды является каннибализм — один из решающих факторов при разработке промышленных биотехнологий ракообразных. Известно, что именно в связи с этим потерпели неудачу попытки промышленного культивирования в Норвегии широкопалого рака и омара.

На Российском Дальнем Востоке работы по получению личинок в аквариальных условиях на проточной морской воде проводились в 1980–1981 гг. на побережье зал. Петра Великого (Японское море) в научно-производственном центре «Заповедное», представляющем собой модульный цех для выращивания трепанга [Культивирование..., 1987]. Позже, в 2005 г. в том же цехе были проведены эксперименты по получению и выращиванию личинок до малькового периода, с последующим содержанием мальков в садках [Иванов, Щербакова, 2005]. Выживаемость от зоза I стадии 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 °C до 10–13 °C.

Сотрудники КамчатНИРО изучали возможности получения и выращивания личинок краба в бассейнах с проточной водой [Желтоножко и др., 2000].

С 2000 г. во ВНИРО начаты работы по искусственному воспроизводству камчатского краба в системах замкнутого цикла водообеспечения [Kovatcheva, 2001; Ковачева, 2002а, б; Ковачева и др., 2005а, в; Ковачева, 2006а, б].

В задачи нашего исследования входило развитие интенсивных методов аквакультуры камчатского краба, а именно — разработка промышленной биотехники культивирования камчатского краба как на наиболее уязвимых ранних стадиях онтогенеза, так и на более поздних стадиях — пререкрутов и некондиционных промысловых самцов. Схема искусственного воспроизводства камчатского краба приведена на рис. 2.1.

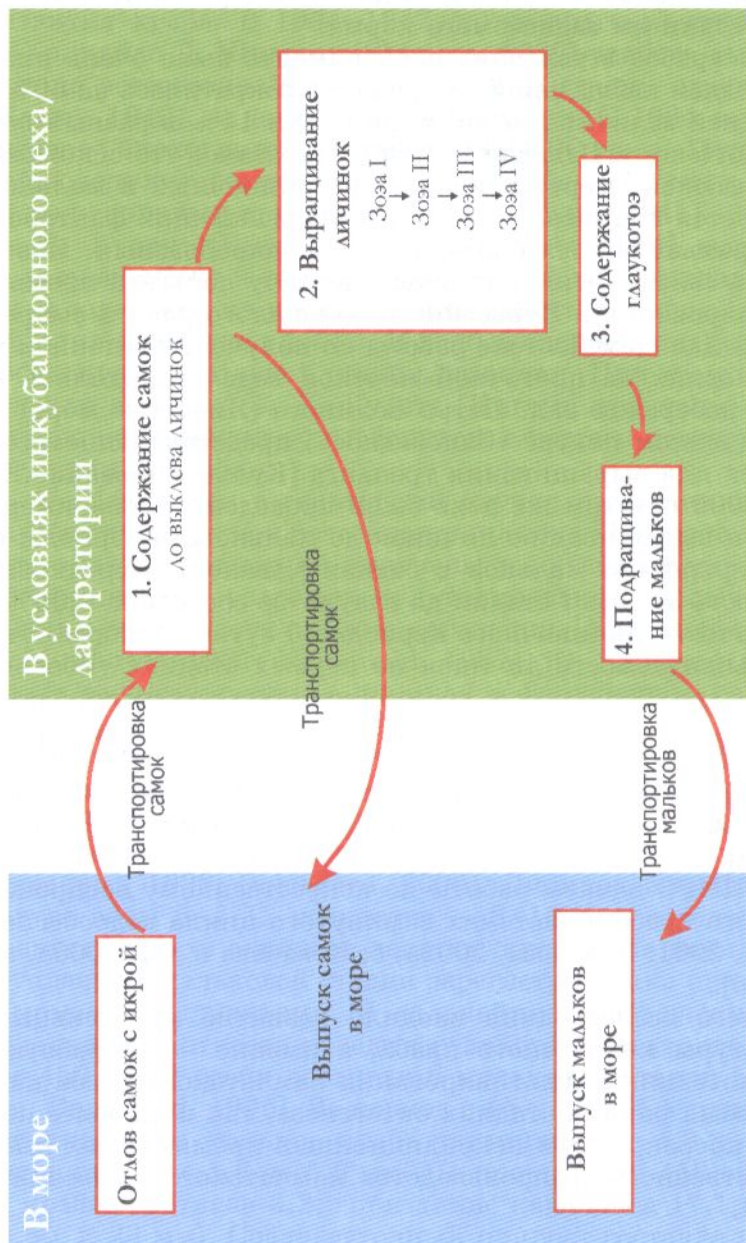


Рис. 2.1. Основные этапы искусственного воспроизводства камчатского краба заводским способом

Fig. 2.1. The main stages in red king crab artificial reproduction — factory methods

Глава 3 Эмбриональный период

Chapter 3 Embryonic period

Создание и поддержание оптимальных условий в ходе всего эмбрионального периода камчатского краба, продолжительность которого в среднем составляет 280–300 суток, — трудоемкий и дорогостоящий процесс [Зубкова, 1964; Культивирование..., 1987; Nakanishi, 1987 и др.]. В этой связи, искусственное воспроизводство камчатского краба, в особенности в полупромышленных и промышленных масштабах, экономически целесообразно начинать с инкубации икринок, находящихся на завершающих этапах эмбриогенеза.

Для целей настоящего исследования отлов самок проводили с учетом климато-океанологических особенностей конкретного года и данных по ходу эмбриогенеза камчатского краба в районе вылова в условиях предшествующих лет с таким расчетом, чтобы выклев личинок наступил через 7–14 дней после доставки самок в контролируемые условия.

Отлов икраных самок производили на Дальнем Востоке в конце марта, на Баренцевом море — в середине марта. Ширина карапакса самок, использованных для экспериментов, составляла от 94 до 169 мм. В момент вылова возраст эмбрионов составлял около 9–10 месяцев (табл. 3.1).

Важным моментом, определяющим успешность транспортировки самок и выклева личинок, является передержка самок после вылова (не менее 2 суток) в живорыбных трюмах на судне или в защищенных от шторма садках в море с целью адаптации к условиям транспортировки и дальнейшего выращивания. При транспортировке са-

Таблица 3.1. Сроки отлова самок
Table 3.1. Terms of red king crab female catch

Год/Количество самок, шт.	Море	Дата вылова	Начало выклева	Размер самок, ШК-мм
2000/4	Японское	31 марта	12 апреля	143–169
2001/3	Баренцево	20 марта	29 марта	110–116
2002/3	Баренцево	19 марта	23 марта	94–103
2003/3	Баренцево	17 марта	26 марта	108–115
2004/3	Баренцево	18 марта	25 марта	110–115
2005/4	Баренцево	10 марта	18 марта	105–118

мок температура воды в специальных транспортных термоизолированных контейнерах не отличалась от температуры морской воды в месте вылова более чем на 2–4 °С. Контроль и регулирование температуры, а также аэрирование воды являлись обязательными условиями наших работ при транспортировке и передержке самок. Акклимация самок и эмбрионов к искусственным условиям выращивания за счет плавного повышения температуры воды позволили избежать негативных последствий стресса при дальнейшем выращивании [Ковачева, 2002а, б; Ковачева и др., 2004а; Kovatcheva, 2001].

В момент прибытия в Москву, развивающаяся икра находилась на последней стадии эмбрионального развития, цвет икры — светло-коричневый (бежевый) с глазками (рис. 3.1).



Рис. 3.1. Стадии развития икры

Fig. 3.1. Stages of eggs development

На каждой самке в зависимости от размеров особей было около 150–200 тыс. икринок (рис. 3.2).

Камчатский краб — стеногалинный вид, обитающий в условиях солености 32–35‰. Толерантность к изменениям солености выше на ранних стадиях онтогенеза: эмбрионы за 30 дней до вылупления личинок выдерживают соленость от 23 до 40‰ [Nakanishi, 1987; Орлов, 1998]. При воспроизводстве камчатского краба в искусственных условиях соленость воды поддерживали в пределах 32–35‰, что соответствует диапазону колебаний солености в районах обитания краба у побережья Тихого океана и Баренцева моря.

Наши наблюдения за самками камчатского краба показали, что особи избегают яркого света и активно передвигаются по емкости в поисках затененного участка. Поэтому в бассейнах, где содержали самок, создавали участки с меньшей освещенностью [Ковачева и др., 2005в].

Сроки выклева определяются, прежде всего, температурой воды в период эмбрионального развития [Sato, 1958; Weber, 1967; Shirley, Shirley, 1989a; Баканев, Кузьмин, 1999; Федосеев, Григорьева, 2001;



Рис. 3.2. Икра на плеоподах самки (абдомен отогнут)

Fig. 3.2. Eggs on the female pleopods (abdomen turned-back)

Матюшкин, 2000; Сенников, Шацкий, 2002; Камчатский краб..., 2003 и др.]. Так, на акватории Ура-губы Баренцева моря в 2002–2006 гг. ранний выклев 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. выклев камчатского краба в Ура-губе начинался в конце марта-апреле и заканчивался в июне, а в условиях повышенного теплосодержания водных масс в 2000 г. он проходил в феврале – начале мая. Для более точного прогнозирования времени выклева и отлова самок для искусственного воспроизводства, необходимо вести круглогодичный ежедневный мониторинг температуры воды в районе предполагаемого вылова самок камчатского краба.

В наших экспериментах выклев личинок камчатского краба в зависимости от температуры культивирования происходил у особей из Баренцева моря с 18 по 29 марта, у особей из Японского моря — 12 апреля (см. табл. 3.1).

За счет создания контролируемых условий (температура воды, насыщение кислородом, другие гидрохимические параметры), одинаковых для всего объема, где проводится содержание самок, выклев личинок от одной самки проходил в течение 3-12 суток. В природных условиях выклев личинок продолжается 2–3 месяца [Marukava, 1933; Макаров, 1966; Weber, 1967; Shirley, Shirley, 1989b, c; Баканев, Кузьмин, 1999; Федосеев, Григорьева, 2001; Камчатский краб в Баренцевом море, 2001; Кузьмин, Гудимова, 2002; Матюшкин, Ушакова, 2002; Кузьмин и др., 2004].

В период передержки самок приблизительное начало выклева определяли по их поведению. Два-три раза в сутки самка вентилирует икринки, приподнимаясь, отводя вниз abdomen и совершая колебательные движения плеоподами (рис. 3.3).

К моменту выклева личинок, такое поведение самки наблюдается каждый час, продолжаясь в среднем 1–2 минуты. В технологическом плане точное определение начала выклева является важным моментом, позволяющим избежать потери личинок.

В наших исследованиях 2001–2006 гг. выклев личинок составлял 92–100% [Ковачева, 2003; Ковачева и др., 2004а, г; Ковачева и др., 2005в]. От трех–четырех самок в год получали около 420–560 тыс. личинок, т.е. по 140 тыс. личинок на одну самку, что соответствует плодовитости самок такого размера (94–169 мм) в естественных условиях [Wallace et al., 1949; Родин, Мясоедов, 1982; Родин, 1985; Kruse, 1993; Клитин, 1996; Беренбойм, 2001; Клитин, 2002, 2003].

Известен опыт содержания камчатского краба в аквариальных условиях при неконтролируемых параметрах среды [Зубкова, 1964]. В этом эксперименте выживаемость за эмбриональный период составила всего 10%.

В конце 90-х гг. прошлого века Д.Степановым и Б.П. Смирновым [1999] была разработана пилотная установка для получения мальков камчатского краба в контролируемых условиях (освещенность, тем-



Рис. 3.3. Самка, вентилирующая икринки перед выклевом личинок

Fig. 3.3. Female, fanning eggs before hatching

пература, соленость, содержание кислорода, рН, редокс-потенциал). В связи с тем, что авторами не был разработан необходимый уровень водообмена в емкостях для разных стадий развития гидробионтов, получить жизнестойкую молодь не удалось. Из доставленных в апреле 1998 г. из г. Владивостока трех самок камчатского краба с икринками одна самка сбросила икринки во время транспортировки, а у двух других через день после доставки наблюдался абортный выклев личинок, которые погибли в течение 3-4 дней.

Для выяснения возможности длительного содержания самок с икринками при проточном водоснабжении, нами был проведен эксперимент на береговой базе пос. Видяево (Мурманской обл.) [Ковачева, 2006а]. Самки были отловлены 20 октября (2005 г.) и помещены в бассейны. Продолжительность содержания самок составила 120 суток (688 градусодней). Начало выклева зарегистрировано 15 января (2006 г.). В период содержания средняя температура воды в бассейнах составила 5,5 °C.

На наличие отрицательной корреляции между продолжительностью эмбрионального периода развития камчатского краба и температурой воды указывал Т. Наканиши [Nakanishi, 1985]. Т. Шырли с соавторами [Shirley et al., 1990] приводит следующие цифры продолжительности эмбрионального периода при разных температурных условиях: 207 дней — при 12 °C; 225 дней — при 9 °C; 240 дней — при 6 °C; 305 дней — при 3 °C и 550 дней — при 0 °C.

По наблюдениям сотрудников ВНИРО с промысловых судов в 2005 г., нерест камчатского краба в Баренцевом море произошел в апреле. Следовательно, продолжительность эмбрионального периода у исследованных нами особей, первая часть которого прошла в Урагубе, а вторая — в условиях береговой базы, составила приблизительно 274 дня, что соответствует данным Т. Шырли с соавторами [Shirley et al., 1990] при развитии камчатского краба в температурном диапазоне от 3 °C до 6 °C. За время содержания в искусственных условиях, гибели эмбрионов не зарегистрировано. Суточный рацион самок составлял 1% от массы тела.

После выклева личинок самок помещали в отдельную емкость для изучения процесса спаривания в искусственных условиях (см. рис. 1.5). Отклонений в продолжительности процесса спаривания по сравнению с естественными условиями, а также случаев каннибализма и стрессовых реакций не отмечено. Выживаемость самок составила 100%. Ранее в российских исследованиях по культивированию камчатского краба выживаемость самок после выклева личинок составляла 58% [Зубкова, 1964].

Глава 4 Личиночный период

Chapter 4 Larvae period

Функциональные особенности морфологии камчатского краба, в особенности на ранних стадиях онтогенеза, играют важную роль в понимании биологии вида, детальное знание которой способствует разработке биотехнологии искусственного выращивания. Результаты морфологических исследований позволяют, с одной стороны, повысить научную обоснованность поиска решений конкретных проблем при создании отдельных этапов биотехнологии, с другой — по выявленным морфологическим признакам объекта культивирования осуществлять контроль за индивидуальным развитием для выполнения биотехнических мероприятий, необходимых на конкретном этапе онтогенеза. В этой связи разделы, посвященные описанию аквакультуры личинок и мальков камчатского краба, предваряет описание наших морфологических исследований.

4.1. Особенности морфологии и поведения *4.1. Morphological and behavior features*

Начатые в 1995 г. в Баренцевом море специализированные планктонные съемки, направленные на сбор личинок камчатского краба, позволили получить первые данные по срокам выклева личинок, их распределению и численности [Баканев, Кузьмин, 1999; Беренбойм, 2001; Матюшкин, Ушакова, 2002]. Однако до настоящего момента изучение морфологии ранних стадий развития акклиматизированного в Баренцевом море камчатского краба не проводилось. Детально изучить развитие краба на всех этапах раннего онтогенеза стало возможным только при выращивании в аквариальных условиях.

Презоза (рис. 4.1 А) в основном сосредотачиваются на дне бассейна. Основные морфологические особенности, обнаруженные нами у презоза [Борисов, Ковачева, 2003; Erelbaum et al., 2006] — наличие эмбриональной кутикулы, покрывающей как чехлом все тело личинки и образующей мягкие полые выросты на антеннах и тельсоне, — описаны и для презоза других видов декапод [Konishi et al. 1987; Hong, 1988; Guerao, Abello, 1996]. На антеннах I, II и тельсоне кутикула образует мягкие полые перистые выросты с тонкими стенками (рис. 4.1 Б, Е). Конечные щетинки презоза имеют такое же строение, как конечные щетинки зоза I, однако они покрыты эмбриональной кутикулой и большинство щетинок втянуты (рис. 4.1 Г, Д). На ста-

дии презоза отсутствуют рострум и постеролатеральные шипы на 4 сомите абдомена, на карапаксе имеются дорзо-латеральные шипы.

Личинки выклеваются с ввернутыми щетинками, а наличие выростов эмбриональной кутикулы позволяет презоза перемещаться в толще воды. Таким образом, личинки имеют возможность рассредоточиться сразу после выклева.

Другое объяснение в поддержку интерпретации презоза крабов Porcellanida как естественной стадии, а не лабораторного артефакта (как предполагали ранее) предлагалось С.Л. Гонор и Ж.Ж. Гонор [Gonor, Gonor, 1973]: коротко живущая, округлая личинка с немногими выростами тела способна более эффективно избегать запутывания частичек детрита между щетинками и выростами сразу после выклева.

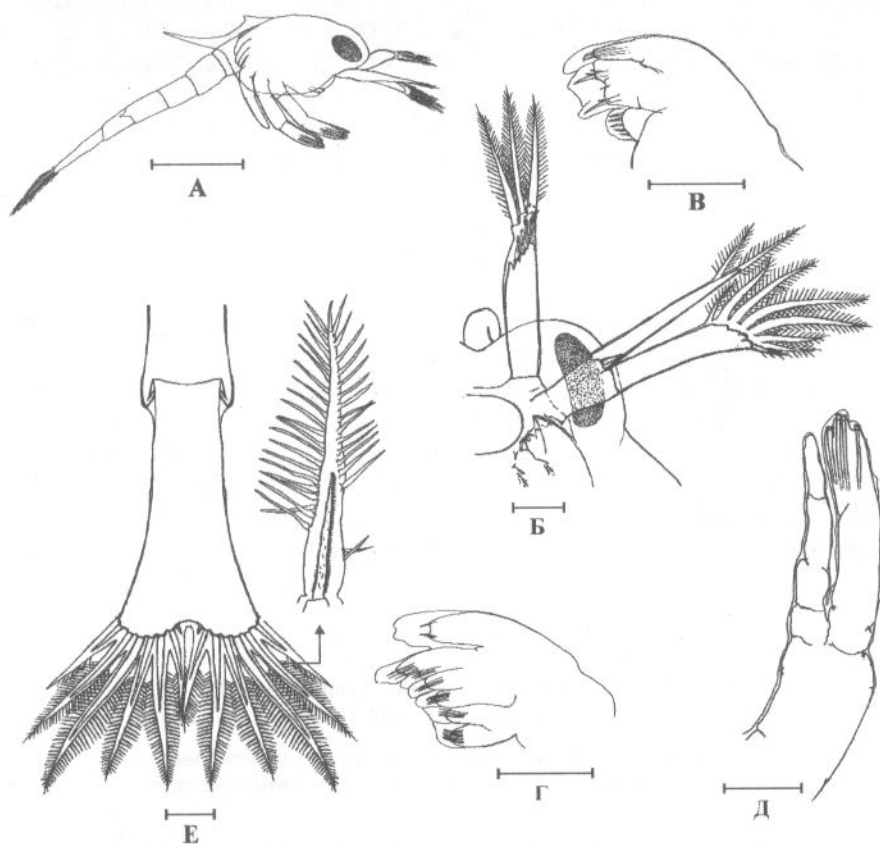


Рис. 4.1. Морфология презоза: А — общий вид, Б — антенны I и II, В — максилла I, Г — максилла II, Д — максиллипед II, Е — тельсон. Масштаб: А — 1 мм, Б-Е — 0,2 мм [Эпельбаум, 2004]

Fig 4.1. Prezoea morphology: А — overview, Б — antennae I and II, В — maxilla I, maxilla II, Г — maxilla II, Д — maxilliped II, Е — telson. Scale bars: А — 1 mm, Б-Е — 0.2 mm [Epelbaum, 2004]

По нашим наблюдениям, презоза периодически поднимаются в толщу воды и снова медленно опускаются на дно [Борисов, Ковачева, 2003; Ковачева и др., 2005a]. Для движения презоза использует перистые кутикулярные выросты и плавает, совершая хлопающие движения абдоменом (быстро сгибая и разгибая его), при этом тельсон играет роль гребной лопасти. Кутикулярные выросты антенн I и II, раскрываясь наподобие веера, замедляют погружение личинки, когда та прекращает движения абдоменом [Эпельбаум, 2004].

Эксперименты, проведенные нами при температуре воды 7–8 °С, показали, что стадия презоза чаще всего длится менее часа. Линька происходит быстро, в течение нескольких минут эмбриональная кутикула сбрасывается, выворачиваются щетинки на конечностях личинки [Kovatcheva et al., 2006b]. У личинок, не перелинявших в течение полутора часов с момента вылупления, отмечались многочисленные уродства: недоразвитые щетинки на конечностях, деформированный рострум и т.д. И, хотя такие личинки существовали еще более 10 дней, они не могли нормально плавать и питаться, были малоактивны и, в конечном итоге, погибли, имея разную степень морфологических отклонений (рис. 4.2).

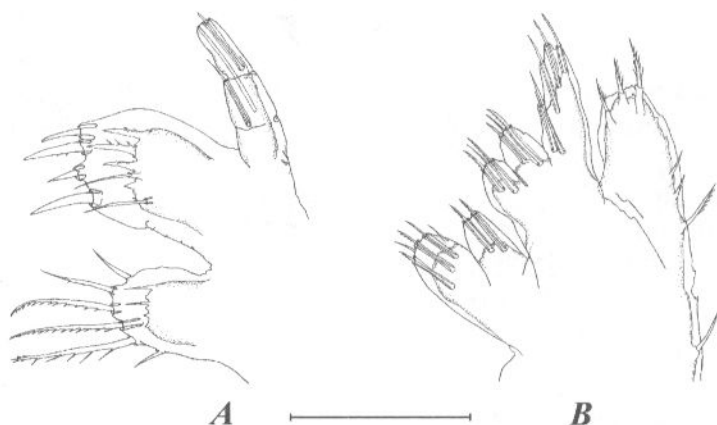


Рис. 4.2. Морфологические отклонения презоза:
А — максилла I, В — максилла II. Шкала: 0,2 мм

Fig. 4.2. Morphological abnormalities of prezoea:
А — maxilla I, В — maxilla II. Scale bars: 0.2 mm

Недоразвитие щетинок на конечностях пищедобывательного аппарата (см. рис. 4.1 В, Г) и наличие эмбриональной кутикулы свидетельствуют о том, что презоза не питается [Эпельбаум, 2004; Ковачева и др., 2005a].

После линьки презоза превращается в зою, которая также как и презоза морфологически сильно отличается от взрослого краба (рис. 4.3).

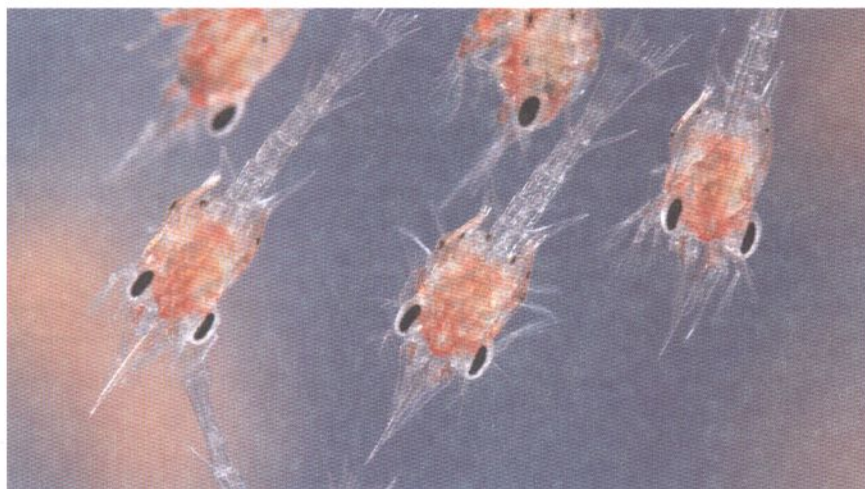


Рис. 4.3. Зоэа I

Fig. 4.3. Zoea I

Морфологические различия личинок крабов подотряда Anomura описаны С. Сато [Sato, 1958] и Р.Р. Макаровым [1966]. На основании этих данных В.С. Левин [2001] выделил отличительные признаки I–IV стадий зоэа камчатского краба. В данной работе мы приводим более полную и несколько модифицированную нами схему для определения стадий зоэа *Paralithodes camtschaticus* (табл. 4.1). В предложенной нами схеме учитывается не только наличие плеопод, уropод и обособленность тельсона (рис. 4.4), но также и щетиночное вооружение экзоподитов максиллипед третьей пары — критерий, позволяющий легко отличить зоэа I от зоэа II (рис. 4.5) (по схеме В.С. Левина разделение этих стадий затруднительно) [Kovatcheva, Epelbaum, 2003; Ковачева и др., 2005в].

Таблица 4.1. Отличительные признаки зоэа камчатского краба
I–IV стадий развития

Table 4.1. Distinguishing features of red king crab zoea
I–IV stage of development

Стадия	Кол-во щетинок на экзоподите максиллипед III пары	Плеоподы	Уropоды	Тельсон
Зоэа I	0	Нет	Нет	Не отделен от абдомена
Зоэа II	6	Нет	Нет	Не отделен от абдомена
Зоэа III	8	Нет	Есть	Отделен от абдомена
Зоэа IV	8	Есть	Есть	Отделен от абдомена

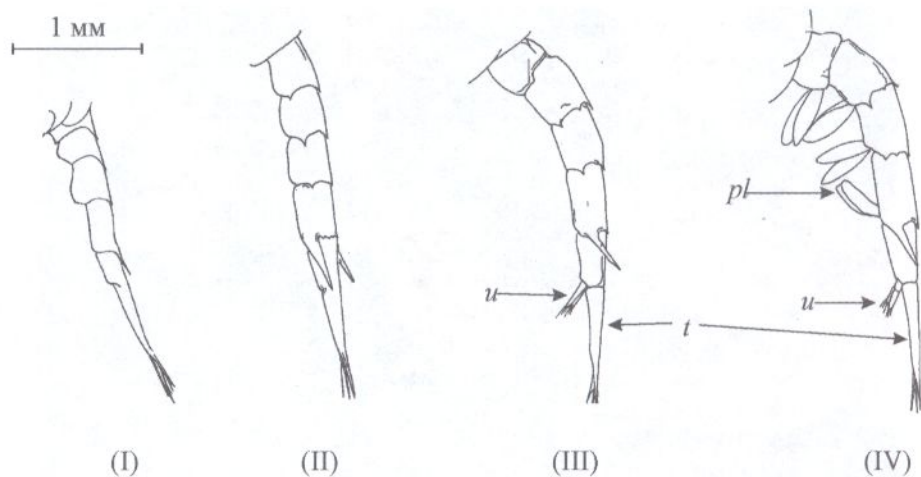


Рис. 4.4. Строение abdomena у зоеа I–IV стадий: pl — плеопод; t — тельсон; u — уропод [Эпельбаум, 2004; Ковачева и др., 2005в]

Fig. 4.4. Abdomen morphology of zoeae I–IV stages: pl — pleopod; t — telson; u — uropod [Epelbaum, 2004; Kovatcheva et al., 2005в]

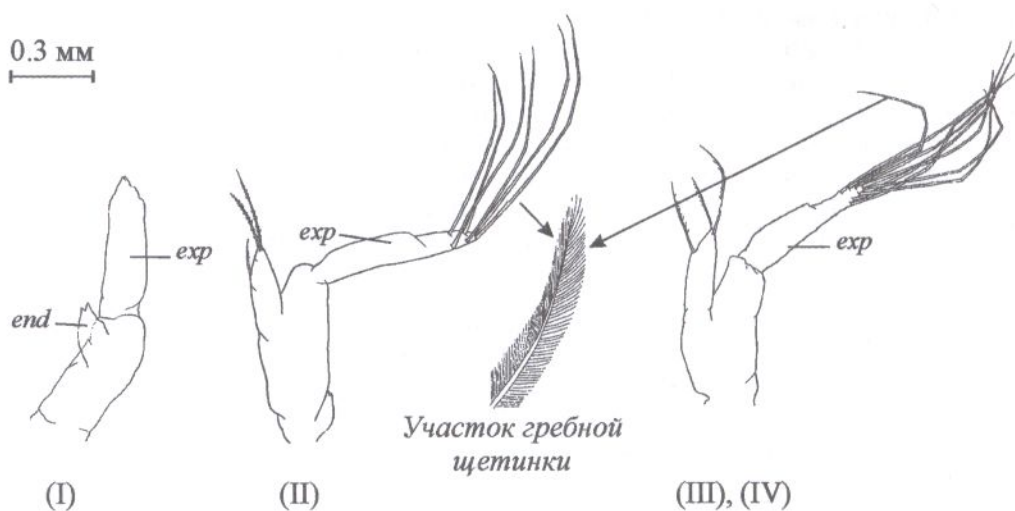


Рис. 4.5. Строение максиллипед третьей пары у зоеа I–IV стадий: end — эндоподит, exp — экзоподит [Эпельбаум, 2004; Ковачева и др., 2005в]

Fig. 4.5. Third maxilliped of zoea I–IV stages morphology: end — endopodite, exp — exopodite [Epelbaum, 2004; Kovatcheva et al., 2005в]

Общая морфология частей тела и придатков, по существу, остается неизменной в течение всего личиночного периода. С каждой линькой личиночные придатки становятся пропорционально больше, и некоторые из них приобретают дополнительные щетинки и/или сегменты и части. Расположение придатков, которые могут быть вовлечены в процесс добычи пищи, показано на рис. 4.6.

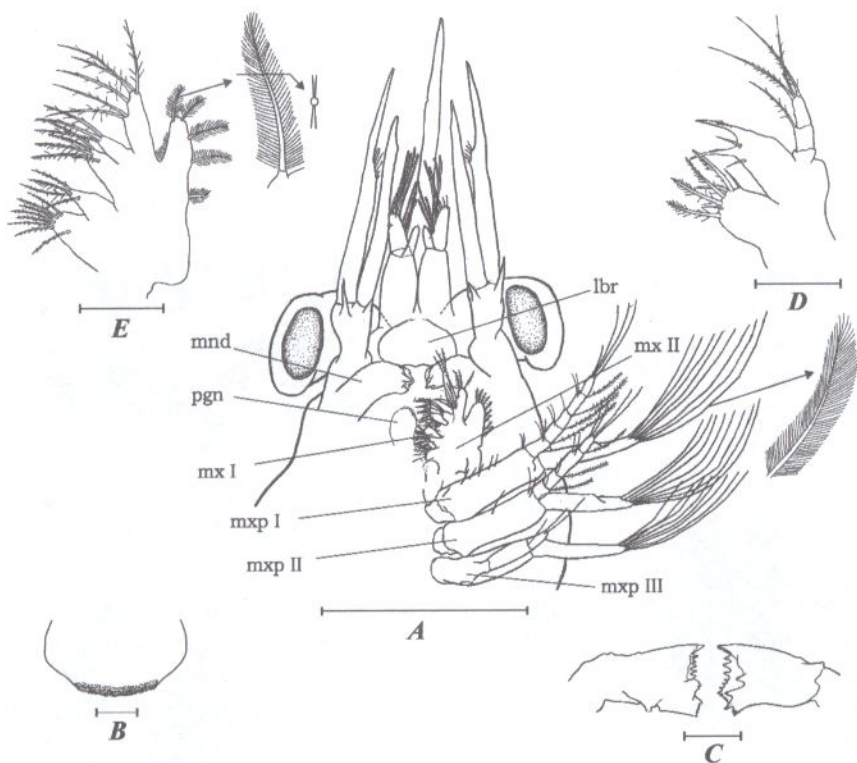


Рис. 4.6. Первая стадия зоза: А — общий вид с вентральной стороны, показывающий расположение конечностей, В — верхняя губа, С — мандибулы, D — максилла 1, E — максилла 2. Шкала: — 1 мм, B–E — 0,2 мм.
Сокращения: lbr=labrum, mnd=mandibule, mx I=maxillule, mx II=maxilla, mxp I–III=maxillipeds I–III, pgn=paragnaths [Эпельбаум, 2004]

Fig. 4.6. First zoea stage: A — overview on ventral side, indicative arrangement extremity, B — superior lip, C — mandibules, D — maxilla 1, E — maxilla 2.
Scale bars: lbr=labrum, mnd=mandible, mx I=maxillule, mx II=maxilla, mxp I–III=maxillipeds I–III, pgn=paragnaths [Epelbaum, 2004]

Личинки I–IV стадий ведут планктонный образ жизни. После перехода на стадию зоза I, способ движения личинки изменяется. Локомоторную и вододвигательную функцию у зоза выполняют экзоподиты максиллипед, перистые щетинки на концах которых образуют гребные лопасти, вогнутые с оральной стороны (см. рис. 4.6 А).

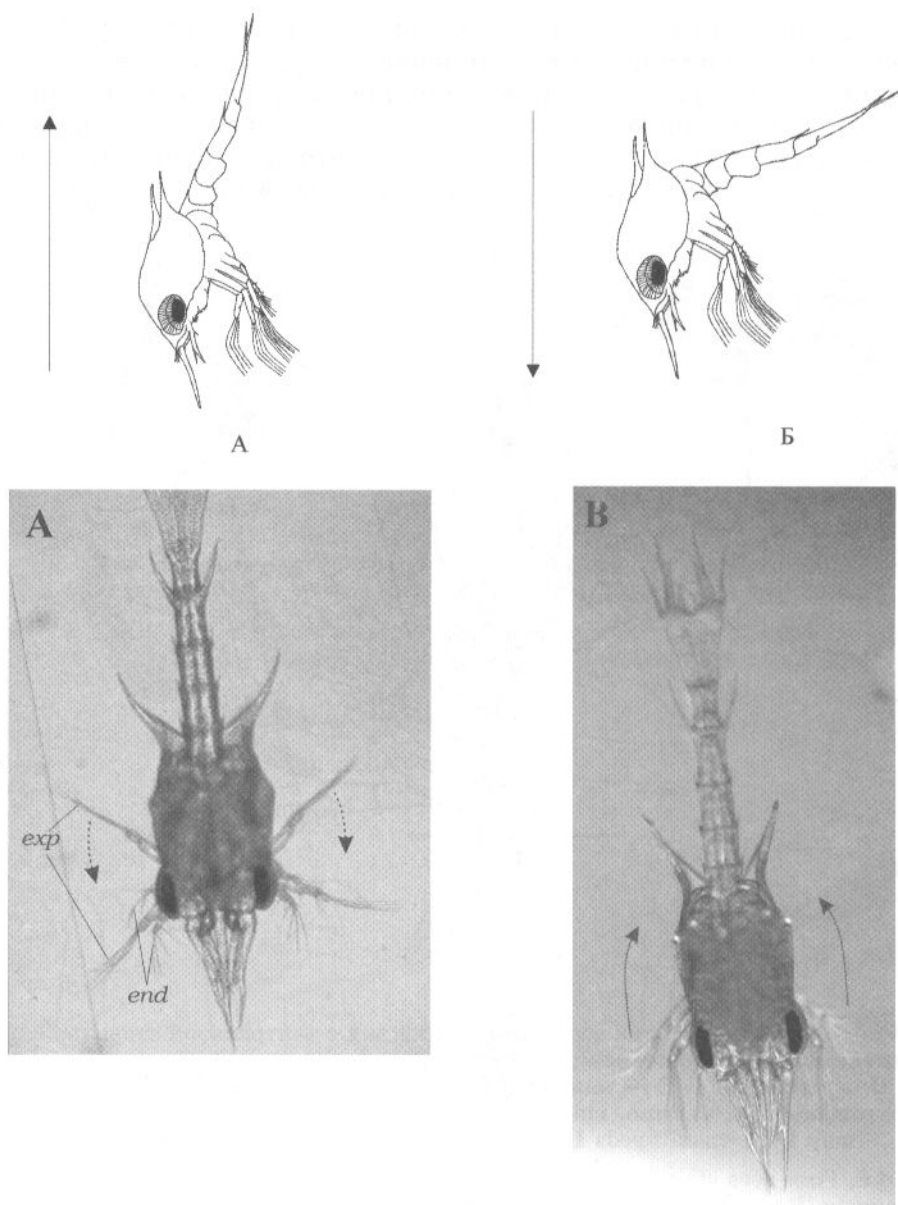


Рис. 4.7. Движение зоеа камчатского краба:
 А — активное движение вверх при помощи экзоподитов максиллипедов,
 Б — опускание вниз при неподвижных экзоподитах

Fig. 4.7. Movements of the maxillipeds of red king crab zoea:
 А — zoea ascends by beating maxillipedal exopodites,
 Б — zoea ascends with exopodites motionless

Гребной удар создает течение, направленное вперед к роструму личинки. Работая экзоподитами, личинка плывет тельсоном вперед, поднимаясь вверх к поверхности воды, занимая при этом вертикальное положение рострумом вниз; при неподвижных экзоподитах личинка опускается вниз. Личинка может координировать направление движения, изменяя положение максиллипед и тельсона. Эндоподиты максиллипед остаются в вытянутом состоянии и не принимают участия в плавании (рис. 4.7 А, Б).

Выявленные нами функциональные особенности морфологии личинок *P. camtschaticus* были использованы при разработке, в частности, способов кормления, размера кормовых частиц, конструктивных особенностей установок для культивирования, учитывающих определяемое морфологическим строением поведение [Эпельбаум, 2004; Ковачева, 2005; Ковачева и др., 2005а, в; Epelbaum, Kovatcheva, 2005; Kovatcheva et al., 2006; Epelbaum et al., 2006b].

Личинки и глаукотоз выживают при солености 27–40‰ [Nakanishi, 1987; Орлов, 1998]. При воспроизводстве камчатского краба в искусственных условиях соленость поддерживали в пределах 32–35‰, что соответствует диапазону колебаний солености в природе, в районах обитания краба у побережья Тихого океана и Баренцева моря.

4.2. Развитие и рост

4.2. Development and growth

При искусственном культивировании необходимо осуществлять значительное направленное воздействие на ход онтогенеза в зависимости от решаемых задач (пастбищное, товарное выращивание, получение посадочного материала и т.д.). Но, в любом случае, достижение максимальной реализации биопродукционных свойств вида возможно в идеальных условиях, которые могут быть созданы исключительно методами аквакультуры.

Опытами, проводимыми русскими и японскими исследователями, доказано, что основным фактором, определяющим продолжительность каждой стадии развития, является температура воды. Х. Курата [Kurata, 1960] считает, что температурный интервал 5–10 °С оптимален для культивирования зоэа первых стадий развития. Н.А. Зубкова [1964] экспериментально установила, что наилучшие результаты выращивания личинок всех стадий развития достигаются при температуре 8–10 °С. Суммарная продолжительность личиночных стадий до стадии глаукотоз при температуре 8,9–11,3 °С составляет 35 суток [Sato, 1958]. Позднее Т.Наканиши [Nakanishi, 1987] подробно исследовал влияние температуры на выживаемость и скорость развития личинок. Выживаемость на стадиях зоэа и глаукотоз при 8 и 13 °С была выше, чем при 3 и 18 °С. При этом в последних двух случаях все

особи погибли по достижении малькового периода. При 8 °С выживаемость от зоза I до малька I стадии составила 25%, при 13 °С — 8%. В ходе экспериментов, Т. Наканиши установлена возможность выращивания личинок и молоди камчатского краба при температуре от 5 до 13 °С с оптимумом при 8 °С [Nakanishi, 1987].

На основе анализа результатов предшествующих исследований, с целью более точной оценки оптимальных температур развития камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза, в данной работе был выбран следующий терморезим культивирования: для личинок 6,5–10 °С.

Динамика роста личинок и мальков показана на рис. 4.8.

По нашим данным средняя длина карапакса (CL) зоза I составляла в 2001 г. $1,12 \pm 0,008$, при общей длине — 2,15 мм; в 2002 г. $1,28 \pm 0,025$ мм, при общей длине — 2,50 мм. Для следующей II стадии зоза CL составила $1,73 \pm 0,024$ мм, при общей длине — 3,06 мм в 2001 г. и $1,46 \pm 0,023$ мм, при общей длине — 2,92 мм в 2002 г. Средняя длина зоза на III стадии составила $1,91 \pm 0,025$ мм, общая длина была 3,63 мм (2001 г.) и $1,77 \pm 0,020$ мм, при общей длине — 3,31 мм (2002 г.). В 2001 г. средняя длина карапакса зоза IV составляла $2,21 \pm 0,020$ мм, при общей длине — 4,26 мм и, соответственно, $1,87 \pm 0,025$ мм, при общей длине — 3,53 мм в 2002 г. [Ковачева, 2002а; Ковачева, Эпельбаум, 2003].

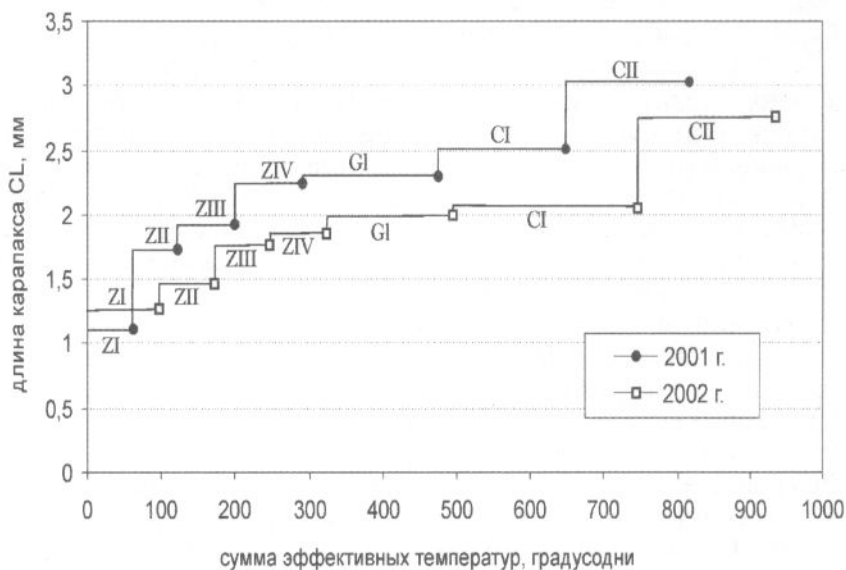


Рис. 4.8. Динамика роста и развития зоза (Z), глаукотоз (G) и мальков (C) камчатского краба в искусственных условиях

Fig. 4.8. Development and growth dynamics of zoea (Z), glaucothoe (G) and juveniles (C) in artificial conditions

В 2001 г. длина личинок за время прохождения 4 личиночных стадий (Z-I — Z-IV) увеличилась на 97,3%, при этом самый большой рост был отмечен при переходе зоэа I в зоэа II — 54,5% (см. рис. 4.8). В 2002 г. за личиночный период развития был зарегистрирован рост на 46,1%. При этом самый низкий темп роста в том же году отметили у особей при переходе от третьей к четвертой стадии зоэа — 5,6%. Наши данные по росту личинок в 2002 г. приблизительно совпадают с величинами, полученными Т. Наканиши с соавторами [Т. Nakanishi et al., 1974; Nakanishi, 1987], а данные 2001 г. являются наилучшими из всех, как при искусственном выращивании, так и в естественных условиях Дальнего Востока.

В 2005–2006 гг. нами была подтверждена возможность ускоренного роста личинок камчатского краба при выращивании в полупроизводственных масштабах в Баренцевом море на плавучей базе пос. Видяево как при проточной, так и при замкнутой системах водоснабжения (рис. 4.9).

До настоящего момента изучение, акклиматизированного в Баренцевом море, камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза в условиях аквакультуры в России не проводилось. Единственные литературные данные о размерах зоэа камчатского краба в естественных

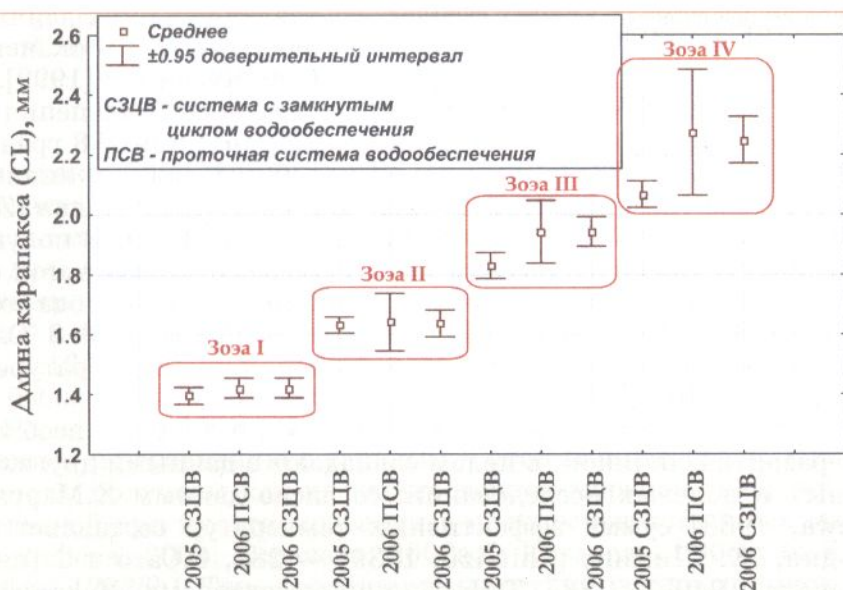


Рис. 4.9. Длина карапакса личинок, культивируемых в системах замкнутого цикла водоснабжения (СЗЦВ) и проточного водоснабжения (ПСВ)

Fig. 4.9. Carapace length of larvae, cultivated in closed recycling water system (CRWS) and water flow system (WFS)

условиях в Баренцевом море приведены С.В. Баканевым и С.А. Кузьминым [1999]. Однако эти исследователи измеряли длину карапакса зоеа как расстояние от конца рострума до конца задних, оттянутых назад краев карапакса (дорзо-латеральных шипов). По нашим данным, длина рострума и дорзо-латеральных шипов карапакса зоеа значительно варьирует, в связи с чем мы измеряли длину карапакса по стандартной японской методике [Sato, Tanaka, 1949a] как расстояние между основани-

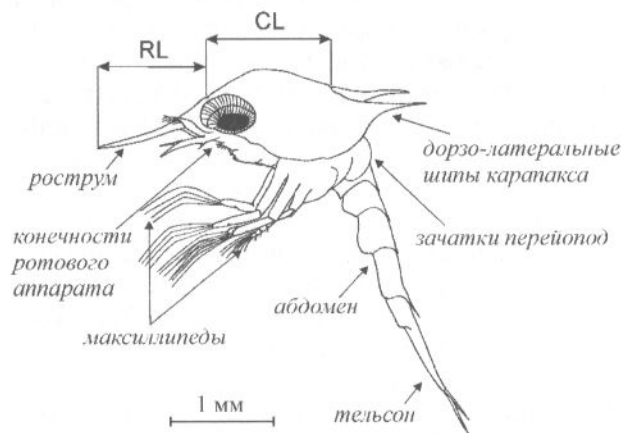


Рис. 4.10. Общий вид и метод измерения зоеа: CL — длина карапакса, RL — длина рострума

Fig. 4.10. Zoea general view and method of measurements: CL — carapace length, RL — rostrum length

ем рострума и задним краем карапакса без учета дорзо-латеральных шипов (рис. 4.10). В связи с этим представляется невозможным точное сопоставление наших данных с данными С.В. Баканева и С.А. Кузьмина [1999].

В 2001 г. в условиях нашего эксперимента, для завершения личиночного периода развития, потребовалось 32 дня, или 298 градусо-дней (ZI — 67; ZII — 64; ZIII — 75; ZIV — 92). В 2002 г. личиночный период развития прошел за 43 дня, или 322,5 градусо-дня (ZI — 97,5; ZII — 75; Z III — 75; Z IV — 75) (рис. 4.11, 4.12). В полупроизводственных условиях плавбазы пос. Видяево, при замкнутой системе водоснабжения, продолжительность личиночного периода составила — 32 дня (280 градусо-дней) при температуре воды 7–8 °C, а в бассейнах с проточной системой водообеспечения при температуре воды 4,5–5,2 °C — 40–42 дня.

Наши результаты по сумме эффективных температур, необходимой для развития личинок, в целом совпадают с данными других лабораторных и полевых исследований: согласно данным Х.Марукава [Marukawa, 1933] сумма эффективных температур составляет 422 градусо-дня, Ж. Шимицу [Shimizu, 1939] — 282, С.Сато и С.Танака [Sato, Tanaka, 1949b] — 337, Т.Наканиши с соавторами [Nakanishi et al., 1974] и Т.Наканиши [Nakanishi, 1987] — 285,5, А.К. Клитина [2002] — 350 градусо-дней. Таким образом, наиболее близкие к нашим результатам значения по сумме эффективных температур получены японскими исследователями Ж. Шимицу и Т. Наканиши (см. рис. 4.11).

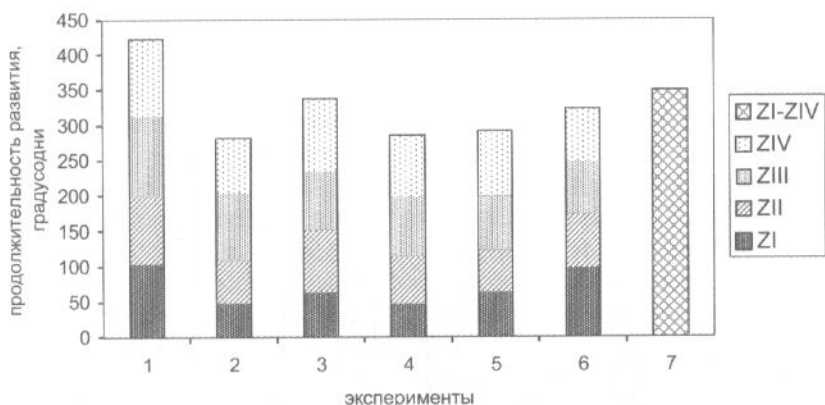


Рис. 4.11. Сумма эффективных температур (градусо-дни), необходимая для личиночного развития камчатского краба: 1 — искусственные условия, Marukawa, 1933; 2 — искусственные условия, Shimizu, 1936; 3 — искусственные условия, Sato, Tanaka, 1949b; 4 — искусственные условия, Nakanishi et al., 1974; Nakanishi, 1987; 5 — искусственные условия, собственные данные 2001 г.; 6 — искусственные условия, собственные данные 2002 г.; 7 — естественные условия [Клитин, 2002]

Fig. 4.11. Amount of effective temperature (degree-days), necessary for red king crab larvae development: 1 — artificial conditions, Marukawa, 1933; 2 — artificial conditions, Shimizu, 1936; 3 — artificial conditions, Sato, Tanaka, 1949b; 4 — artificial conditions, Nakanishi et al., 1974; Nakanishi, 1987; 5 — artificial conditions, personal data 2001; 6 — artificial conditions, personal data 2002; 7 — natural conditions [Klitin, 2002]

Однако в экспериментах Ж. Шимицу [Shimizu, 1939] продолжительность личиночного периода была самой длительной — 63 дня. Результаты Т. Наканиши с соавторами [1974] и Т. Наканиши [1987] (53 дня) были лучше, чем у Ж. Шимицу [1939], тем не менее, по сравнению с нашими данными, продолжительность личиночного развития в экспериментах Т. Наканиши была в 1,66 раза дольше (см. рис. 4.12.). При этом, скорость роста личинок в наших экспериментах была почти в 2 раза больше, чем в японских.

Нами достигнуто значительное сокращение личиночного периода развития по сравнению с таковым в естественной среде. Причем, результаты получены как на искусственной морской воде, так и на естественной при культивировании в полупроизводственных масштабах [Kovatcheva, 2001; Ковачева, 2002a,б; Ковачева, 2006a, б; Kovatcheva et al., 2006b]. Так, продолжительность развития личинок камчатского краба у западного Сахалина составляет 79 суток [Клитин, 2002], на западном побережье Камчатки, в юго-восточной части Берингова моря и Баренцевом море личиночный период камчатского краба протекает в течение 3–4 месяцев [Макаров, 1966; Shirley, Shirley, 1989b; Баканев, Кузьмин, 1999; Камчатский краб в Баренцевом

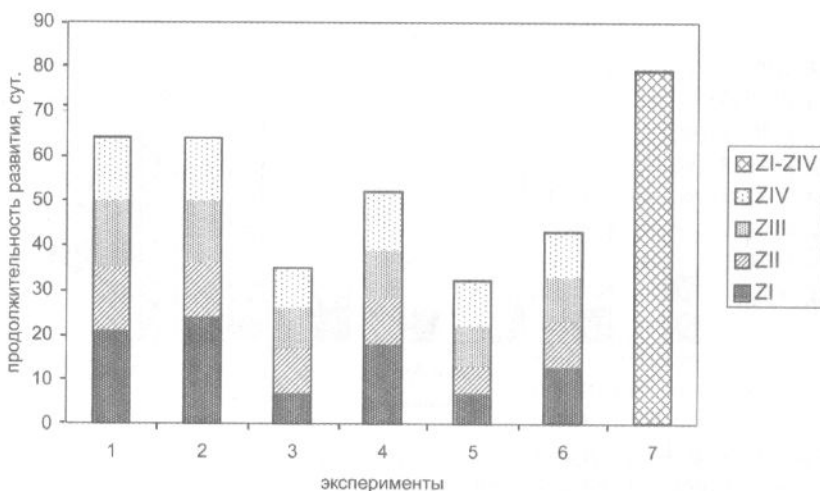


Рис. 4.12. Продолжительность личиночного развития камчатского краба (Обозначения см. рис. 4.11)

Fig. 4.12. Duration of red king crab larvae development. (Notation as fig. 4.11)

море, 2001; Матюшкин, Ушакова, 2002]. Ускорение развития в аквакультуре достигается за счет создания оптимальных температурных условий.

В 2001 и 2002 гг. выживаемость личинок от стадии зоеа I до стадии глаукотоз составила 23 и 15%, соответственно.

4.3. Плотность посадки

4.3. Stock density

Важнейшим технологическим параметром при культивировании гидробионтов является плотность посадки особей.

Уже на стадии зоеа I для личинок характерен высокий уровень каннибализма, который возрастает при увеличении плотности содержания особей. Помимо этого, продукты метаболизма, при высокой плотности посадки объектов выращивания, быстро ухудшают качество воды, что имеет особое значение при использовании замкнутых систем водоснабжения. Еще одна проблема, связанная с плотностью посадки, — конкуренция за корм. В то же время, слишком низкая плотность посадки, позволяющая решить большую часть биологических проблем, может привести к экономической нецелесообразности культивирования.

Первоначально (2001–2002 гг.) нами были исследованы плотности посадки зоеа I 25 и 110 экз./л. При высокой плотности посадки смертность после первой линьки составила 40–50%. Во время каж-

дой последующей линьки отход увеличивался на 10–15%. Выживаемость до стадии глаукотоз составила 15%. Выживаемость при низкой плотности посадки составила 23%. Таким образом, предварительными экспериментами было выяснено, что для получения показателей выживаемости, превышающих выживаемость в природной среде (0,01–1%) [Marukawa, 1933; Левин, 2001; Камчатский краб..., 2003; Клитин, 2003] и достигнутую в аквакультуре (6,7%) [Kurata, 1959, 1960, 1964], плотность посадки должна быть менее 110 экз./л. Несмотря на относительно хорошие показатели выживаемости при плотности посадки зоэа 25 экз./л, такая плотность посадки не эффективна с экономической точки зрения. При промышленном выращивании с низкой плотностью посадки потребуются значительные дополнительные емкости и связанные с их обслуживанием затраты энергетических и человеческих ресурсов.

Для выяснения оптимальных, с точки зрения биологии и аквакультуры плотностей посадки, нами был поставлен эксперимент со следующими плотностями посадки личинок — 50, 75 и 100 экз./л. Наибольшая выживаемость до стадии глаукотоз (30,8%) наблюдалась при плотности посадки личинок 75 экз./л, несколько меньшая (23,3%) — при плотности 50 экз./л, и самая низкая (13,8%) — при 100 экз./л (рис. 4.13 А, Б). Самая высокая смертность наблюдалась на стадии зоэа II и в период линьки при переходе на стадию зоэа III.

При плотностях посадки 50 и 75 экз./л доля личинок, погибших от каннибализма, составила 30,2 и 30,8% от общего количества погибших личинок. При плотности посадки 100 экз./л интенсивность каннибализма была выше и составила 46,3%. Следовательно, плотность посадки 100 экз./л слишком высока для культивирования, а оптимальной является плотность 75 экз./л или несколько ниже [Kovatcheva et al., 2006b; Tertitskaya et al., 2007; Борисов и др., 2007]. При плотности посадки менее 50 экз./л экономическая эффективность выращивания за счет увеличения количества и объема выращенных емкостей существенно снижается.

Исследователи, изучавшие камчатского краба, отмечали каннибализм на разных стадиях развития [Sato, Tanaka, 1949b; Nakanishi, 1987; Дамсгорд, 2000; Brodersen et al., 1990], но специальные исследования, посвященные этому вопросу, за исключением работы Б. Стивенса и К. Суиней [Stevens, Swiney, 2005], выполненной не на личинках, а на молоди камчатского краба, до сих пор отсутствуют.

В наших экспериментах доля особей, погибающих в результате каннибализма, была практически постоянна в ходе всего личиночного периода и в среднем составляла 35,5% (табл. 4.2). Случаи каннибализма (рис. 4.14, 4.15) 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 смерт-

ность личинок от каннибализма наблюдалась на стадиях зоэа II и зоэа III, включая период линьки при переходе от одной стадии к другой. В целом, существенного увеличения каннибализма в период линьки, характерного для молодежи и взрослых особей, не наблюдалось. По-видимому, покровы личинок достаточно тонки и не являются серьезным препятствием для нападения особей друг на друга [Борисов и др., 2005; Ковачева, 2006а; Kovatcheva et al., 2006b; Тертицкая и др.,

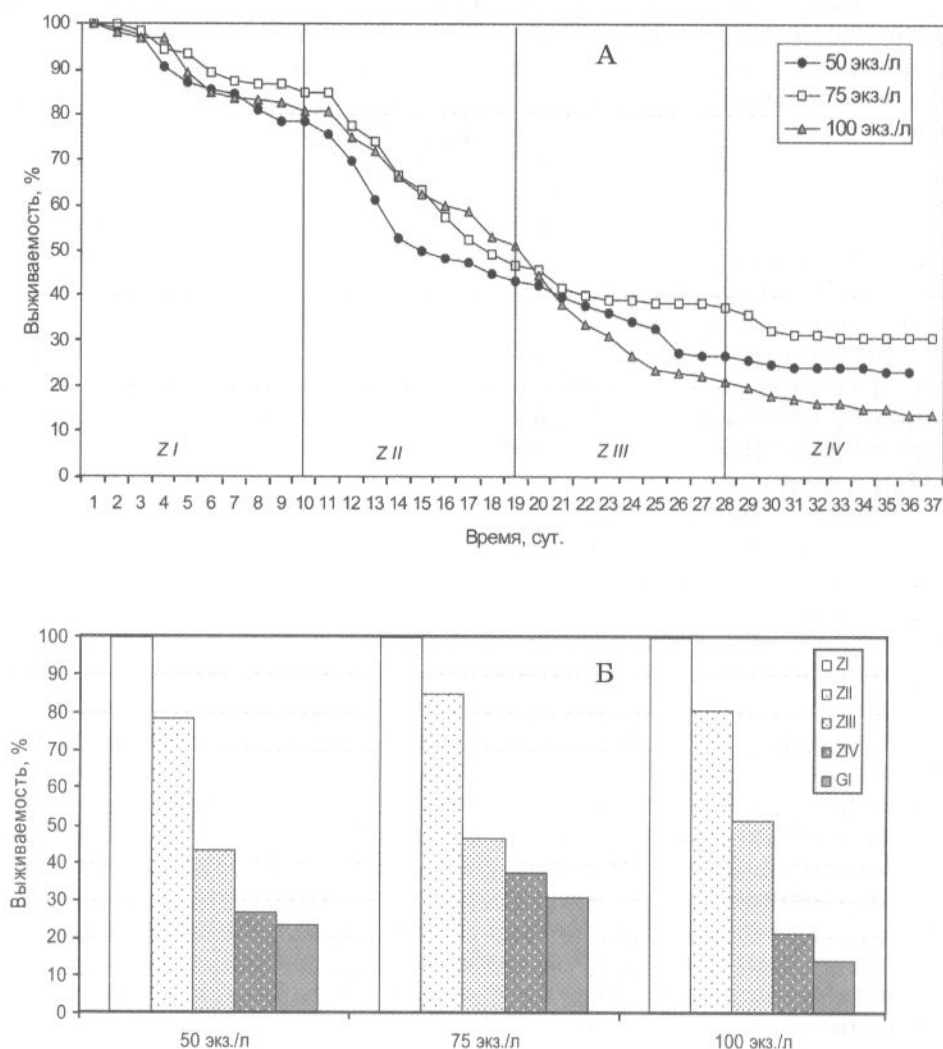


Рис. 4.13. Выживаемость личинок камчатского краба при различных плотностях посадки: А — посуточно; Б — по стадиям
Fig. 4.13. Red king crab larvae survival rate in different stock density: А — daily; Б — by stages

Таблица 4.2. Причины смертности на различных стадиях личиночного периода развития, %

Table 4.2. Causes of the mortality on different stages of larvae period, %

Этап	Причины смертности		
	не определены	каннибализм	неудачная линька
Зоза I (через сутки после пересадки)	69	31	0
Зоза I → Зоза II (линька)	27	32	41
Зоза II	55	41	4
Зоза II → Зоза III (линька)	25	38	37
Зоза III	46	44	10
Зоза III → Зоза IV (линька)	36	27	37

2006; Борисов и др., 2007; Tertitskaya et al., 2007]. Недостаток легко доступного корма и образование скоплений личинок, по-видимому, являются более важными факторами, влияющими на интенсивность каннибализма в ходе личиночного периода.

Другой значимой причиной гибели личинок являлась неудачная линька. На всех личиночных стадиях развития смертность по причине нарушений линьки составляла от 27 (линька при переходе от зоза III к зоза IV) до 38% (от зоза II к зоза III) общего количества погибших особей (табл. 4.2, рис. 4.16).

На рис. 4.17. показано соотношение причин гибели личинок при разных плотностях посадки. При возрастании плотности посадки от 50 до 100 экз./л интенсивность каннибализма также увеличивалась в ряду 39%, 45% и 54%. Интересно отметить, что смертность в результате нарушений линьки при увеличении плотности посадки, напротив, снижалась (см. рис. 4.17). Возможной причиной данного явления является увеличение в воде



Рис. 4.14. Проявление каннибализма у личинок

Fig. 4.14. Larvae cannibalistic demonstration

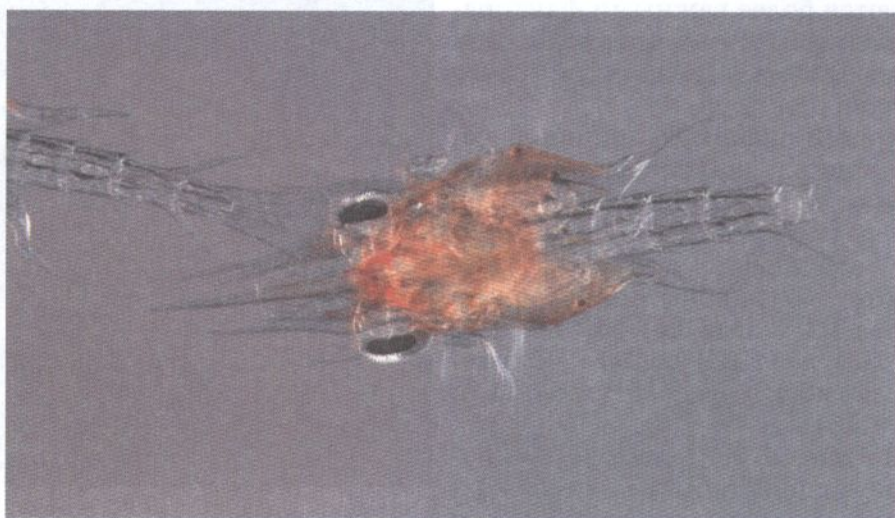


Рис. 4.15. Последствия каннибализма
(живые личинки с откушенным тельсоном)

Fig. 4.15. Cannibalistic consequence (alive larvae with pinch off telson)

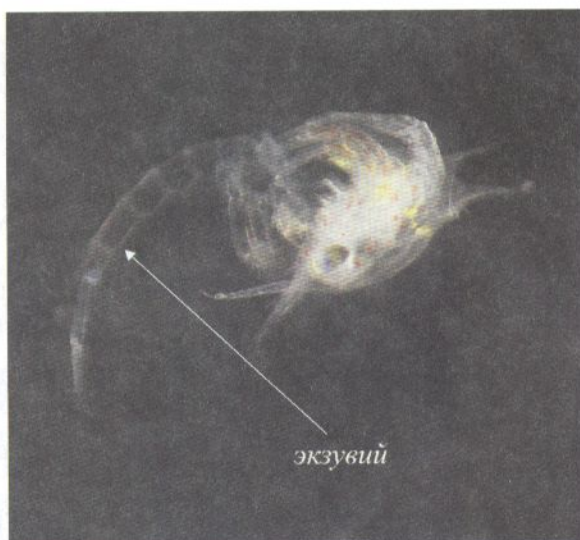


Рис. 4.16. Личинка, погибшая в результате неудачной линьки
(на фотографии виден частично сброшенный экзувий)

Fig. 4.16. The larvae dead due to molting
(on the picture can see partly downcast exuvia)

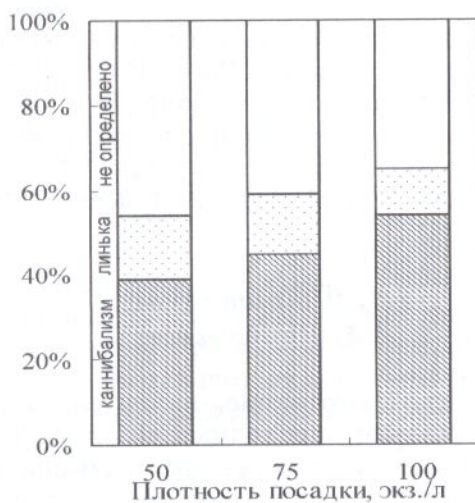


Рис. 4.17. Причины смертности личинок при разных плотностях посадки

Fig. 4.17. Mortality causes of larvae in different stock density

концентрации ферментов, выделяемых при линьке и стимулирующих ее, происходящее при увеличении количества выращиваемых особей в единице объема.

Существует несколько предпосылок каннибализма, которые условно можно разделить на две группы: обусловленные особенностями биологии вида и вызванные содержанием в искусственных условиях. На наш взгляд, следующие особенности биологии камчатского краба способствуют каннибализму:

- полифагия камчатского краба на всех питающихся стадиях жизненного цикла, с преобладанием в рационе пищи животного происхождения;

- потенциальная способность особей справиться с добычей сравнимого с ними размера;

- наличие линек, когда особи имеют мягкие покровы и практически беззащитны.

К предпосылкам каннибализма, связанным с содержанием в искусственных условиях, можно отнести следующие: высокие плотности содержания, стресс, вызванный различными причинами, недостаточную сбалансированность искусственных кормовых рационов. Устранение этих факторов или смягчение их воздействия позволит снизить уровень каннибализма при выращивании краба в искусственных условиях [Ковачева и др., 2005в; Борисов и др., 2007; Tertitskaya et al., 2007].

В естественных популяциях каннибализм в ходе личиночного периода едва ли имеет место, поскольку, как установлено съемками, в планктоне личинки краба не образуют высоких плотностей [Баканев, Кузмин, 1999; Матюшкин, Ушакова, 2002; Клитин, 2003 и др.], а значит и вероятность встречи двух особей мала. Вероятность образования больших скоплений также невелика за счет растянутого периода выклева, который в естественных условиях у одной самки длится 3–4 недели, а в популяции растягивается на 3–4 месяца.

4.4. Фототаксис

4.4. Phototaxis

Реакция на свет, или фототаксис, является важной поведенческой реакцией, потенциально определяющей миграции особей, влияющей на их распределение и, за счет этого, обеспечивающей в природной среде более полную реализацию биопродукционного потенциала. Проявление фототаксиса при культивировании может приводить к усилению каннибализма, повышению конкуренции за корм, ухудшению гидрохимических показателей среды, в особенности при использовании систем замкнутого типа (возрастание нагрузки на биологические и механические фильтры, флотаторы и др.), и как след-

ствие всего этого, вызывать снижение выживаемости, скорости роста и развития. По изложенным выше причинам, изучение фототаксиса на ранних стадиях онтогенеза камчатского краба имеет существенное значение как для более глубокого понимания экологии вида, так и для разработки биотехники его культивирования.

С 2005 по 2007 гг. в лаборатории воспроизводства ракообразных (ВНИРО) была проведена серия экспериментов по изучению фототаксиса камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза [Ковачева, 2006а; Эпельбаум, Борисов, 2006; Epelbaum et al., 2007]. Опытная установка для изучения фототаксиса включала галогенный оптоволоконный осветитель мощностью 150 Вт и трубку из прозрачного экструзионного оргстекла ($1 \text{ м} \times 46 \text{ мм}$), один конец которой был закрыт прозрачной пластинкой, а другой — черной резиновой пробкой (рис. 4.18). Осветитель располагали так, что через прозрачную пластинку трубка освещалась белым светом интенсивностью $1,1 \times 10^9 \text{ кв/см}^2 \text{ сек}$; $1,1 \times 10^{10} \text{ кв/см}^2 \text{ сек}$; $1,1 \times 10^{13} \text{ кв/см}^2 \text{ сек}$ — эти значения попадают в диапазон освещенности верхнего горизонта воды (0–15 м) в естественной среде обитания ранних стадий развития камчатского краба [Shirley, Shirley, 1988].

Реакция была измерена по стандартной методике [Shirley, Shirley, 1988] как различие (в см) между средним начальным положением группы зоэа и средним заключительным положением зоэа после 1, 5, 10 минут экспозиции (рис. 4.19).

Нами зарегистрирован положительный фототаксис (рис. 4. 20). Наиболее сильно личинки камчатского краба реагировали на световые стимулы интенсивностью $1,9 \times 10^{13}$ и $1,1 \times 10^{10} \text{ кв/см}^2 \text{ сек}$, различия между которыми были статистически недостоверны (Mann-Whitney test: $U=731.5$ ($n=79$), $p=0,63$).

Встречаемость личинок камчатского краба в верхнем 10–15 м слое воды днем и в более глубоких горизонтах ночью, зарегистрированная на Аляске в зал. Оук (Auке), является подтверждением положительного фототаксиса в природе [Shirley, Shirley, 1987]. Однако в Беринговом море, по данным I. Takeuchi [1962], наблюдается противоположный механизм суточных миграций: личинки поднимаются к поверхности ночью и уходят на глубину днем. Известно, что реакция на свет у личинок крабов зависит от действия факторов внешней среды, таких как соленость [Latz, Forward, 1977], температура [Otto, Forward, 1976], давление [Rice, 1964], а также от физиологического состояния особей [Burton 1979, Cronin, Forward, 1980]. С различием условий, как в природе, так и при искусственном выращивании может быть связана противоположная направленность реакции фототаксиса для особей одного вида на сходных стадиях развития.

Положительный фототаксис, зарегистрированный нами у зоэа камчатского краба, согласно литературным данным, типичен для личинок других морских крабов [Forward, Costlow, 1974; Sulkin, 1975b;

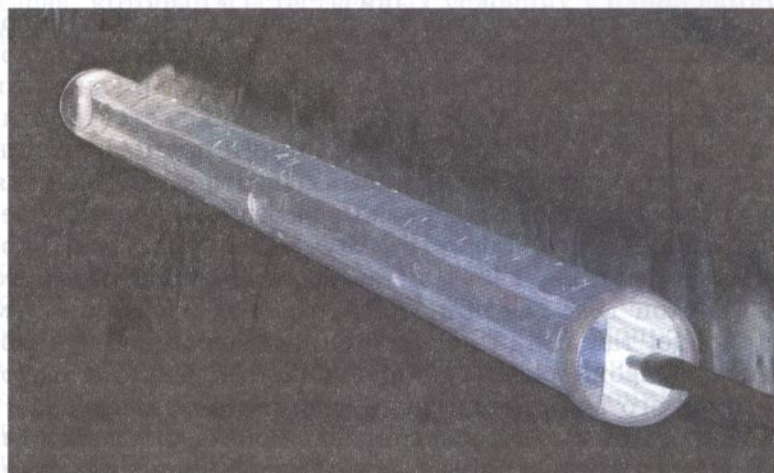


Рис. 4.18. Экспериментальная установка для изучения фототаксиса

Fig. 4.18. Experimental design for photo taxis investigations

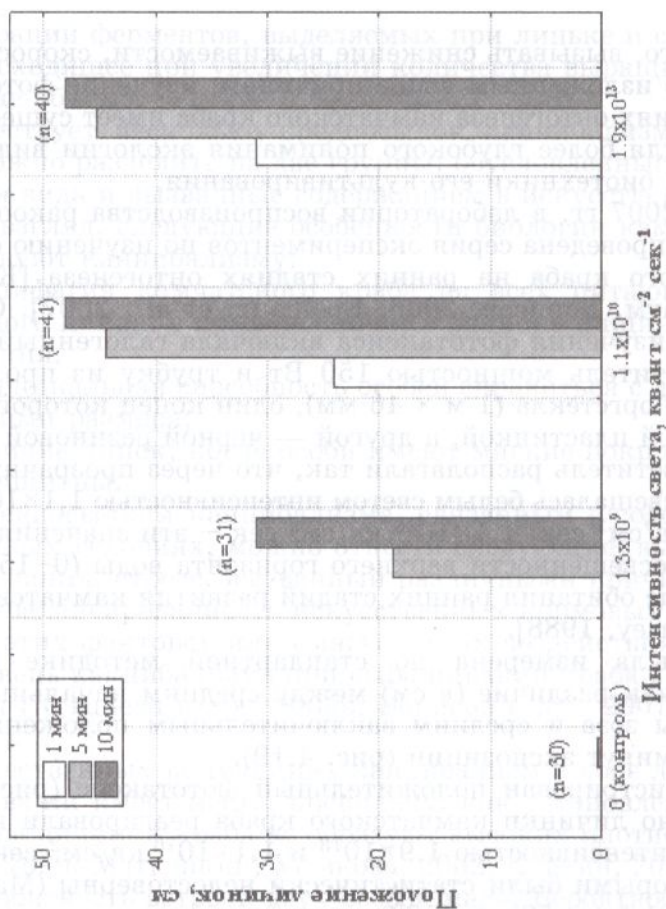


Рис. 4.19. Реакция зоа IV камчатского краба на белый свет различной интенсивности, n — количество особей

Fig. 4.19. Red king crab zoea response to different intensity of white light, n — number of experimental individuals

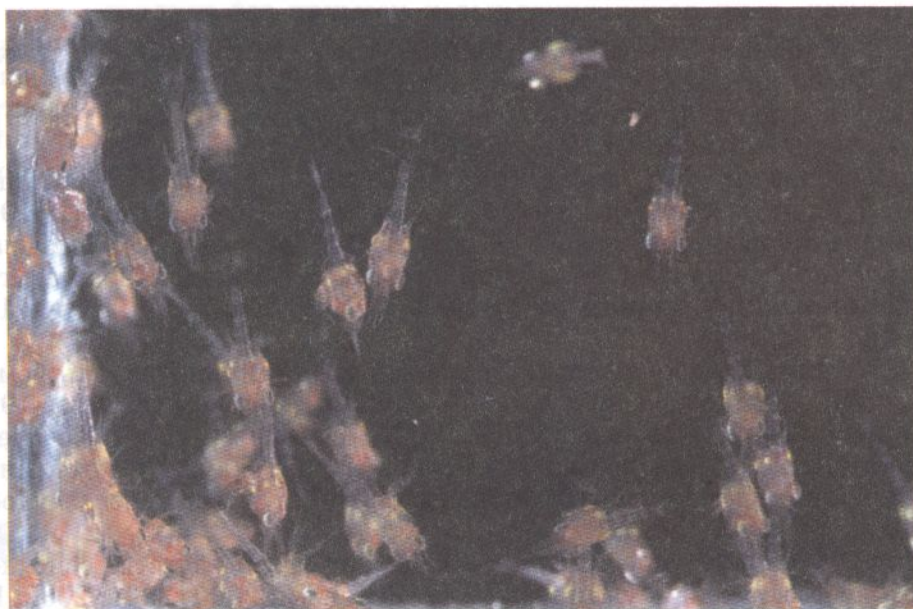


Рис. 4.20. Роеение личинок в местах повышенной освещенности

Fig. 4.20. Larvae swarming in the site of higher illumination

Bigford, 1979; Shirley, Shirley, 1988; Nakanishi, 1987; Adams, Paul, 1999]. Наши данные по фототаксису камчатского краба на стадии зоза IV после 5 минут экспозиции к световой интенсивности $1,1 \times 10^{13}$ кв/см² сек (45,3 см, см. рис. 4.19) хорошо согласуются с данными С.Адамс и А.Пол [Adams, Paul, 1999] для последней стадии зоза равношипного краба. Зоза равношипного краба — полностью лецитотрофны [Shirley, 1997]. Следовательно, проявление у личинок равношипного краба положительного фототаксиса не связано с питанием [Adams, Paul, 1999]. Приспособительное значение реакции фототаксиса, в числе прочего, вероятно, объясняется возможностью более широкого расселения личинок, когда их подхватывают разноглубинные потоки воды при совершении ими вертикальных миграций [Sulkin, 1975].

4.5. Корма и кормление **4.5. Food and feeding**

Известно, что качественный и количественный состав пищи — важные определяющие факторы выживаемости, роста и развития личинок крабов [Sulkin, 1975a; Sulkin, Epifanio, 1975; Incze, Paul, 1983;

Sulkin, McKeen, 1999 и др.]. Высокая смертность личинок камчатского краба на ранних стадиях развития во многом обусловлена недостаточностью энергетической ценности корма [Paul et al., 1989].

В проведенных во ВНИРО (2000–2007 гг.) экспериментах в установках замкнутого цикла водообеспечения, кормление личинок (зоа I) начинали с 1-ого дня после выклева. Н.А. Зубкова [1964] начинала кормление через 3–4 дня после выклева, что вызывало увеличение смертности на первой стадии. В наших экспериментах, при содержании личинок без корма 60% особей погибли на 10-е сутки.

Артемия. В лабораторных условиях традиционно используемый для личинок ракообразных корм — науплии артемии [Kurata, 1960; Nakanishi, 1987; Ковачева, 2000, 2002, Ковачева, 2003; Ковачева, Епельбаум, 2003; Epelbaum, Kovatcheva, 2005]. Науплии артемии — высококалорийный, удобный в использовании и наименее трудоемкий в культуре живой корм.

В ходе наших экспериментов 2000–2007 гг., в качестве основного корма использовали науплии артемии [Ковачева, 2000, 2001, 2002; Kovatcheva, 2001; Ковачева, 2003; Ковачева, Епельбаум, 2003; Ковачева, 2004; Epelbaum, Kovatcheva, 2005; Ковачева и др. 2005в и др.].

Науплии *Artemia* sp. получали путем инкубации цист, находящихся в состоянии криптобиоза (высушенных щадящим методом и хранящихся в вакууме).

В литературе известны устройства для очистки и отделения науплиев артемии от цист и примесей, используемые в аквакультуре личинок рыб (авторское свидетельство СССР № 888889; 1980 г., авторское свидетельство СССР №1472011, 1989 г.). Однако эти способы трудоемки и имеют ряд недостатков. Один из основных недостатков — потеря науплиями жизнеспособности, что вызывает быстрое снижение их энергетической и биохимической ценности и отсутствие пищедобывательной реакции на мертвых науплиев со стороны объекта выращивания. Кроме этого, недостатком устройства является его низкая производительность.

С.В. Пономарев с соавторами [2002] разработали устройство для инкубации яиц артемии, состоящее из сосудов для инкубации и отделения науплиев от цист, сифона и компрессора. Устройство позволяет получать определенное количество науплиев, однако не обеспечивает эффективного отделения науплиев от цист, особенно при их низком исходном качестве (при вылуплении около 40%). Цисты заглатываются личинками гидробионтов, но не перевариваются, что может привести к закупорке кишечника. Кроме того, цисты скапливаются в выростных емкостях и загнивают, что приводит к ухудшению качества воды.

Для эффективного отделения при инкубации науплиев от цист и для повышения, при массовом производстве артемии, выхода жизне-

стойких науплиев без примеси невыклюнувшихся цист, нами было разработано устройство для инкубации яиц артемии, позволяющее с помощью специального сепаратора эффективно отделять науплиев от пустых оболочек и цист (рис. 4.21). Действие сепаратора основано на положительном фототаксисе науплиев и различиях в плотности науплиев и цист [Патент № 40841, 2004в; Ковачева и др., 2005а].

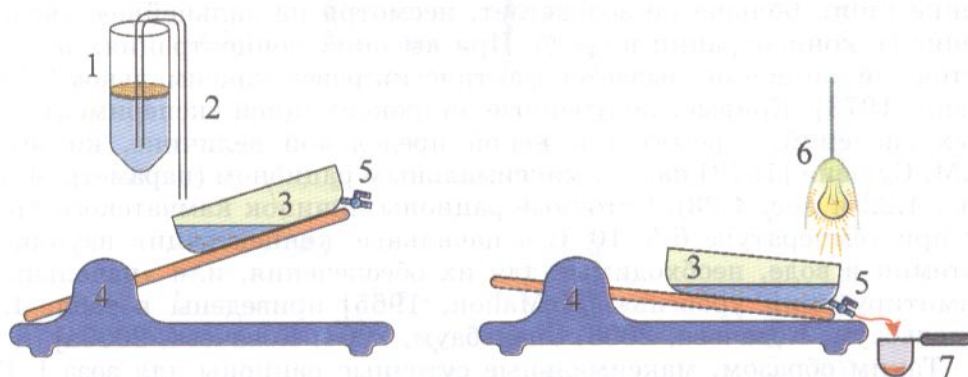


Рис. 4.21. Устройство для отделения науплиев артемии от цист:

- 1 — инкубационный сосуд; 2 — сифон; 3 — емкость для отделения;
4 — подставка; 5 — кран; 6 — источник света; 7 — сачок

Fig.4.21. Device for separation *Artemia nauplii* from cysts:

- 1 — incubation vessel; 2 — siphon; 3 — separation vessel; 4 — stand;
5 — faucet; 6 — light source; 7 — net

Личинки морских организмов имеют высокую потребность в полиненасыщенных жирных кислотах омега-3 ряда (эйкозопентаеновой 20:5 ω -3 и докозагексаеновой 22:6 ω -3) [Watanabe et al., 1991; Tamaru, 1999; Suprayudi, 2004]. Для сохранения в живом корме полиненасыщенных жирных кислот, личинок камчатского краба кормили только свежими науплиями (24 часа инкубации), поскольку через 48 ч. инкубации при стандартной температуре, содержание в артемии полиненасыщенных жирных кислот падает в 2 раза. По данным П. Лавенс и П. Соржелос [Lavens, Sorgelos, 1996] при содержании живых науплиев при температуре 0–4 °C в течение 1–2 суток, концентрация полиненасыщенных жирных кислот снижается незначительно. Используя это свойство, часть от свежевыклюнувшихся науплиев мы помещали в холодильник в аэрируемые емкости не более чем на 48 ч. Создание резерва живого корма значительно облегчает процесс культивирования.

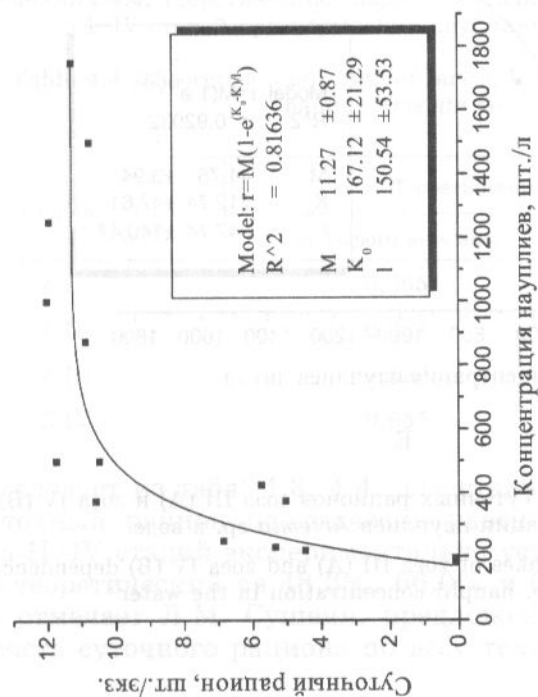
Суточный рацион должен обеспечивать физиологические потребности организма. При этом нельзя допускать внесение избыточного корма, ухудшающего качество воды и увеличивающего риск возникновения бактериальных и грибковых инфекций [Zheng, Fang, 1998].

Одним из ключевых моментов любой биотехники является определение оптимальных суточных рационов, величина которых может существенно влиять на её экономическую эффективность.

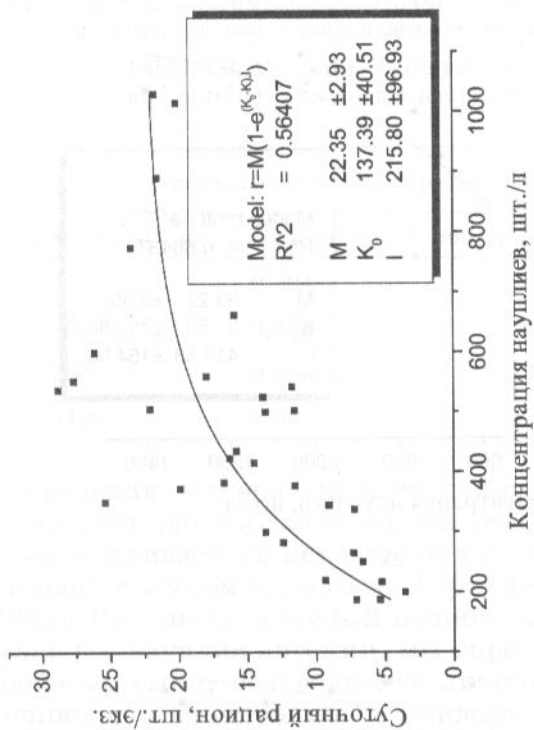
Максимальный рацион отражает предельные возможности пищедобывательной деятельности животных в данных условиях, т.е. физиологическое состояние полной насыщенности, при котором потребление пищи больше не возрастает, несмотря на дальнейшее увеличение ее концентрации в среде. При высоких концентрациях пищи, суточный рацион оказывается фактически равен максимальному [Сущенко, 1973]. Кривые, полученные аппроксимацией экспериментальных значений, стремятся к некоей предельной величине, которую Л.М. Сущенко [1973] назвал максимальным рационом (параметр М на рис. 4.22 и рис. 4.23). Суточные рационы личинок камчатского краба при температуре 6,5–10 °С и начальные концентрации науплиев артемии в воде, необходимые для их обеспечения, или «начальный лимитирующий уровень» [McMahon, 1965] приведены в табл. 4.3 [Эпельбаум, Ковачева, 2003, Эпельбаум, 2004; Ковачева, 2006а].

Таким образом, максимальные суточные рационы для зоа I–IV составляют 11,3; 22,4; 33,2 и 41,8 шт./экз. в сутки, или 34,2, 41,3, 43,2 и 40,7% от сырого веса личинки в сутки, соответственно. Оптимальная начальная концентрация науплиев составляет порядка 500–600 шт./л для зоа I, 600–800 шт./л для зоа II, 800–1000 шт./л для зоа III и 1000–1200 шт./л для зоа IV стадии.

В ходе наблюдения за личинками камчатского краба, было установлено, что для них не характерен направленный поиск корма — личинки захватывают лишь те пищевые объекты, которые попадают в район их ловчего аппарата. В соответствии с этим, они, как и большинство планктонных ракообразных, способны выедать корм лишь до определенной концентрации, не равной нулю. Поэтому в уравнение расчета величины суточных рационов введен параметр K_0 , который отражает «минимальную непотребляемую концентрацию пищевых частиц», т.е. концентрацию пищевых объектов, при которой выедание их данным видом животных прекращается [Сущенко, 1973]. Для зоа камчатского краба I–IV стадий минимальная непотребляемая концентрация науплиев артемии равна $167,1 \pm 21,3$; $137,4 \pm 40,5$; $97,9 \pm 75,6$ и $212,7 \pm 47,6$ шт./л (параметр K_0 на рис. 4.22 и 4.23, значения и стандартное отклонение вычислены с применением программы MicroCal Origin 6.0), что в среднем составляет порядка 154 науплия на литр. Это приблизительно соответствует данным А.Пола с соавторами [Paul et al., 1989], полученным при кормлении личинок камчатского краба копеподами. Для того, чтобы зоа захватывали не менее 1 копепода в сутки, концентрация копепод должна составлять порядка 200 шт./л [Эпельбаум, 2005; Ковачева, 2005; Epelbaum, Kovatcheva, 2005].



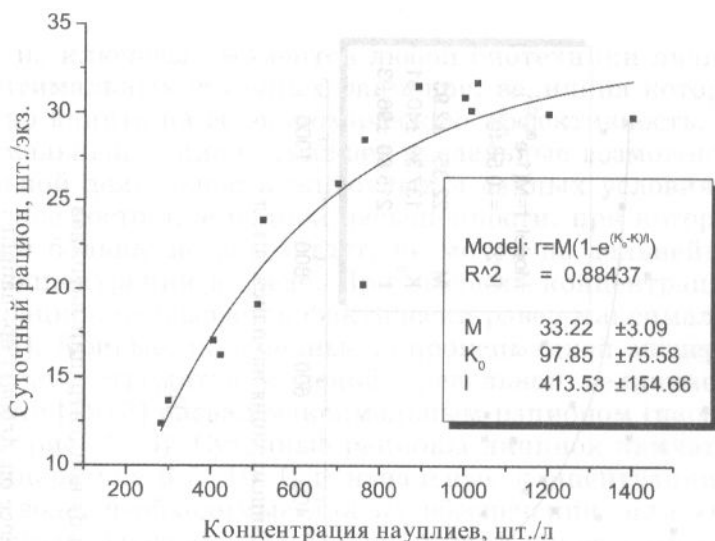
А



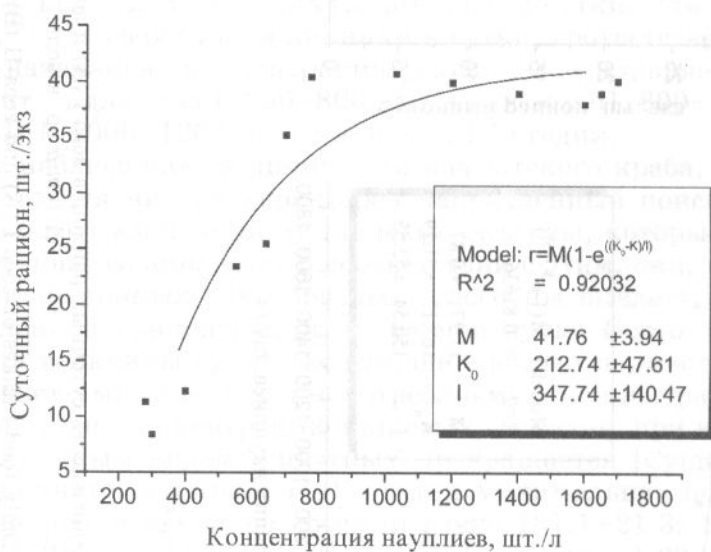
Б

Рис. 4.22. Зависимость суточных рационов зоа I (А) и зоа II (Б) от концентрации науплиев *Artemia* sp. в воде

Fig. 4.22. Daily food intakes of zoa I (A) and zoa II (B) dependence on *Artemia* sp. nauplii concentration in the water



А



Б

Рис. 4.23. Зависимость суточных рационов зоа III (А) и зоа IV (Б) от концентрации науплиев *Artemia* sp. в воде

Fig. 4.23. Daily food intakes of zoea III (A) and zoea IV (B) dependence on *Artemia* sp. nauplii concentration in the water

Таблица 4.3. Максимальные суточные рационы зоеа I–IV стадий и оптимальные начальные концентрации науплиев

Table 4.3. Maximum daily ration of zoea I–IV and optimal preliminary nauplii concentration

Стадия	Максимальный суточный рацион (М)			Оптимальная начальная концентрация науплиев (К), шт./л
	шт./экз.	мг сырого веса/экз.	мкг сухого веса/экз.	
ZI	11,3	0,294	47,46	400–600
ZII	22,4	0,582	94,08	600–800
ZIII	33,2	0,863	139,44	800–1000
ZIV	41,8	1,087	175,56	1000–1200

Для сравнения полученных нами для ракообразных суточных рационов с литературными данными, мы рассчитали теоретические величины рассматриваемого показателя для личинок камчатского краба I–IV стадий с учетом их веса по формуле, предложенной Л.М. Сущенко [1969]. Рассчитав суточный рацион личинки в граммах сырого веса, и зная вес науплия артемии, мы определили теоретическое число науплиев артемии, потребляемое личинкой в сутки. Теоретические величины суточных рационов приведены в табл. 4.4.

Таблица 4.4. Теоретические значения суточных рационов личинок I–IV стадий при кормлении науплиями *Artemia* sp.

Table 4.4. Theoretical daily rate of larvae I–IV stage feeding with nauplii *Artemia* sp.

Стадия	Теоретический суточный рацион	
	мг сырого веса/экз.	шт./экз.
Z I	0,265	10,2
Z II	0,393	15,1
Z III	0,520	20,0
Z IV	0,655	25,2

Как следует из табл. 4.3, 4.4, для стадии зоеа I экспериментальный суточный рацион практически равен теоретическому. Однако для зоеа II–IV стадий экспериментально установленный рацион превышает теоретический на 48,3%, 66,0% и 66,5%, соответственно.

Как отмечает Л.М. Сущенко, предложенное им общее уравнение для расчета суточного рациона по весу тела, дает лишь приближен-

ное представление о средних величинах рациона у ракообразных — для каждого вида уравнение имеет несколько иной вид из-за ряда физиологических и экологических особенностей [Сущеня, 1973].

На рис. 4.24 приведена зависимость между весом и суточным рационом личинок I-IV стадий по результатам наших экспериментов. Данная зависимость лучше всего аппроксимируется уравнением степенной функции:

$$M = 1,1659W^{1,1673}, \text{ где}$$

W — вес личинки (г сырого веса),

M — суточный рацион (г сырого веса/экз.).

Выведенная зависимость позволяет рассчитать расход корма при содержании личинок в искусственных условиях и открывает определенные возможности для анализа трофической роли личинок камчатского краба (а возможно и личинок других видов сем. Lithodidae) в природных экосистемах.

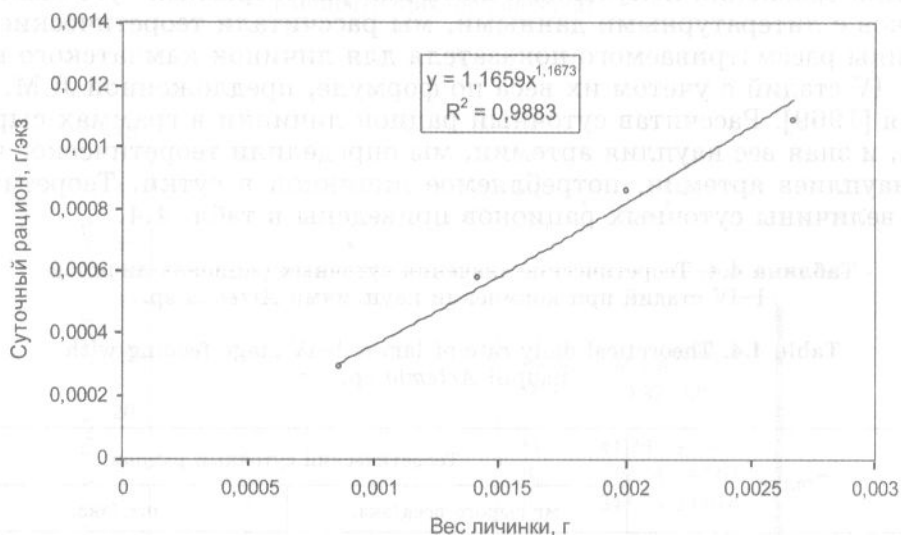


Рис. 4.24. Зависимость величины суточного рациона от веса тела личинок камчатского краба при кормлении науплиями *Artemia* sp.

Fig. 4.24. Daily food intakes dependence on the body weight of red king crab larvae *Artemia* sp. nauplii feeding

Литературных данных по потреблению науплиев артемии личинками камчатского краба сравнительно немного. Х. Курата [Kurata, 1960] в экспериментах по определению суточных рационов личинок камчатского краба при 8 °C и 12 °C установил, что при более высокой температуре период личиночного развития короче, а величина суточного рациона больше. За счет этого, за весь период развития одна личинка потребляет порядка 760 науплиев *Artemia* sp. при обеих температурах [Kurata, 1960]. По нашим данным (см. табл. 4.3, 4.4) за

весь период развития 1 личинка камчатского краба потребляет порядка 1043 науплия *Artemia* sp. Различия с литературными данными могут быть объяснены тем, что размер и вес науплиев артемии существенно различаются в зависимости от места сбора цист [Гусев, 1981, 1990; Литвиненко и др., 2000]. Так, сухой вес науплия может составлять от 1,63 мкг (залив Сан-Франциско, США) до 4,55 мкг (озеро Айби, Китай) [Lavens, Sorgeloos, 1996].

По литературным данным циркадные ритмы питания отсутствуют, за исключением зоа I, которая питается несколько активнее в ночное время с 21.00 до 09.00 ч. [Kurata, 1960]. Т. Наканиши [Nakanishi, 1987] исследовал потребление личинками камчатского краба науплиев артемии при различных температурах воды. Он установил, что при 8 °C личинки I–IV стадий потребляли от 12 до 58 науплиев за 1 сут. Однако эти эксперименты были поставлены с использованием лишь пяти личинок каждой стадии.

Другие корма (Other feeds). При культивировании личинок камчатского краба исследователями протестировано, кроме науплиев артемии, большое количество различных кормов. В качестве корма пробовали использовать водоросли *Nitzschia* sp., однако это привело к гибели личинок [Sato, Tanaka, 1949b]. Проведены эксперименты по кормлению зоа трохофорами пяти видов полихет, собранных в естественной среде. Наилучшие результаты достигнуты при кормлении личинок трохофорами полихет *Polydora* sp. и *Phyllodoce groenlandica*: наблюдалось активное питание и заполнение пищеварительного тракта личинок. Однако при всех вариантах кормления выживаемость до стадии глаукотоз не превысила 6,7% [Sato, Tanaka, 1949]. Х. Курата [Kurata, 1959] изучал выживаемость зоа при использовании различных типов живых кормов: диатомовых водорослей *Skeletonema costatum*, трохофор полихет *Chone teres* и *Polydora* sp. и науплиев артемии. При кормлении водорослью *Skeletonema costatum* все личинки погибли при линьке на стадию зоа II; при кормлении трохофорами *Polydora* sp. выживаемость личинок не превысила 18%. Наилучшие результаты достигнуты при кормлении личинок трохофорами полихет *Chone teres* (выживаемость до стадии глаукотоз составила 52,7%), однако опыт по кормлению трохофорами полихет был поставлен с использованием лишь 20 личинок [Kurata, 1959]. А. Пол с соавторами [Paul et al., 1989] проводили эксперименты по кормлению зоа I камчатского краба копеоподитными стадиями и взрослыми рачками отряд Copepoda (*Pseudocalanus* spp., *Acartia* spp., *Orthonia* spp.) и науплиями баянусов. В ходе этих экспериментов установлено, что при концентрациях копеопод 300 шт./л личинки питались неактивно и потребляли не более 2 копеопод в сутки; авторы не приводят данные по выживаемости личинок по окончании эксперимента [Paul et al., 1979, 1989]. Эти же авторы поставили опыты по кормлению зоа I камчатского краба диатомовыми водорослями *Thalassiosi-*

ra nordenskioldii, *Chaetoceros* spp. и *Skeletonema costatum*. Наилучшие результаты достигнуты в эксперименте по кормлению диатомовой водорослью *T. nordenskioldii* при концентрации не менее 1800 кл./мл — выживаемость личинок до стадии зоеа II составила 75%, тогда как при кормлении другими водорослями выживаемость не превысила 16% [Paul et al., 1989].

Экспериментов по кормлению личинок крабов искусственными кормами было проведено сравнительно немного. D. Levine с соавторами [1982] показали, что добавление желатиновых микрокапсул, содержащих питательные вещества, в стандартный рацион личинок краба *Eurypanopeus depressus*, состоящий из коловраток, повышало выживаемость личинок. Проведены эксперименты по кормлению личинок краба *Eriocheir sinensis* микрокапсулами вместо обычного рациона, состоящего из науплиев артемии; в результате выживаемость личинок повысилась на 13,53% [Zhang et al., 1998]. Также проведены опыты по кормлению личинок *Portunus trituberculatus* микрокапсулами как в качестве добавки к рациону из коловраток, так и в виде самостоятельного рациона. В первом случае выживаемость личинок оказалась сопоставимой, а во втором — несколько ниже, чем при кормлении науплиями артемии [Kanazawa et al., 1983].

С. Сато и С. Танака [Sato, Tanaka, 1949b] в экспериментах по искусственному выращиванию личинок камчатского краба пробовали использовать в качестве корма яичный желток, сухое молоко (не содержащее сахара), мясо камчатского краба (сухое и вареное), сырую печень камчатского краба и трески, а также водоросли *Nitzschia* sp. Российские исследователи применяли яичный порошок, пищевые дрожжи, одноклеточные водоросли *Monochrysis*, *Phaeodactylum* и науплии артемии [Зубкова, 1964; Культивирование..., 1987; Иванов, Щербакова, 2005]. Однако все корма, кроме последних, дали неудовлетворительные результаты выращивания. В литературе отсутствуют описания каких-либо других опытов по введению искусственных кормов в рацион личинок камчатского краба.

Для выявления эффективных личиночных кормов камчатского краба нами была поставлена серия экспериментов. Были испытаны искусственные стартовые комбикорма Start и Wean-Ex для морских организмов производства компании DANA FEED (Дания) как отдельно, так и в сочетании с науплиями *Artemia salina* [Эпельбаум, 2004; Эпельбаум и др., 2005; Ковачева, 2005]. Состав кормов представлен в табл. 4.5 и 4.6. Эксперименты по использованию в рационе личинок комбикормов проводили на зоеа I и II, поскольку это наиболее уязвимые стадии в жизненном цикле камчатского краба и успех дальнейшего культивирования во многом зависит от должной обеспеченности этих стадий пищей [Paul et al., 1989; Ковачева, 2003; Ковачева и др., 2005в].

Таблица 4.5. Состав стартового корма для морских организмов Start 100 (размер частиц 90–200 μ) и Start 300 (размер частиц 150–400 μ) (производство DANA FEED, Дания)

Table 4.5. Composition of the start feed for marine organisms Start 100 (particle size 90–200 μ) and Start 300 (particle size 150–400 μ) (DANA FEED production, Denmark)

Компонент	Содержание	Компонент	Содержание
Влажность	6%	Витамин А	20 000 МЕ/кг
Белки	70%	Витамин D ₃	4 000 МЕ/кг
Жиры	13%	Фосфор	1,5%
Зола	3%	Медь	32 мг/кг
Волокна	0,2%	Полиненасыщенные	
Витамин С	2 000 мг/кг	жирные кислоты	4%
Витамин Е	400 мг/кг	ДГК	2,6%

Примечание: МЕ—международная единица.

Comment: ME—international unit.

Таблица 4.6. Состав корма Wean-Ex 100 (размер частиц 80–200 μ) и Wean-Ex 300 (150–400 μ) (производство DANA FEED, Дания)

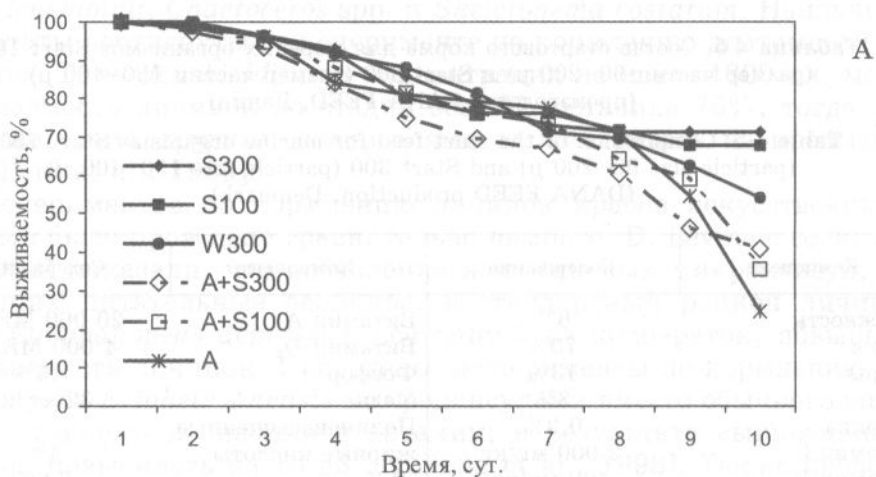
Table 4.6. Composition of feed Wean-Ex 100 (particle size 80–200 μ) and Wean-Ex 300 (150–400 μ) (DANA FEED production, Denmark)

Компонент	Содержание	Компонент	Содержание
Белки	67%	Витамин Е	400 мг/кг
Жиры	14%	Витамин А	17 000 МЕ/кг
Углеводы	5%	Витамин D ₃	3 500 МЕ/кг
Зола	11%	Фосфор	1,5%
Волокна	0,2%	Медь	32 мг/кг
Витамин С	400 мг/кг		

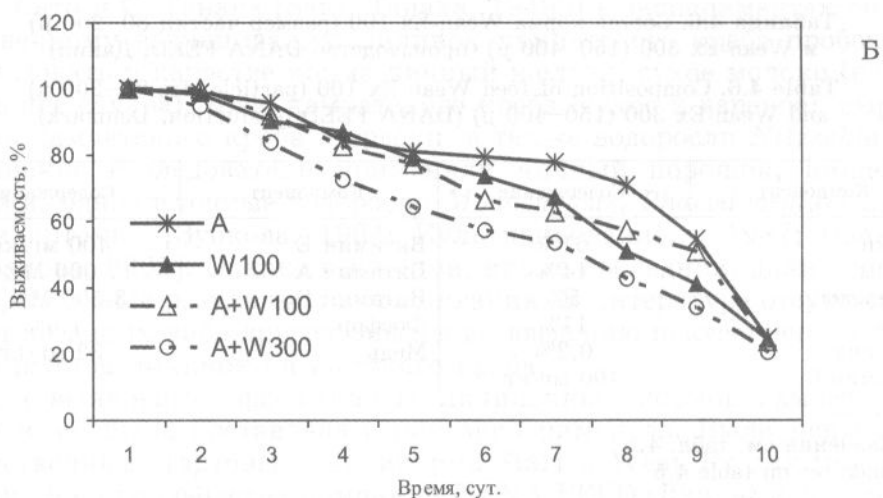
Обозначения см. табл. 4.5

Legends see on table 4.5

Личинки особенно активно питались в течение первого часа после внесения комбикормов, т.е. пока частицы корма оставались в толще воды. Наиболее высокая выживаемость наблюдалась при кормлении стартовыми комбикормами Start 300 и Start 100 — 71,4% и 68,0%, соответственно (рис. 4.25 А, В; рис. 4.26). При внесении этих кормов в сочетании с артемией выживаемость оказалась существенно ниже — 41% и 35,5%, соответственно. Возможно, это объясняется тем, что при внесении в воду одновременно науплиев артемии и сухого корма концентрация аммония и нитратов в воде возрастала по сравнению с



А — Start 100; Start 300; Wean-Ex 300; Start 100 в сочетании с науплиями *Artemia* sp.; Start 300 в сочетании с науплиями *Artemia* sp.; науплии *Artemia* sp.
 А — Start 100; Start 300; Wean-Ex 300; Start 100 in combination with nauplii *Artemia* sp.; Start 300 in combination with nauplii *Artemia* sp.; nauplii *Artemia* sp.;



Б — Wean-Ex 100; Wean-Ex 100 в сочетании с науплиями *Artemia* sp.; Wean-Ex 300 в сочетании с науплиями *Artemia* sp.; науплии *Artemia* sp.
 Б — Wean-Ex 100; Wean-Ex 100 in combination with nauplii *Artemia* sp.; nauplii *Artemia* sp.

Рис. 4.25. Выживаемость зоа I при кормлении различными типами кормов: S — Start, W — Wean-Ex, A — науплии *Artemia* sp.

Fig. 4.25. Survival rate of zoea I fed by different kinds of feed: S — Start, W — Wean-Ex feed, A — nauplii *Artemia* sp.

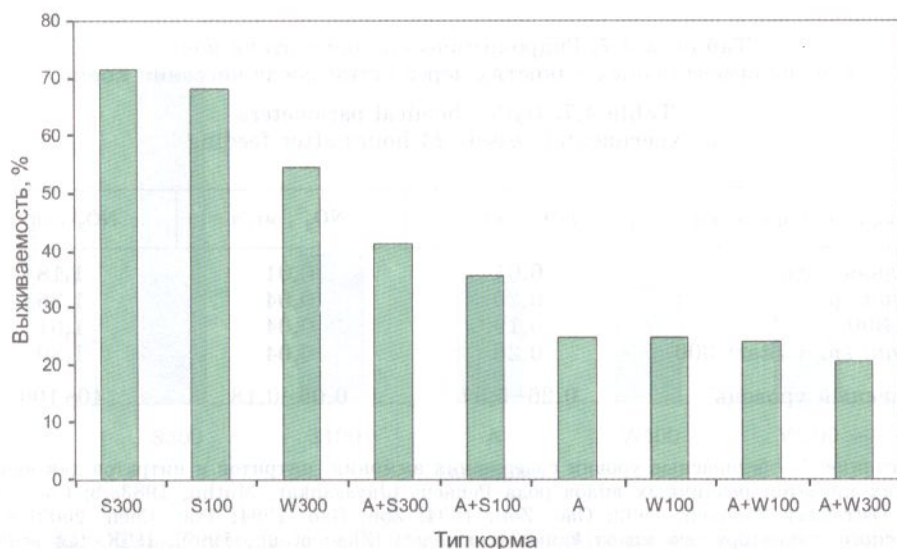


Рис. 4.26. Выживаемость зоэа I при кормлении различными типами кормов. Обозначения см. рис. 4.25

Fig. 4.26. Survival rate after molting to zoea II fed by different kinds of food. Legends see on fig. 4.25

использовании каждого вида корма по отдельности, хотя и не превышала имеющихся в литературе данных по безопасным уровням для личинок морских декапод (табл. 4.7).

Наибольшая смертность личинок во всех экспериментах наблюдалась на 7–10 день (см. рис. 4.25 А, Б), что совпадает с началом линьки. Около 90% погибших в этот период личинок находились в предлиночном состоянии или в процессе линьки. У первых отмечено начало образования нового карапакса под старым. Вторые, как правило, не могли полностью освободиться от старого экзuvia в области карапакса и/или тельсона (см. рис. 4.16).

37,3% личинок, получавших корм Wean-Ex 300, имели морфологические отклонения (см. рис. 4.2): по внешнему виду эти личинки были похожи на презоэа, но имели развернувшийся роострум. У них отмечены вполне развитые мандибулы. Однако щетинки на максиллах как первой, так и второй пары развернулись не до конца, а внутри максилл начали развиваться максиллы следующей личиночной стадии. Их перистые гребные щетинки максиллипод были ввернуты внутрь, как на стадии презоэа.

Эксперимент с зоэа I завершили после перехода морфологически полноценных особей на стадию зоэа II.

Выживаемость личинок в ходе экспериментов с зоэа II представлена на рис. 4.27, 4.28.

Таблица 4.7. Гидрохимические показатели воды
в экспериментальных емкостях через сутки после внесения корма

Table 4.7. Hydrochemical parameters
in experimental vessels 24 hours after feeding

Вариант кормления	NH_4^+ , мг/л	NO_2^- , мг/л	NO_3^- , мг/л
Исходная вода	0,01	0,01	1,18
<i>Artemia</i> sp.	0,20	0,04	1,36
Start 300	0,19	0,04	1,61
<i>Artemia</i> sp. + Start 300	0,26	0,04	1,80
Безопасный уровень*	0,26–0,57	0,09–0,18	40–100

Примечание: * — безопасные уровни содержания аммония, нитритов и нитратов для личинок морских креветок различных видов рода *Penaeus* [Jayasankar, Muthu, 1983a,b; Chen, Chin, 1988; Ostrenzky, Poersch, 1992; Gao, Zou, 1994; Zou, Gao, 1994; Tsai, Chen, 2002] и зоэа китайского мохнаторукого краба *Eriocheir sinensis* [Zhao et al., 1997], ПДК для водоемов рыбохозяйственного значения [Перечень рыбохозяйственных нормативов, 1999].

Notation: * — safe levels of ammonium, nitrates, nitrites concentrations for different species of sea shrimps genus *Penaeus* [Jayasankar, Muthu, 1983a,b; Chen, Chin, 1988; Ostrenzky, Poersch, 1992; Gao, Zou, 1994; Zou, Gao, 1994; Tsai, Chen, 2002] and for zoea of Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* [Zhao et al., 1997], maximum contamination level for fisheries waters [List of fisheries standards, 1999].

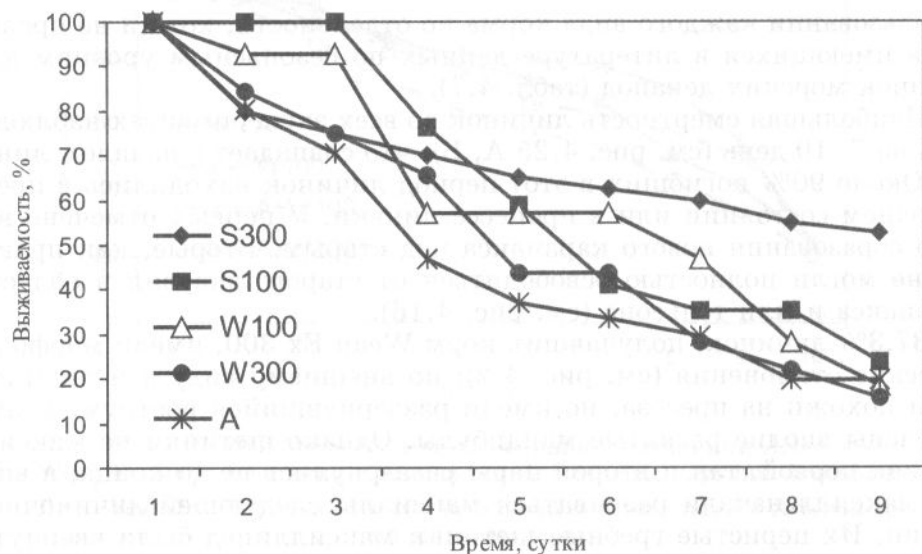


Рис. 4.27. Выживаемость зоэа II при использовании различных типов кормов

Fig. 4.27. Survival rate of zoea II with different kinds of food

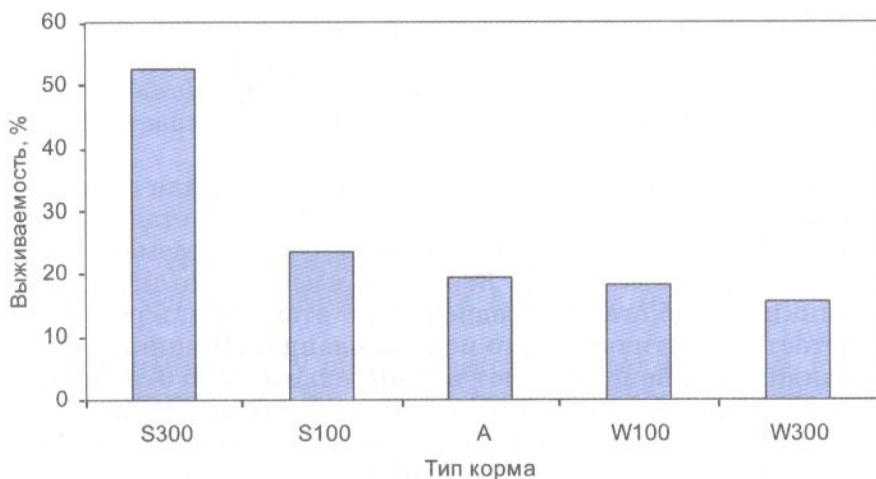


Рис. 4.28. Выживаемость зоэа II при использовании различных типов кормов

Fig. 4.28. Survival rate of zoea II with different kinds of food

Как и на стадии зоэа I, наилучшая выживаемость личинок наблюдалась в экспериментах с кормом Start 300, причем при питании кормом Start 300 выживаемость возросла в 2,2 раза по сравнению с кормом Start 100. Выживаемость до стадии глаукотоз составила 35% (максимальная достигнутая нами выживаемость при кормлении науплиями артемии составила в прежние годы 23–30,8%).

Все погибшие особи, получавшие корма Wean-Ex 100 и Wean-Ex 300, имели описанные выше морфологические отклонения (см. рис. 4.2.). Личинки, получавшие корма Start 100 и Start 300, развивались без морфологических отклонений.

При кормлении личинок искусственными кормами продолжительность развития и показатели роста (табл. 4.8) соответствовали усредненным данным, полученным в ходе многолетних экспериментов по кормлению науплиями артемии [Ковачева, 2002; Ковачева, Эпельбаум, 2003; Эпельбаум, 2004; Ковачева, 2005а; Эпельбаум и др., 2005].

Таблица 4.8. Рост и развитие личинок камчатского краба при кормлении искусственными кормами (Z I, Z II)

Table 4.8. Growth and development of red king crab larvae fed with artificial feed (Z I, Z II)

Стадия	Продолжительность стадии, сутки/градусо-дни	Длина карапакса, мм	Длина рострума, мм
Z I	10/80	1,320±0,025	1,240±0,060
Z II	9/81	1,530±0,037	1,49±0,035

Из недостатков использованных в экспериментах комбикормов следует отметить, что корма лишь около 60 минут сохраняют плавучесть, затем оседают на дно и прилипают к нему. Дольше всего держится в толще воды (около 2 часов) и меньше прилипает ко дну корм Start 300.

Таким образом, среди протестированных кормов для зоэа I наилучшими оказались корма Start 300 и Start 100, а на стадии зоэа II — корм Start 300. Start 300 имеет более крупный размер частиц по сравнению с кормом Start 100. Вероятно, именно поэтому более крупные личинки второй стадии предпочитают этот корм, в результате чего возрастает эффективность его использования. Личинки первой стадии, по-видимому, не проявляют избирательность по отношению размера частиц в кормах Start 100 и 300, поэтому эффективность этих кормов для первой стадии почти одинакова. В кормах Wean Ex более высокое содержание золы по сравнению с кормами Start, и они лишь около получаса держатся в толще воды. Кроме того, в кормах Start более высокое содержание витаминов и имеются полиненасыщенные жирные кислоты омега-3 ряда (см. табл. 4.5 и 4.6). В литературе имеются данные по повышению выживаемости, темпа роста и улучшению физиологического состояния личинок некоторых видов крабов при питании различными кормовыми организмами (одноклеточными водораслями, коловратками, науплиями *Artemia* sp.), обогащенными специализированными эмульсиями или маслами с полиненасыщенными жирными кислотами [Urcera et al., 1993; Takeuchi et al., 1999a,b; Chen et al., 2000]. В то же время, некоторые виды крабов не реагируют на питание кормами, обогащенными полиненасыщенными кислотами ряда омега-3, или даже гибнут от них [Kobayashi et al., 2000; Mann et al., 2001]. В соответствии с этим, нельзя однозначно ответить на вопрос о том, является ли наличие эйкозопентаеновой и докозогексаеновой жирных кислот в корме Start одной из причин повышения выживаемости личинок. Возможным направлением дальнейших работ по созданию оптимальных кормов для камчатского краба должно стать исследование влияния полиненасыщенных жирных кислот на выживаемость, развитие и рост личинок. Другой важной задачей на будущее является повышение плавучести кормов.

Глава 5 Послеличиночный период

Chapter 5 Postlarvae period

5.1. Особенности морфологии и поведения 5.1. Morphology and behavior features

После линьки зоэа IV превращается в послеличинку — глаукотоз. Внешне глаукотоз уже похожа на взрослого краба, имеет развитые перейоподы (рис. 5.1 Б, В) и покрытый шипами карапакс, однако абдомен остается длинным, как у личинки (рис. 5.1 А). Плавательный аппарат представлен хорошо развитыми плеоподами (рис. 5.1 Г), поэтому, в отличие от зоэа, глаукотоз плавает рострумом вперед. Первые 3–4 суток в течение дня глаукотоз плавают в толще воды, а к вечеру опускаются на дно и удерживаются клешненосными перейоподами на частичках субстрата.

Такое поведение связано с тем, что в природе основной функцией глаукотоз является поиск субстрата для оседания, который обеспечит будущих мальков питанием и защитой. Некоторые глаукотоз практически не меняют своего местоположения в течение всего послеличи-

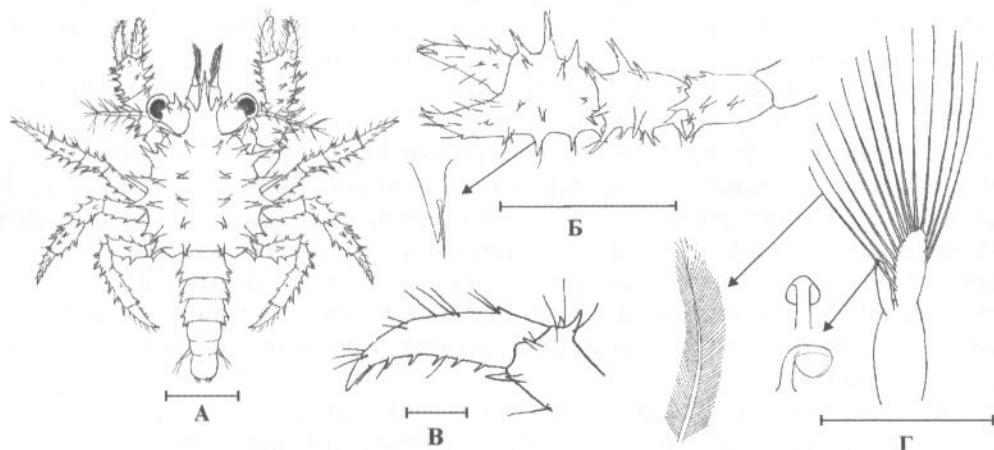


Рис. 5.1. Морфология глаукотоз: А — общий вид, Б — правый клешненосный перейопод, В — дактилус перейопода II, Г — плеопод.
Масштаб: А, Б, Г — 1 мм, В — 0,2 мм

Fig. 5.1. Glaucothoe morphology: А — general view, Б — right chela, В — dactylus of the second pereopod, Г — pleopod.
Scale bars: А, Б, Г — 1 mm, В — 0.2 mm

ночного периода [Ковачева и др., 2005в; Kovatcheva et al., 2006b; Epelbaum et al., 2007].

У глаукотоз максиллипеды относительно малы, а их экзоподиты имеют слабо развитые гребные лопасти. По нашим наблюдениям, в аквариальных условиях глаукотоз не питаются. При содержании без пищи они благополучно прошли через процесс линьки и превратились в мальков [Ковачева, 2002а; Эпельбаум, 2002; Ковачева и др., 2005в; Epelbaum et al., 2006].

Морфологический анализ пищедобывательного аппарата подтвердил, что мандибулы и максиллипеды не приспособлены для обработки пищи. Так, конечности глаукотоз малы, их щетиночное вооружение недостаточно развито и малоприспособлено для обработки пищи (рис. 5.2).

Анализ строения пищеварительной системы глаукотоз и ее сравнение с пищеварительной системой нормально питающейся зоэа также указывают на то, что она не питается. В желудке глаукотоз слабо развит фильтрационный пресс, на стенках желудка отсутствуют какие-либо щетинки или зубчики, выросты гепатопанкреаса и дивертикулы средней кишки значительно меньше по размеру (рис. 5.3). В клетках эпителия пищеварительной железы и дивертикулов средней кишки личинки на стадии зоэа имеются липидные капли [Abrunhosa, Kittaka, 1997а; Эпельбаум, 2002; Эпельбаум, 2004; Ковачева и др., 2005в]. Можно предположить, что накопленные на стадии зоэа, они обеспечивают непитающуюся глаукотоз энергетическими ресурсами.

Средняя кишка и главная доля гепатопанкреаса глаукотоз относительно длиннее, чем на стадии зоэа (рис. 5.3). Это обеспечивает увеличение площади контакта между гепатопанкреасом и гемолимфой, приводящее к более эффективной передаче энергетических ресурсов [Abrunhosa, Kittaka, 1997а; Эпельбаум, 2004; Ковачева и др., 2005в; Epelbaum et al., 2006].

По нашим наблюдениям, для глаукотоз характерно наличие тонких сенсилл на всех шипах карапакса и перейопод (см. рис. 5.1 Б) и даже на шипиках глаз. Подобные волоски, 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.

Каковы же возможные причины афагии глаукотоз? Основная функция глаукотоз — поиск микробиотопа, который сможет обеспечить будущих мальков защитой и питанием [Freese, Babcock, 1989; Stevens, Kittaka, 1998]. Можно предположить, что отсутствие необходимости поиска пищи позволяет глаукотоз совершать более длительные локальные миграции для поиска подходящих условий. Глаукотоз может продолжать вести планктонный образ жизни или немедленно осесть при обнаружении удобного микробиотопа [Strathman,

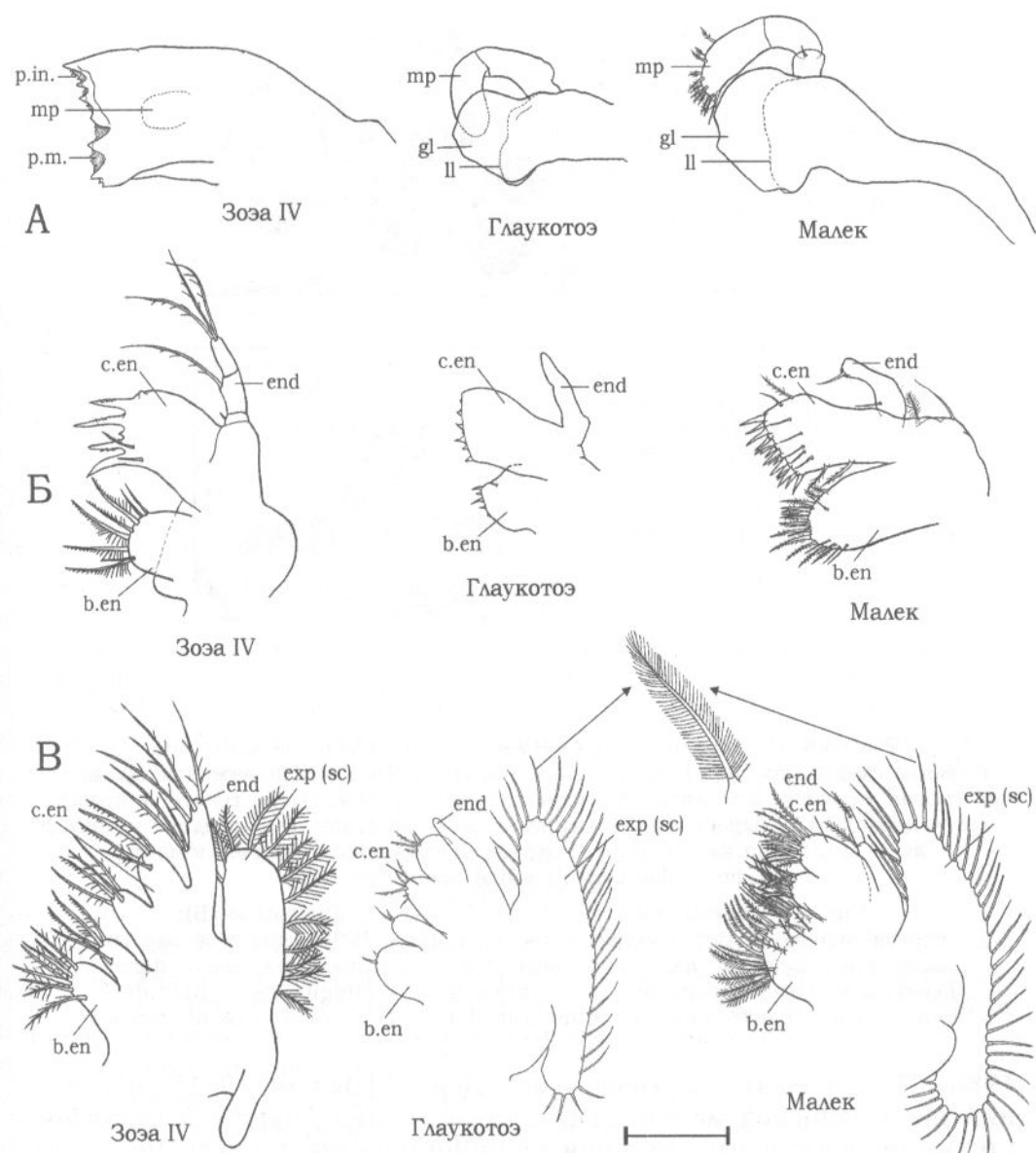


Рис. 5.2. Ротовые конечности зоеа IV, глаукотоз и малька: А — мандибулы, Б — максиллы I, В — максиллы II. Масштаб: 0,2 мм

Fig. 5.2. Oral appendages of zoea IV, glaucothoe and first stage juvenile: А — mandibles, Б — maxillules I, В — maxillae II. Scale bars: 0.2 mm

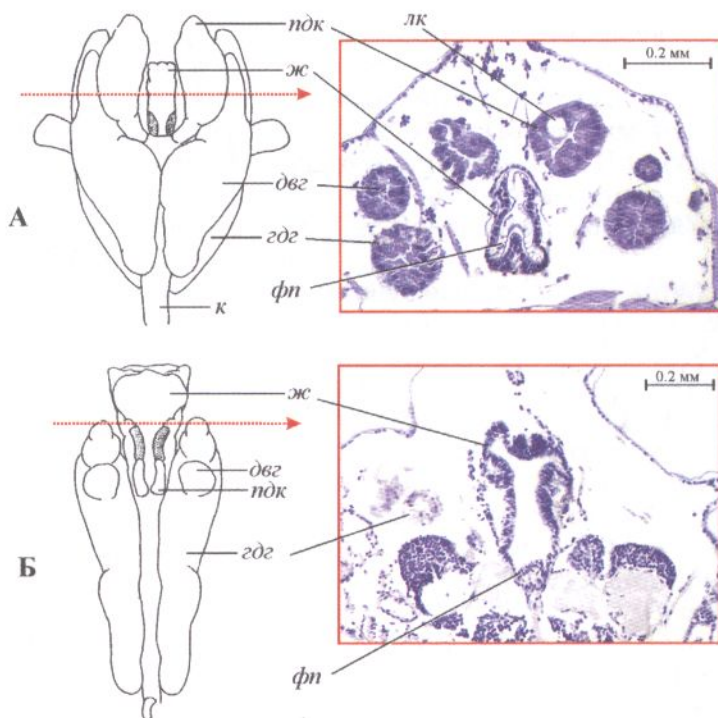


Рис. 5.3. Пищеварительная система зоэа IV (А) и глаукотоз (Б): общие схемы строения [по: Abrunhosa, Kittaka, 1997a] и поперечные срезы на уровне желудка. Условные обозначения: гдг — главная доля гепатопанкреаса, двг — дорсальный вырост гепатопанкреаса, ж — желудок, к — средняя кишка, лк — липидная капля, пдк — передний дивертикул средней кишки, фп — фильтрационный пресс желудка

Fig. 5.3. Digestive system of zoea IV (A) and glaucothoe (B): general scheme of structure [Abrunhosa, Kittaka, 1997a] and cross section of stomach. Legend: гдг — main part of the hepatopancreas, двг — dorsal hepatopancreatic incrustation, ж — stomach, к — midgut, лк — lipid drop, пдк — front diverticulum of the midgut, фп — filtrational press of stomach

1985]. Подобная мысль высказана Р. Дейврс [Dawirs, 1981] в отношении непитающейся мегалопы рака-отшельника *Pagurus bernhardus*: отсутствие необходимости в поиске пищи повышает шансы мегалопы найти пустую раковину для заселения.

Основные морфологические и поведенческие особенности глаукотоз, которые мы рассматриваем как приспособление для эффективного расселения вида при поисках субстрата для оседания, отражены на рис. 5.4.

Наблюдения Б. Стивенс и Х. Киттана [Stevens, Kittaka, 1998] в аквариумах показали, что глаукотоз камчатского краба проявляют плавательную активность в дневные часы, будучи в значительной степени

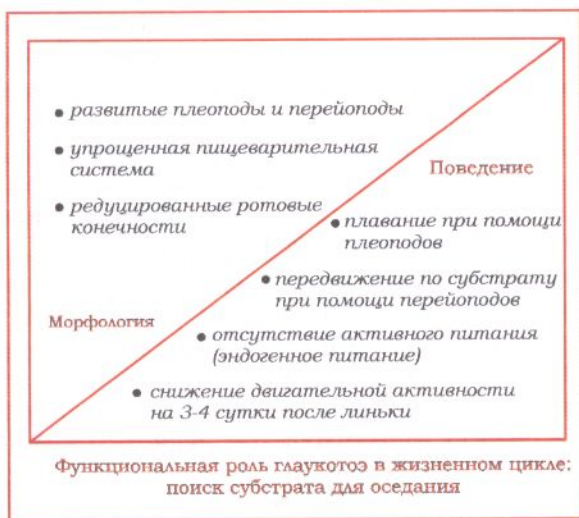


Рис. 5.4. Особенности морфологии и поведения глаукотоз

Fig. 5.4. Morphology and behavior features of glaucothoe

неподвижными между закатом и восходом солнца. В аквариумах со смешанными субстратами пропорция плавающих глаукотоз в начале стадии была 28%, но уменьшалась до менее чем 10% к середине стадии, что хорошо согласуется с нашими данными о снижении двигательной активности камчатского краба к середине стадии глаукотоз.

5.2. Субстраты

5.2. Substrates

В связи с тем, что функциональная роль глаукотоз в жизненном цикле заключается в поиске субстрата для оседания, мы исследовали оседание глаукотоз на различные субстраты (табл. 5.1). Субстраты подбирали в соответствии со следующими требованиями:

- отсутствие токсичности;
- сохранение возможности чистки емкостей;
- фактура, позволяющая глаукотоз легко удерживаться.

Использовали следующие типы субстратов:

- нейлоновая сетка (размер ячеек 0,5×0,5 мм), натянутая на жесткий каркас и размещенная вертикально («сетка 1»);
- та же нейлоновая сетка, размещенная горизонтально («сетка 2»);
- сплетения пластиковых нитей, натянутых на жесткий каркас и размещенные вертикально («нити 1»);
- те же пластиковые нити, размещенных горизонтально («нити 2»);
- кирпичи с полостями.

Таблица 5.1. Предпочитаемость субстратов глаукотоз
(продолжительность каждого периода — 3 дня)

Table 5.1. Substrates preferences glaucothoe (duration of each period — 3 days)

Показатели	Доля глаукотоз, %				
	Период I	Период II	Период III	Период IV	Период V
Не осевшие	0,7	0,2	0,0	0,0	0,0
Сетка 1	2,8	2,5	0,7	0,7	0,4
Нити 1	1,9	1,9	1,6	2,3	1,2
Сетка 2	14,2	13,2	12,5	12,1	11,1
Нити 2	79,1	79,5	82,8	81,7	83,8
Кирпичи	0,2	0,5	0,6	1,6	1,5
Прочее*	1,1	2,2	1,8	1,5	2,0

* поверхность аэратора и трубок водообмена.

* porous stone of the aeration system and water supply pipes.

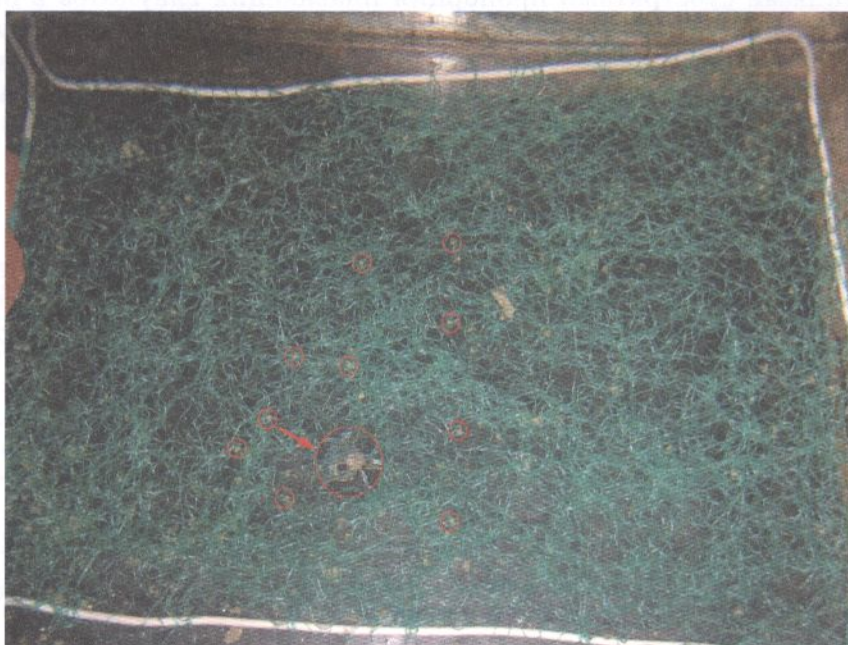


Рис. 5.5. Расположение глаукотоз на субстрате «нити 2»

Fig. 5.5. Glaucothoe location to the substrate «thread 2»

Количество глаукотоз на всех типах субстрата оставалось практически постоянным в течение всего эксперимента. Глаукотоз предпочитали в качестве субстрата горизонтально расположенное сплетение пластиковых нитей (рис. 5.5) — в среднем на этом субстрате находились около 81,4% особей. Число плавающих глаукотоз было невелико, снижаясь в ходе эксперимента от 0,7 до 0%. Примерно на шестой день все глаукотоз осели на один из субстратов [Кряхова и др., 2006; Ковачева, 2006а; Epelbaum et al., 2006; Kovatcheva et al., 2006в].

Выживаемость глаукотоз до стадии малька в ходе данного эксперимента была относительно высока и составила около 74,6%.

По литературным данным, глаукотоз камчатского краба, как и в наших экспериментах, 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 предпочитаемым глаукотоз камчатского краба субстратом являются гидроиды и водоросли. Глаукотоз избегают оседания на песок, в связи с его подвижностью. Другим преимуществом структурированных субстратов является сокращение межлиночного периода при быстром оседании. Это было показано на примере камчатского [Stevens, Kittaka, 1998] и других видов крабов — *Clibarnarius erythropus* [Harms, 1992], *Rhithropanopeus harrisi* [Fitzgerald et al., 1998].

Несмотря на то, что американские исследователи получили сходные с нашими результаты оценки предпочтительности субстратов, выживаемость камчатского краба у них составила всего 25–60% [Stevens, 2003]. При этом, продолжительность периода в наших условиях была значительно короче по сравнению с американским результатом: 18–20 суток и 30–38 суток, соответственно [Ковачева, 2002; Ковачева, 2005].

5.3. Развитие и рост 5.3. Development and growth

У глаукотоз измеряли длину от глазной выемки до заднего края и ширину карапакса в самом широком месте без учета шипов (рис. 5.6).

При анализе динамики роста камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза, обращает на себя внимание замедление роста при переходе от стадии зоза IV к глаукотоз (табл. 5.2, см. рис. 4.8). Так, за все годы экспериментов (2000–2006 гг.) средний прирост за одну личиночную стадию составил 14,2%, а прирост глаукотоз — всего 1,9% (см. табл. 5.2).

Полученные результаты подтверждают данные других авторов по снижению интенсивности обмена веществ и отсутствию или замедле-

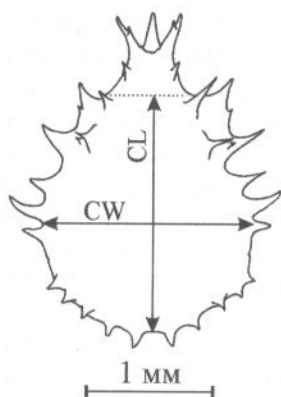


Рис. 5.6. Измерение карапакса глаукотоз и ювенильных особей: CL — длина карапакса, CW — ширина карапакса

Fig. 5.6. Carapace measurements of the glaucothoe and juveniles: CL — carapace length, CW — carapace width

нию роста камчатского краба в этот период раннего онтогенеза. Например, по данным японских исследователей, относительный прирост на личиночных стадиях развития варьировал в пределах от 10,0% при переходе на II стадию зоэа до 19,7% при переходе на III стадию зоэа, тогда как увеличение длины карапакса на стадии глаукотоз составило всего 0,4% [Nakanishi et al., 1974; Nakanishi, 1987, Stevens, Kittaka, 1998].

Замедление обмена веществ, о чем свидетельствует резкое снижение потребления кислорода, начиная с последней стадии зоэа до первой мальковой стадии (рис. 5.7) [Nakanishi, 1987] и роста глаукотоз, вызвано ее афагией.

В наших экспериментах общая продолжительность периода глаукотоз при температуре 10–11 °C составляла 18–20 суток (177,7–200,0 гра-

Таблица 5.2. Продолжительность стадий, размер и вес камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза при выращивании в искусственных условиях, средние значения за весь период наших исследований (2000–2006 гг.)

Table 5.2. Average values of duration, size and weight of red king crab early stages in artificial conditions (own data — 2000–2006)

Стадия	Продолжительность стадии, сут./градусо-дни	Длина карапакса $M \pm m$, мм	Длина роstrума $M \pm m$, мм	Ширина карапакса $M \pm m$, мм	Сырой/сухой вес, мг
Презоэа	≤ 1 часа	—	—	—	—
Зоэа I	10/66,0	$1,39 \pm 0,029$	$1,29 \pm 0,038$	—	0,86/0,110
Зоэа II	10/68,7	$1,63 \pm 0,027$	$1,52 \pm 0,089$	—	1,41/0,165
Зоэа III	9/69,3	$1,83 \pm 0,044$	$1,53 \pm 0,121$	—	2,00/0,250
Зоэа IV	10/79,7	$2,07 \pm 0,043$	$1,63 \pm 0,084$	—	2,67/0,300
Глаукотоз	18/177	$2,11 \pm 0,035$	$0,53 \pm 0,022$	$1,93 \pm 0,050$	2,87/0,379

дусо-дней). Сходные результаты получены Т. Наканиши с соавторами [Nakanishi et al., 1974]: 22 суток (204,6 градусо-дней) при температуре воды 9,3 °С.

Трансформация глаукотоз из планктонной в донную форму связана с глубокой физиологической перестройкой организма, которая сопровождается повышенной смертностью [Stevens, Kittaka, 1998; Ковачева, 2002]. В наших экспериментах при переходе зоза IV в глаукотоз, в среднем смертность составила 10–12%, за послеличиночный период — 38%. По выживаемости глаукотоз в искусственных условиях приводят данные только А. Мортенсен и Б. Дамсгорд [Mortensen, Damsgard, 1996]. Норвежские ученые получили значительно большую смертность — от 92 до 58%, в среднем — 75%.

5.4. Фототаксис

5.4. Phototaxis

Фототаксис ранних глаукотоз (2–3 дня после линьки) отличен от личинок (см. раздел о личинках) (рис. 5.8): все глаукотоз оставались некоторое время в центре трубки около входного отверстия и затем начинали плыть прямо вперед без остановок, выбирая самую короткую траекторию. Максимальная скорость плавания в горизонтальном направлении на расстояние 40 см составляла 2,0 см в секунду. После достижения конца трубки, где был расположен источник света, некоторые глаукотоз опускались на дно, а другие периодически всплывали вверх. Отрицательный фототаксис не зарегистрирован ни для одной особи. Максимальное проявление фототаксиса у ранних глаукотоз отмечено при интенсивности света $1,1 \times 10^{10}$ кв. см⁻² сек⁻¹ (рис. 5.8).

Для каждой интенсивности света различия с контролем достоверны (Mann-Whitney тест, $p < 0,05$). Различие в ответах ранних глауко-

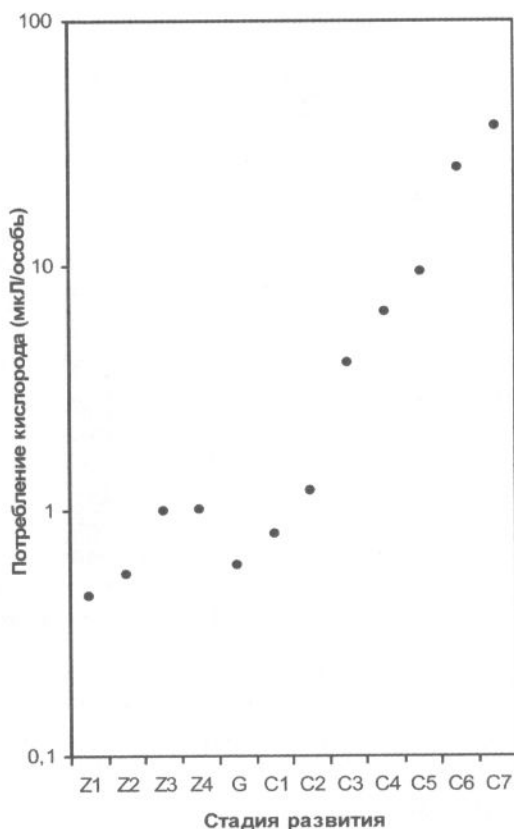


Рис. 5.7. Потребление кислорода камчатским крабом по стадиям раннего онтогенеза [Т. Nakanishi, 1987]

Fig. 5.7. Red king crab oxygen consumption in different early ontogenetic stages [according to T. Nakanishi, 1987]

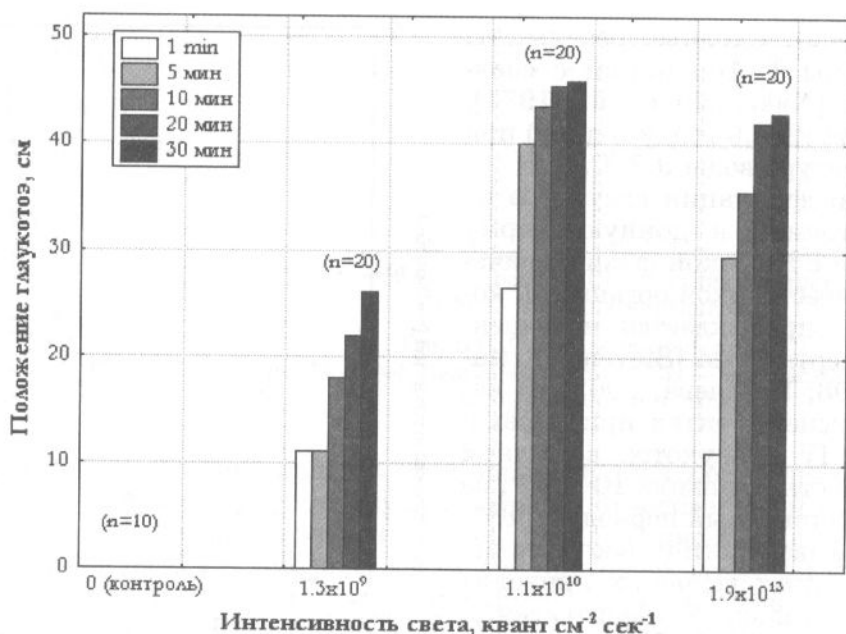


Рис. 5.8. Реакция ранних глаукотоз камчатского краба на белый свет различной интенсивности; n — количество особей

Fig. 5.8. Red king crab early glaucothoe response to different intensities of white light; n — number of individuals

тоз на световые стимулы при интенсивности $1,3 \times 10^9$ и более высоких также статистически достоверны ($p < 0,05$). Ответы ранних глаукотоз на свет интенсивности $1,1 \times 10^{10}$ и $1,9 \times 10^{13}$ кв. см⁻² с⁻¹ достоверно не различались ($U=147,5$ ($n=40$), $p=0,16$).

Поздние глаукотоз (10 дней после линьки) не отвечали на световой стимул. Поздние глаукотоз не способны использовать плеоподы для плавания. Большинство из них оставались на месте, некоторые слегка перемещались посредством переоподов, обнаруживая «предювильное» поведение. Возможно, отсутствие фототаксиса связано с началом редукции плеоподов, которая происходит к моменту линьки на ювенильную стадию.

Литературные данные относительно фототаксиса у глаукотоз/мегалоп других десятиногих ракообразных недостаточны и несколько противоречивы. Ж. Уелш [Welsh, 1932] упоминал, что некоторые мегалопы краба *Pinnotheres maculatas* проявляют отрицательный фототаксис. В противоположность этим данным, эксперименты С. Силкин [Sulkin, 1975] продемонстрировали положительный фототаксис мегалопов *Panopeus herbstii* и *Leptodius floridanus*. Т. Бикфорд [Bigford, 1979] обнаружил аналогичную реакцию у *Cancer irroratus*. Следовательно, реакция на свет мегалопы видовоспецифична.

Глава 6 Мальковый период

Chapter 6 Juvenile period

6.1. Особенности морфологии и поведения 6.1. Morphology and behavior features

После линьки глаукотоз превращается в ювенильную особь (малька). Внешнее строение мальков близко к строению взрослых крабов. Длинный abdomen глаукотоз, снабженный плавательным аппаратом, у малька полностью утрачивает плеоподы (на их месте, в некоторых случаях, еще остаются небольшие бугорки, не несущие щетинок) и подгибается под головогрудь. Ротовые конечности, сильно редуцированные на стадии глаукотоз, у мальков имеют хорошо развитое щетиночное вооружение и в целом соответствуют строению конечностей взрослых особей (рис. 6.1). Мальки начинают активно питаться.

Морфологически наиболее сильно отличаются особи первой и второй стадий. Мальков первой стадии можно отличить по более вытянутой форме карапакса, а также по числу шипов, расположенных по его краю между группой из трех крупных шипов и задней выемкой. На первой стадии здесь расположено не более 5 шипов, а на второй — между ними появляются 2–4 шипа меньшего размера

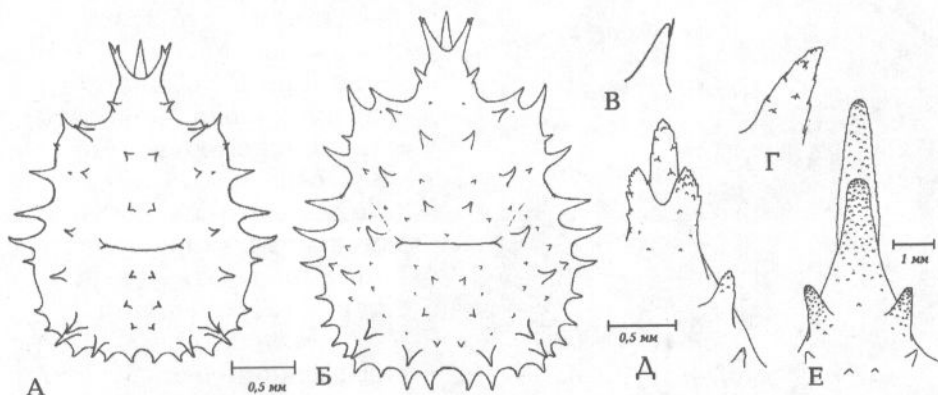


Рис. 6.1. Морфология мальков: А, Б — карапаксы мальков первой и второй стадий; В, Г — шипы карапакса у мальков первой стадии и второго года жизни; Д, Е — форма рострума мальков в возрасте 1,5 и 2,5 года

Fig. 6.1. Juveniles morphology: А, Б — carapaces of first and second juvenile stages; В, Г — carapace spine of first juvenile stage and two years old crab; Д, Е — rostrum shape of 1,5 and 2,5 years old juveniles

(см. рис. 6.1 А, Б, В). Как и на стадии глаукотоз, у ювенильных особей на шипах карапакса имеются сенсиллы (см. рис. 6.1 В).

По мере роста мальков, увеличивается количество щетинок на ротовых конечностях и на карапаксе и сенсилл на шипах; в местах расположения сенсилл появляются зарубки; изменяется соотношение длины и ширины карапакса; уменьшается относительная длина рострума, а его форма постепенно видоизменяется (см. рис. 6.1 А, Б, Д и Е): зубчатое вооружение клешней перейопод становится более мощным. После нескольких линек многие шипы карапакса малька теряют свою остроту, покрываясь многочисленными зарубками. У взрослых особей шипы карапакса также несут многочисленные сенсиллы, но, в отличие от мальков, вершина шипов очень сильно склеротизирована и практически лишена сенсилл [Борисов и др., 2004; Борисов, Ковачева, 2005; Ковачева и др., 2005в; Erelbaum et al., 2006].

На второй мальковой стадии остатки плеопод исчезают. Половую принадлежность особи становится возможным определить по форме склеритов брюшка (особенно хорошо различимых на экзувии) после 2–4 линек. К этому же времени у самок вновь появляются зачатки плеопод. Сходное явление редукции и вторичного появления плеопод описано у мальков равношипного краба [McLaughlin, Paul, 2002].

Ювенильная особь первой стадии переходит к донному образу жизни. При этом, в третий и в последний раз в ходе онтогенеза камчатского краба происходит смена способа движения — мальки, как и взрослые крабы, используют для передвижения по субстрату четыре пары перейопод. Локомоторный, пищедобывательный и дыхательный аппараты мальков также соответствуют плану строения взрослых особей. Ротовые конечности мальков хорошо приспособлены к обработке как твердой, так и мягкой пищи.

Дальнейшее изучение возможно в направлении ранней диагностики пола мальков по склеритам брюшка, наличию/отсутствию плеопод и поиска достоверных морфологических различий мальковых стадий.

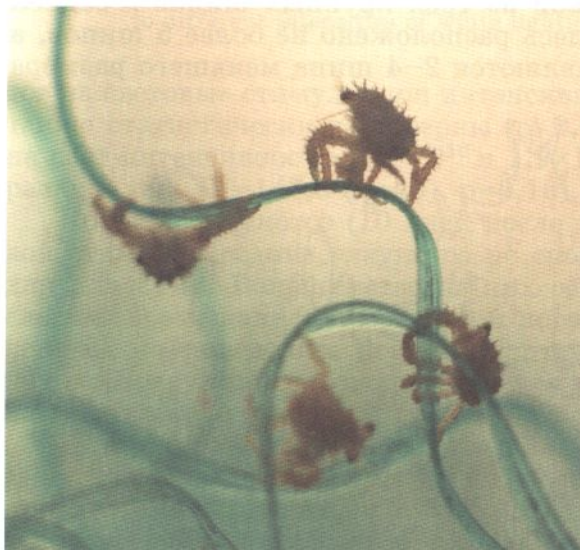


Рис. 6.2. Мальки первой стадии на субстрате из пластиковых нитей

Fig. 6.2. First stage juveniles on plastic filament substrate

Мальки не способны плавать, зато активно перемещаются по поверхности дна и установленным в емкости субстратам (рис. 6.2).

6.2. Развитие и рост

6.2. Development and growth

Как и на предшествующих личиночных стадиях, увеличение размеров тела мальков происходит за счет линьки — сбрасывания хитинового покрова (рис. 6.3). Перед линькой старый панцирь истончается и деминерализуется. В момент линьки старый панцирь разрывается на границе головогруди и абдомена, и малек в новом мягком панцире выбирается наружу; размеры тела малька резко увеличиваются за счет осмотического поглощения воды и растяжения еще не затвердевших покровов тела (рис. 6.4).

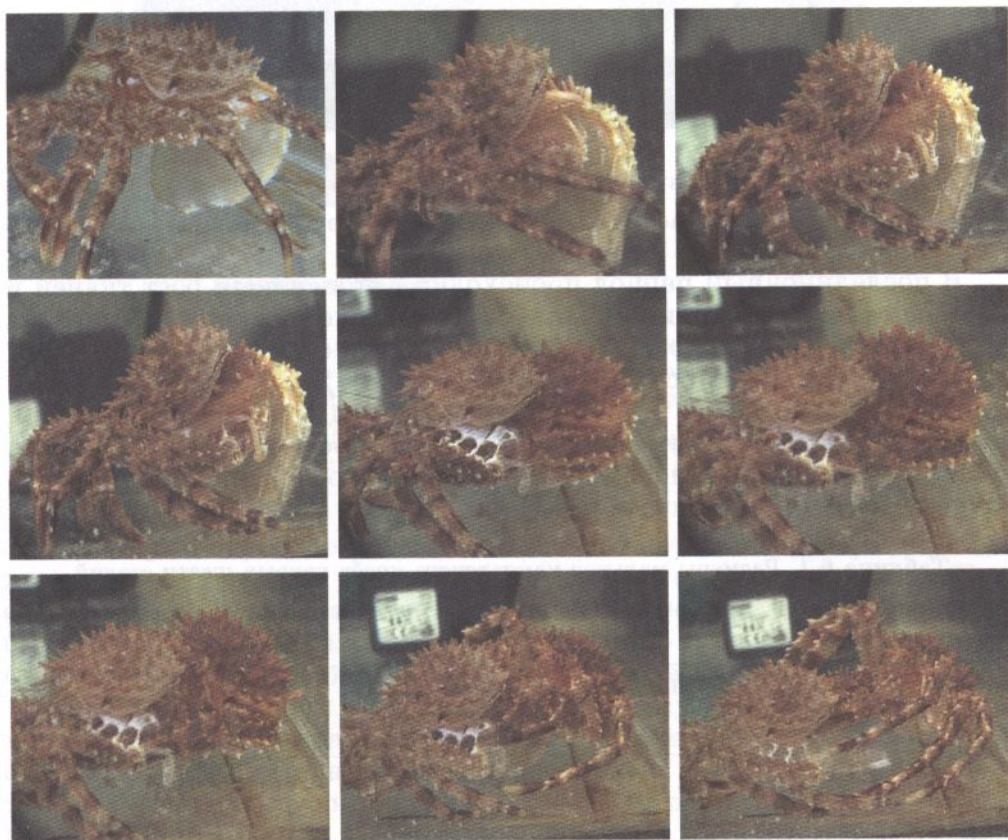


Рис. 6.3. Линька малька

Fig 6.3. Molting of the juveniles



Рис. 6.4. Увеличение размеров тела малька после линьки

Fig. 6.4. Increasing of the juvenile body size after molting

В послелиночный период происходит интенсивный рост тканей и быстрое отложение хитина и минеральных солей в новом панцире, за счет чего панцирь приобретает механическую прочность.

В табл. 6.1 и на рис. 6.5 приведены наши данные по росту мальков, содержащихся в условиях замкнутого цикла обеспечения при термостатировании на уровне 10–11 °С, солености 32–35‰, наличии субстрата и кормлении мясом морских гидробионтов (преимущественно кальмара и мидии).

Таблица 6.1. Размеры мальков камчатского краба первых шести стадий

Table 6.1. Sizes of red king crab early juveniles first six stages

Стадия	Длина карапакса, мм	Прирост, %	Длина рострума, мм	Ширина карапакса, мм	Прирост, %
I	2,08±0,022	—	0,64±0,053	1,64±0,040	—
II	2,21±0,041	6	0,69±0,023	1,72±0,034	5
III	2,43±0,065	10	0,83±0,025	2,10±0,049	22
IV	2,85±0,114	17	0,88±0,045	2,56±0,077	22
V	3,41±0,118	20	1,04±0,067	3,08±0,097	20
VI	4,03±0,179	18	1,17±0,031	3,73±0,193	21

Продолжительность первой мальковой стадии составила в среднем 24 дня (260 градусо-дней) (минимум 18 суток — максимум 32 суток). Продолжительность второй и третьей стадий составили в среднем 29 суток (314 градусо-дней) и 30 суток (324 градусо-дня) соответственно [Борисов и др., 2004; Борисов, Ковачева, 2005в; Ковачева и др., 2005; Erelbaum et al., 2006]. В дальнейшем при выращивании мальков асинхронность линьки значительно увеличивалась и продолжительность стадий варьировала от 40 до 50 суток (420–525 градусо-дней).

В условиях нашего эксперимента, рост мальков значительно превышал рост, наблюдаемый в природной среде (рис. 6.5).

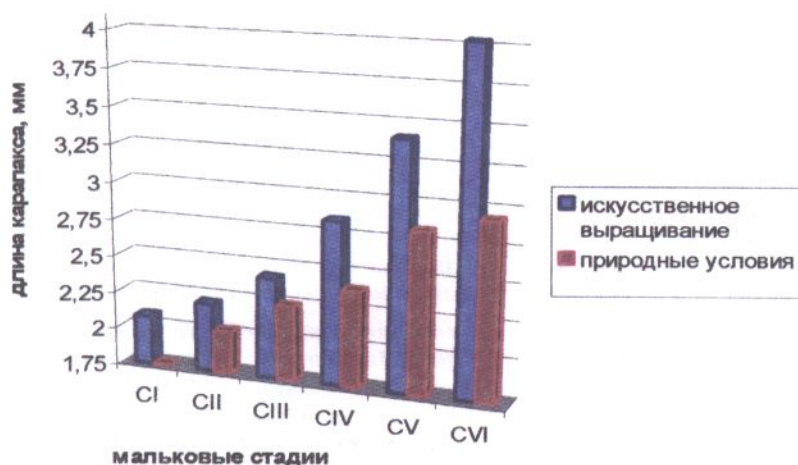


Рис. 6.5. Рост мальков камчатского краба при искусственном выращивании (собственные данные) и в природных условиях [по Kurata, 1961]

Fig. 6.5. Growth of red king crab juveniles rearing in artificial conditions (own data) and in nature [according to Kurata, 1961]

Во втором варианте этого же опыта отсутствовал субстрат при сохранении всех прочих условий (температура, соленость, корма). При отсутствии субстрата, выживаемость молоди за 73 дня наблюдений была более чем в 2 раза ниже по сравнению с особями, имевшими субстрат (рис. 6.6) [Кряхова и др., 2006; Kovatcheva et al., 2006a].

С целью получения данных по совокупному влиянию на развитие молоди камчатского краба температуры, состава кормов и наличия субстрата нами был поставлен продолжительный эксперимент — 130 суток, схема которого приведена в табл. 6.2 [Кряхова и др., 2006; Ковачева, 2006a].

Наибольший прирост ширины карапакса отмечен при температуре воды 10 и 13 °C (рис. 6.7). При 13 °C рост мальков был максимальным (средняя длина составила 7,5 мм, рис. 6.7, вар. 12). Но при отсутствии

укрытий резко возростала интенсивность каннибализма, в результате чего выживаемость мальков за 130 суток составила 7% (рис. 6.8, вариант 12). Понижение температуры воды с 10 °С до 7 °С вызывало значительное удлинение межлиночных периодов и уменьшение среднесуточного прироста в 2,2 раза (см. рис. 6.7, варианты 3, 7).

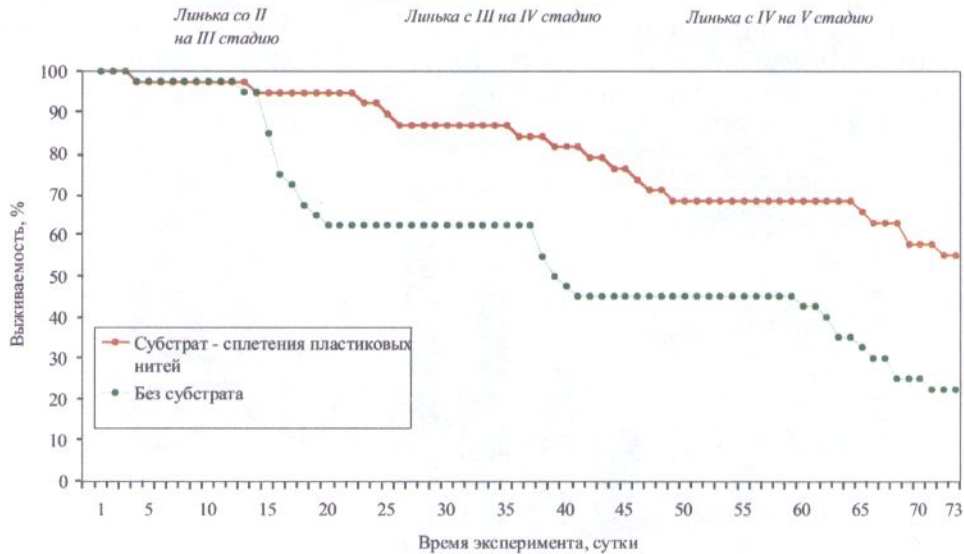


Рис. 6.6. Выживаемость молоди с субстратом и без субстрата
Fig. 6.6. Survival rate of juveniles with substrate (orange line) and without substrate (green line)

Таблица 6.2. Схема эксперимента по влиянию температуры, наличия субстрата и различных кормов на развитие мальков камчатского краба
Table 6.2. Experimental design on influence of temperature, substrates and different kind of food on the red king crab juveniles development

Показатели	Варианты экспериментов											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Температура, °С	7	7	7	7	10	10	10	10	13	13	13	13
Наличие субстрата	есть	есть	есть	нет	есть	есть	есть	нет	есть	есть	есть	нет
Корм	тр.*	w.m.	гб.	гб.	тр.	w.m.	гб.	гб.	тр.	w.m.	гб.	гб.

Примечание: * w.m. — комбикорм «Wafer Mix» производства фирмы Tetra, гб. — корм из измельченных морских гидробионтов, тр. — влажный комбикорм на основе мяса трески.
Legend: * w.m. — mixed fodder «Wafer Mix» («Tetra» Company), гб. — crushed marine hydrobionts food, тр. — wet mixed fodder on basis of cod meat.

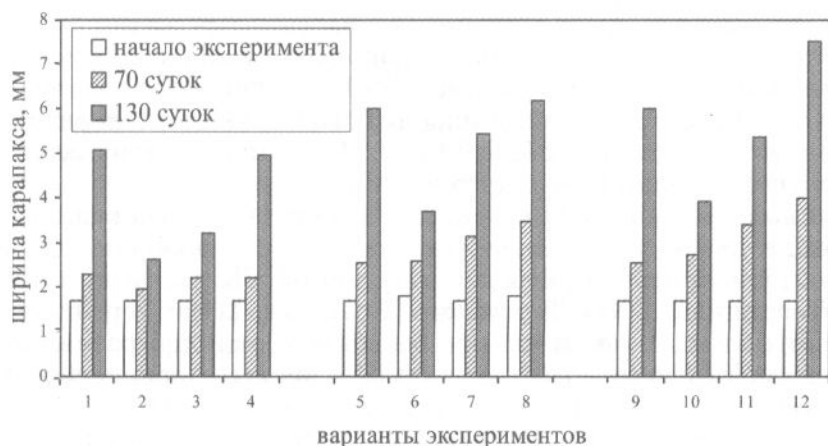


Рис. 6.7. Изменения ширины карапакса мальков.

Примечание: в вариантах 1–4 температура 7 °С; в вариантах 5–8 — 10 °С; в вариантах 9–12 — 13 °С; в вариантах 1–3, 5–7, 9–11 есть субстрат, в остальных — нет; в вариантах 1, 5, 9 использован влажный комбикорм на основе мяса трески; в вариантах 2, 6, 10 — комбикорм «Wafer Mix»; в вариантах 3, 4, 7, 8, 11, 12 — корм из измельченных морских гидробионтов

Fig. 6.7. Changes of the juvenile carapace width.

Legend: in the variants 1–4 temperature is 7 °C; in the variants 5–8 — 10 °C; in the variants 9–12 — 13 °C; variant 1–3, 5–7, 9–11 are with substrate; all other respects — without; variant 1, 5, 9 fed with wet mixed fodder on basis of cod meat; variants 2, 6, 10 — mixed fodder «Wafer Mix»; variants 3, 4, 7, 8, 11, 12 — crushed marine hydrobionts food

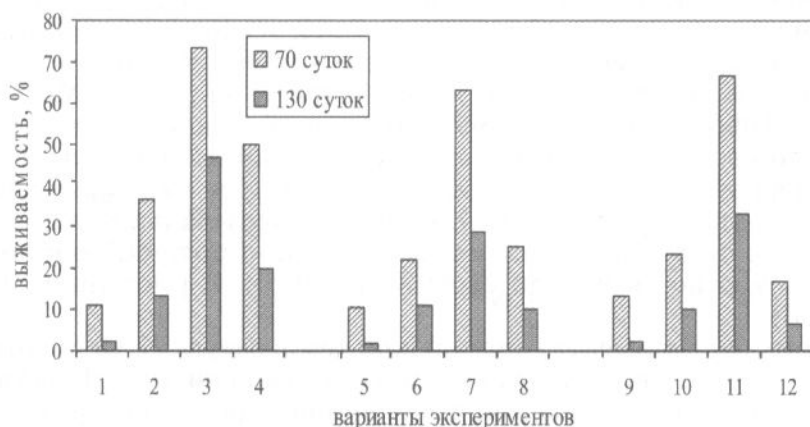


Рис. 6.8. Выживаемость мальков в ходе эксперимента
Обозначения: см. рис. 6.7

Fig. 6.8. Survival rate of the juveniles during the experiment
Notation: see fig. 6.7

Влияние субстрата из спутанных пластиковых нитей было протестировано при всех трех температурах воды только при использовании естественного корма [Кряхова и др., 2006; Kovatcheva et al., 2006]. Отсутствие укрытий снижало к 130 суткам эксперимента выживаемость мальков в 2,35; 2,90 и 4,71 раз при температуре 7, 10 и 13 °C, соответственно (см. рис. 6.8).

Использованный нами субстрат хорошо зарекомендовал себя при проведении работ с молодью речного рака и молодью гигантской пресноводной креветки [Лебедев и др., 2004; Жигин и др., 2004; Борисов, Тертицкая, 2005; Тертицкая, Ковачева, 2005; Тертицкая и др., 2006а]. В целом, положительное влияние убежищ и различных субстратов, имитирующих водные растения, на выживаемость характерно для большинства видов декапод [Nair et al., 1999; Figler et al., 1999; Soderback, 1994]. Использование структурирующих объем субстратов позволяет распределяться особям не только по дну, но и по всему объему емкости, что значительно снижает вероятность встречи особей и, как следствие, уменьшает каннибализм. Следовательно, наличие укрытий является обязательным условием успешного культивирования молоди камчатского краба. В этой связи, в дальнейшем обсуждаются только варианты эксперимента с укрытиями.

Выживаемость при использовании натуральных кормов (варианты 3, 7, 11) была выше, чем при использовании комбикормов (варианты 1, 2, 5, 6, 9, 10) (см. рис. 6.8). Основными причинами гибели были каннибализм или сочетание нарушений линьки и каннибализма. Видимо, состав комбикормов полностью не удовлетворял пищевые потребности мальков, что компенсировалось усилением каннибализма.

Взаимосвязь интенсивности каннибализма камчатского краба и других видов декапод и состава кормов при их искусственном выращивании была продемонстрирована в ряде исследований [Ling, Merican, 1961; Цукерзис и др., 1977; Brodersen et al., 1989; Mortensen, Damsgard, 1996; Barki et al., 1997]. При тестировании 5 видов корма (сухой лососевый гранулированный корм, влажные гранулы из мяса лосося и калянусов, сухой тресковый корм, сырое мясо креветки, отходы креветочного производства), в 90% случаев мальки камчатского краба предпочитали 2 последних. Но даже при питании кормами из креветки, смертность молоди была очень высокой [Mortensen, Damsgard, 1996].

В наших экспериментах при низкой температуре (7 °C) смертность снижалась, что, по-видимому, связано с сокращением количества линек, прошедших у мальков при этой температуре за экспериментальный период, и, следовательно, уменьшении каннибализма. В то же время, при самой низкой из исследованных нами температур, рост был существенно замедлен, что является значимым отрицательным результатом при разработке биотехники культивирования. Следовательно, при выращивании молоди температурный диапазон от 10 до 13 °C предпочтительнее [Кряхова и др., 2006; Ковачева, 2006а].

Увеличение выживаемости при низких температурах отмечено и другими авторами [Rice, Brodersen, 1985; Казаев, 1995]. Так, по данным С. Райс и Х. Бродерсен [1985] выживаемость молоди камчатского краба была выше при температуре воды 5 °С по сравнению с выживаемостью при температуре 10, 15 и 20 °С. Авторы, также как и мы, связывают это с сокращением количества линек при низкой температуре. При этом, С. Райс и Х. Бродерсен [1985] на основании сопоставления скорости роста и выживаемости при разных терморегимах культивирования, пришли к выводу, что оптимальной для мальков является температура 10 °С, при которой продолжительность межлиночного периода на 50% короче, чем при 5 °С, а выживаемость почти одинаковая (около 65% за 90 дней). При 15 и 20 °С частота линек возрастает, но за счет каннибализма резко падает выживаемость. По этой причине, в аномально теплые годы возможно увеличение смертности молоди [Rice, Brodersen, 1985]. При температуре ниже 5 °С или выше 19 °С резко снижается количество потребляемой крабами пищи [Логвинович, 1998].

Наиболее детальные данные по выживаемости молоди камчатского краба при культивировании в температурных условиях, близких к оптимальным (8–10 °С), приведены норвежскими учеными. Однако выживаемость у них в 2,07–2,48 раза хуже, полученной нами (рис. 6.9).

Данные по росту и продолжительности развития молоди камчатского краба в аквакультуре немногочисленны. В аквариальных условиях при повышении температуры от 0–2 до 11–12 °С рост молоди

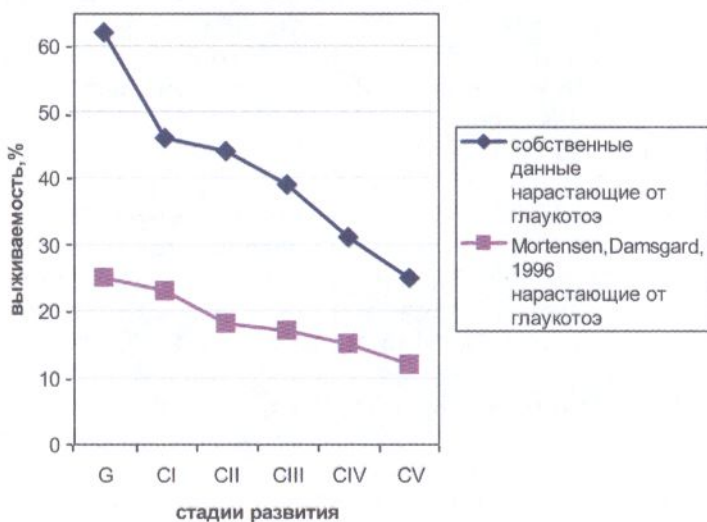


Рис. 6.9. Выживаемость молоди камчатского краба за послеличиночный и мальковый периоды развития

Fig. 6.9. Survival rate of red king crab juveniles during postlarvae and juveniles periods

краба увеличивается в 2 раза. Причем, рост ускоряется за счет сокращения межлиночных периодов, а не увеличения прироста ширины карапакса после линьки [Казаев, 1995].

По данным А. Мортенсен и Б. Дамсгорд [Mortensen, Damsgard, 1996], с 45-го (С I) по 175-й день после оседания, средняя масса мальков краба при выращивании в искусственных условиях увеличилась с 4,3 до 138,5 мг, длина карапакса — с 1,8 до 5,9 мм. После 450 дней средняя масса крабов достигла 3,2 г при длине карапакса 17,1 мм (максимально до 8 г и 23 мм), среднесуточный прирост — 3% от массы тела краба в начале и около 1% в конце опыта [Mortensen, Damsgard, 1996; Дамсгорд, 2000]. Полученные в Тромсё ростовые и размерные характеристики молоди краба несколько ниже, чем в природе, и уступают также американским данным по искусственному разведению камчатского краба на Аляске [Stevens, Munk, 1990]. Норвежские исследователи находят объяснение этому факту в слабой изученности пищевых потребностей молоди краба и, как результат, недостаточном соответствии задаваемого им корма.

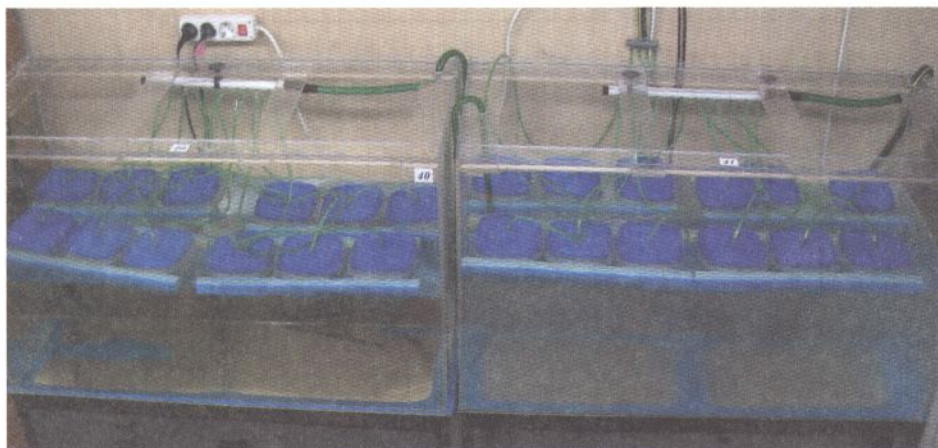
Нами были исследованы продолжительность межлиночных периодов и рост старшевозрастной молоди (двух-трехлетней) камчатского краба, отловленной в районе Семи островов Баренцева моря в августе — сентябре. Молодь принадлежала к двум размерным группам: I с шириной карапакса 7–9 мм и II — 15–18 мм. Наблюдения проводили отдельно за каждой особью при температуре воды 10 °C в продолжение 11 месяцев [Борисов, Ковачева, 2005] (рис. 6.10).

За 7 линек средний вес мальков из первой группы возрос от 0,5 до 14 г, из второй — от 2,9 до 66 г (рис. 6.11). При этом относительный прирост веса был приблизительно одинаков в группах мелких и крупных особей. Максимальный относительный прирост в обеих группах отмечен после первой линьки: 140% — для мелких крабов и 141% — для крупных; минимальный прирост после 3 и 6 линьки — 38,6–57,9% (рис. 6.12).

За 11 месяцев средняя длина мелких особей возросла до 29,3 мм, а крупных — до 44,5 мм. Максимальный индивидуальный линейный прирост за межлиночный период в первой группе составил 42%, во второй — 37%. Средние значения прироста за стадию изменялись для мелких особей в диапазоне от 16,0 до 28,2%, составляя в среднем для всех стадий 23,6%; для крупных особей — от 15,9 до 29,4% при среднем значении 24,3% (рис. 6.13). То есть, для исследованных нами размерных групп, относительный линейный рост существенно не зависел от начальной ширины карапакса.

Минимальный межлиночный период одной особи составил в первой группе 31 день, во второй — 36 суток. Средняя продолжительность межлиночного периода у мелких особей была короче, чем у крупных — 47,4 и 55 суток, соответственно.

Через шесть месяцев после начала эксперимента были отмечены случаи гибели крабов. Увеличение межлиночных периодов, смерт-



А



Б

Рис. 6.10. Блоки с емкостями для выращивания мальков:
А — экспериментальные, Б — полупромышленные

Fig. 6.10. Blocks with experimental vessels for juveniles rearing:
А — experimental, Б — pilot

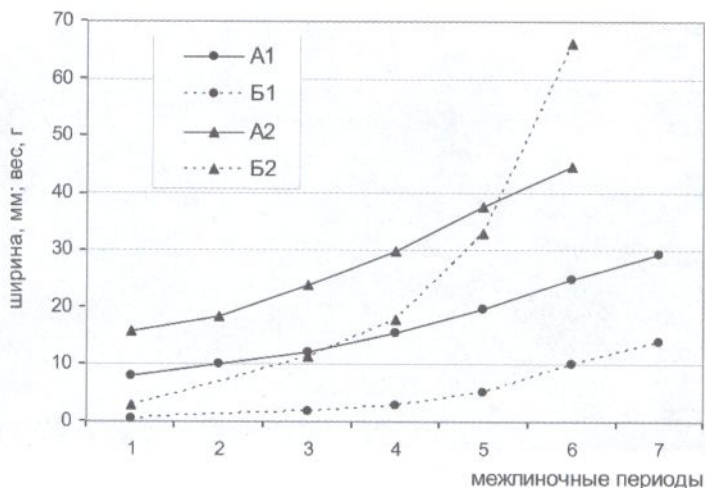


Рис. 6.11. Ширина карапакса (A1 — первой группы, A2 — второй группы) и вес тела (B1 — первой группы, B2 — второй группы) у молоди крабов по межлиночным периодам

Fig. 6.11. Red king crab juveniles carapace width (A1 — first group, A2 — second group) and body weight (B1 — first group, B2 — second group) in intermolt periods

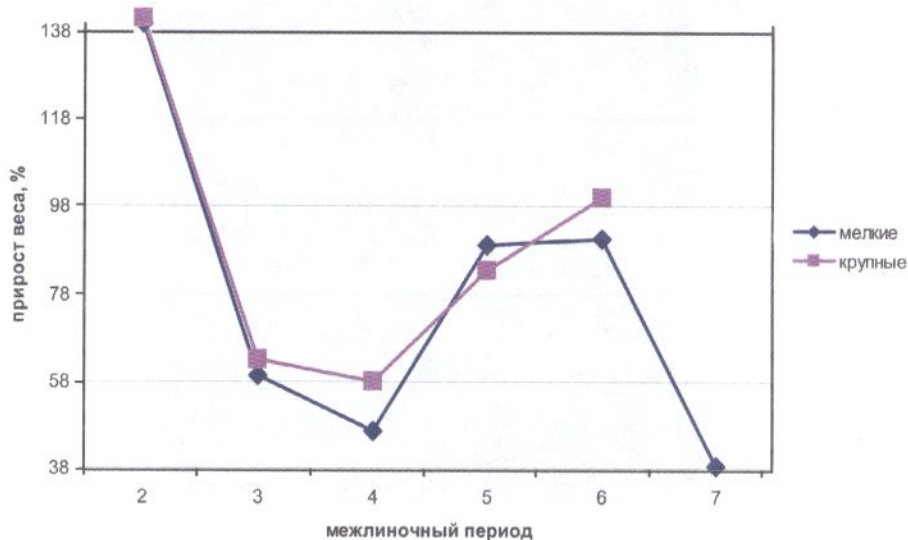


Рис. 6.12. Относительный прирост веса тела у молоди крабов по межлиночным периодам

Fig. 6.12. Relative body weight growth of red king crab juveniles in intermolt periods

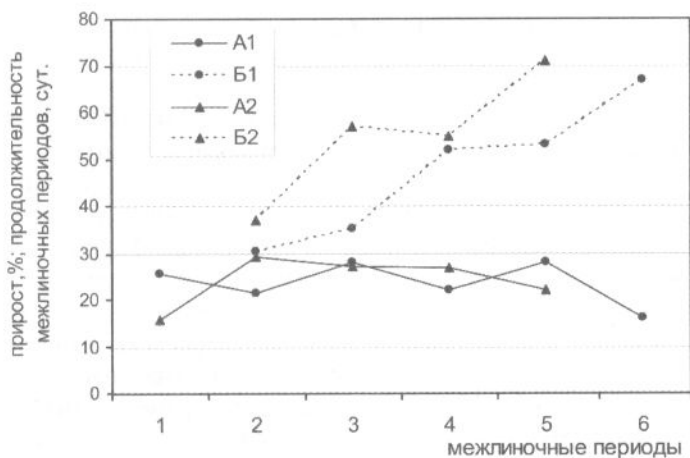


Рис. 6.13. Относительный прирост ширины карапакса (А) и продолжительность межлиночных периодов (Б) у молоди краба по межлиночным периодам. Обозначения см. рис. 6.11

Fig. 6.13. Relative carapace width growth (A) and duration of intermolt periods (B) of red king crab juveniles by intermolt periods. Legend see fig. 6.11

ность и снижение темпа весового роста могли быть следствием недостатка необходимых микроэлементов при содержании крабов в искусственной морской воде, а также отсутствия естественных кормов и зимней диапаузы.

При непродолжительном совместном содержании особей из разных размерных групп наблюдались случаи каннибализма, причем крупные мальки поедали более мелких даже в межлиночный период, т.е. когда у мелких особей были жесткие покровы. В то же время, при совместном содержании в течение 9 месяцев двух крупных мальков (ширина карапакса 15–18 мм) в аквариуме с площадью дна 0,4 м² они не нанесли повреждений друг другу. За период наблюдений линьки происходили почти синхронно. После рассинхронизации линек, произошедшей на 10-м месяце, крупный малек съел более мелкого.

В естественных условиях мальки камчатского краба образуют достаточно плотные скопления, причем в течение первых трех лет на одной территории одновременно может обитать молодь трех возрастов. При этом возможны случаи каннибализма [Переладов, 2003]. В работах по изучению питания мальков и молоди камчатского краба в естественной среде на данный момент не упоминается ни одного случая обнаружения в желудках частей особей собственного вида. Однако такие свидетельства имеются для взрослых особей и реже — молоди краба-стригуна [Lovrich, Sainte-Marie, 1997].

6.3. Фототаксис 6.3. Phototaxis

Реакцию мальков на свет измеряли после 5, 10, 20 и 30 мин. экспозиции (рис. 6.14). Некоторые мальки двигались непосредственно к источнику света, другие останавливались и шли назад, и затем снова вперед. Несколько мальков ушли к концу трубки, противоположному источнику света. Максимальная скорость перемещения на расстоянии 40 см на гладком оргстекле составила 0,12 см/сек.

Различия между реакцией мальков при световой интенсивности $1,9 \times 10^{13}$ кв. см⁻² сек⁻¹ в течение 5 мин. и реакцией соответствующей контрольной группы были статистически недостоверны, однако стали достоверными после 10, 20 и 30 мин. экспозиции [Mann-Whitney test; $p = 0,356/0,016/0,002$, соответственно). Все остальные данные достоверно отличались от контроля.

Мальки первой стадии имели положительный фототаксис. Однако, в отличие от зоэа и глаукотоез, у которых реакция на свет меньшей интенсивности существенно слабее, чем на более интенсивный, мальки, напротив, сильнее реагировали на слабый свет (пиковые ответы наблюдались у зоэа IV при $1,9 \times 10^{13}$, у глаукотоез — при $1,1 \times 10^{10}$, а

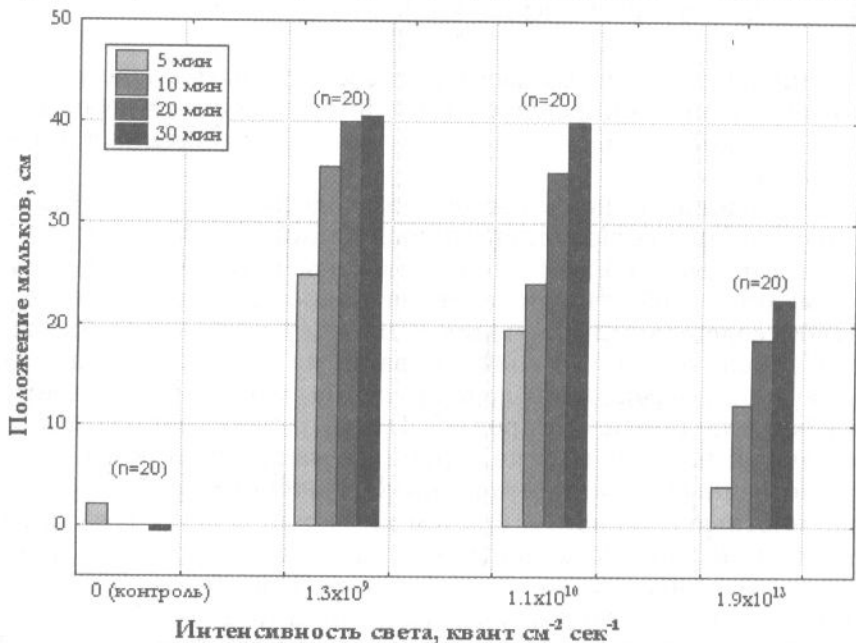


Рис. 6.14. Реакция мальков камчатского краба на белый свет различной интенсивности, n — количество особей

Fig. 6.14. Red king crab juveniles' response to different intensities of white light, n — number of individuals

у мальков — при $1,3 \times 10^9$ кв. см⁻² сек⁻¹) (рис. 6.15, Эпельбаум, Борисов, 2006; Ковачева, 2006а; Epelbaum et al, 2007). Это может быть связано с переходом мальков к донному образу жизни, при котором встречаемость с ярким светом практически исключена, а рекация на свет слабой интенсивности может служить одним из факторов ориентирования в пространстве.

Отмеченный нами положительный фототаксис мальков хорошо согласуется с данными М.В. Переладова [2003], обнаружившего в Баренцевом море мальков камчатского краба первой стадии преимущественно на верхних, хорошо освещенных поверхностях морских водорослей, гидроидов и мшанок. Интересно, что старшие мальки (VI–VII стадии) встречались, главным образом, на нижних поверхностях. Следовательно, реакция на свет может изменяться в течение ювенильного периода развития камчатского краба.

Важным элементом создания биотехники выращивания камчатского краба с целью пополнения природных популяций, как и для других гидробионтов (например, осетровых), является определение оптимальной стадии развития, на которой выпуск в море будет эф-

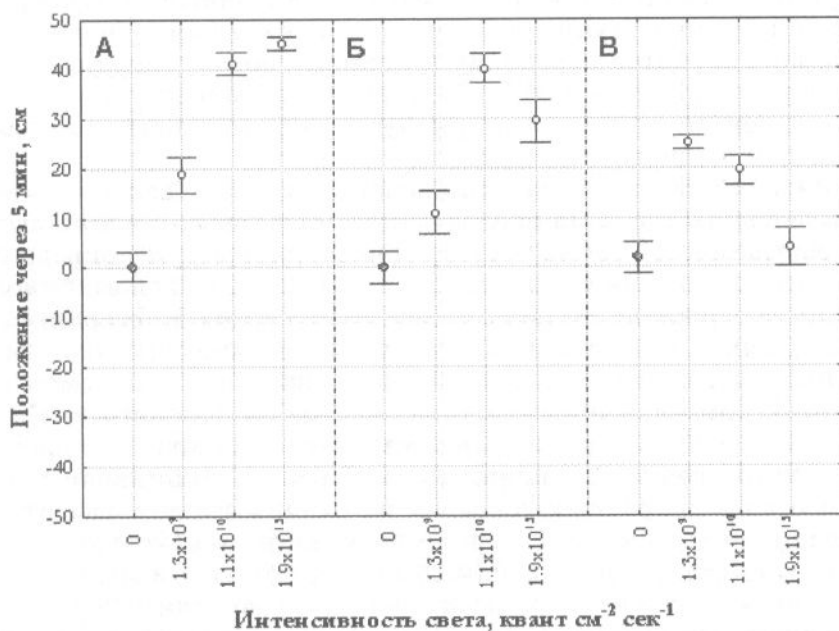


Рис. 6.15. Реакция зоа IV (А), глаукотое (Б) и мальков первой стадии (Б) на белый свет после 5 минут экспозиции и в темноте.
N=30, 31, 41, 40/10, 20, 20, 20/0, 20, 20, 20, соответственно

Fig. 6.15. Zoea IV (A), glaucothoe (B) and first stage juveniles (B) reaction on the white light after 5 minutes exposure to the light and in the darkness. N=30, 31, 41, 40/10, 20, 20, 20/0, 20, 20, 20, accordingly

фективным. Выпускаемая молодежь должна удовлетворять следующим основным требованиям:

- обладать жизнестойкостью;
- обладать способностью ведения полноценного образа жизни в естественной среде.

Последнее определяется активным пищедобывательным поведением и избеганием хищников (способность находить и прятаться в укрытиях, оборонительное поведение и др.).

Нами установлено, что при создании оптимальных условий, выживаемость камчатского краба за личиночный период развития составляет 23–31%. После перехода на мальковый период развития выживаемость существенно увеличивается. В наших экспериментах выживаемость молодежи за первые четыре стадии развития составила 50%. В природных условиях выживаемость за личиночный период, по приблизительным оценкам, составляет всего 0,065% [Marukawa, 1933; Левин, 2001; Камчатский краб..., 2003; Клитин, 2003]. Выживаемость мальков в природных условиях выше, чем личинок, однако точные данные в литературе отсутствуют.

Личинки камчатского краба ведут планктонный образ жизни, в связи с чем легко доступны для хищников, включая проявление каннибализма. Глаукотоз переходит к донному образу жизни, сохраняя способность плавания в толще воды. И только мальки первой стадии полностью оседают на грунт и приобретают способность использовать укрытия для защиты от хищников.

Выживаемость на первой мальковой стадии составляет в искусственных условиях 74%. На последующих мальковых стадиях выживаемость возрастает до 89–96% (собственные данные). В природе также происходит рост жизнестойкости. Таким образом, с биологической точки зрения содержание мальков камчатского краба на старших возрастных стадиях в искусственных условиях нецелесообразно, а выпуск на личиночных стадиях нецелесообразен из-за высокой смертности. Кроме того, длительное содержание молодежи камчатского краба в искусственных условиях может привести к отсутствию специфических поведенческих реакций (например, избегания хищников), которые формируются в природных условиях на ранних стадиях развития.

Выращивание в искусственных условиях мальков камчатского краба на старших стадиях нецелесообразно также и с экономической точки зрения, так как по мере их роста и развития увеличиваются объем выростных емкостей, потребление кормов, расходы на техническое обслуживание.

Следовательно, при проведении работ по искусственному воспроизводству с целью пополнения численности природных популяций, выпуск камчатского краба в море должен осуществляться в конце первой мальковой стадии.

Глава 7

Биотехника искусственного воспроизводства камчатского краба заводским способом

Chapter 7

Biotechniques of the red king crab artificial reproduction by factory method

Биотехника заводского выращивания камчатского краба основана на регулировании параметров среды, нарушенных или отсутствующих в природе, в целях создания оптимальных условий для развития и роста камчатского краба [Ковачева и др., 2005в].

Искусственное воспроизводство камчатского краба заводским способом состоит из следующих 4 этапов:

1. Содержание самок до выклева личинок.
2. Выращивание личинок.
3. Содержание глаукотоз.
4. Подращивание мальков (см. рис. 2.1.)

7.1. Отлов и передержка самок

7.1. Capture and keeping of ovigerous females

Эмбриогенез камчатского краба занимает 280–300 суток, при этом, за счет нахождения развивающихся икринок на плеоподах самки, их смертность незначительна. Следовательно, инкубация икринок в течение всего эмбрионального периода ни биологически, ни экономически нецелесообразна. Искусственное воспроизводство камчатского краба начинают на поздних стадиях эмбриогенеза. Отлов икрающих самок производят в зависимости от климато-океанологических особенностей года, как правило, в конце февраля – марте. К этому моменту возраст эмбрионов составляет 9–10 месяцев. На глубинах от 30 до 70 м выставляют стандартные крабовые ловушки. Поскольку лов носит не промысловый характер и количество добываемого краба относительно невелико, достаточно выставить 1–3 порядка ловушек.

Отловленных самок сортируют, выбраковывая молодых, яловых и слишком старых, а также самок, отложивших новую икру. Для использования в аквакультуре наиболее пригодны самки с шириной карапакса от 110 до 143 мм.

Отобранных самок доставляют на берег в установленных на борту судна емкостях с проточной морской водой или в водозаполняемом трюме при температуре 1,5–5,0 °С. При наземной транспортировке самок помещают в изотермические контейнеры объемом 60–80 л, снабженные системой аэрации воды, при температуре 3–4 °С. Время

транспортировки не должно превышать 15–20 часов. При транспортировке, температура не должна отличаться от температуры морской воды в месте вылова более чем на 2–4 °С.

Все дальнейшие этапы культивирования проводятся в искусственной морской воде. Рекомендуются для приготовления искусственной морской воды смеси — HW Marinemix Professional и «SERA» (Германия), состав которых наиболее близок к природной.

После завершения транспортировки, самок помещают в бассейны с рабочей глубиной не менее 0,5 м, где они содержатся до выклева личинок. Система водообеспечения бассейнов должна предусматривать возможность термостатирования. Для содержания самок могут быть использованы системы с проточным или замкнутым циклом водоснабжения.

Период содержания самок можно условно разделить на 3 этапа:

1 этап — адаптация к условиям содержания. Самок помещают в бассейны с такой же температурой воды, как в транспортировочных контейнерах. В период адаптации температура воды постепенно повышается до оптимальных для начала выклева личинок значений. Допустимая плотность посадки самок в период адаптации — 2–4 шт./м². Этот период одновременно является карантинным. В ходе него проводится бактериологический анализ на наличие у самок возбудителей заболеваний.

2 этап — содержание до завершения выклева личинок. До начала выклева личинок самок содержат при температуре +3–4 °С. Далее в течение 3–4 суток температуру воды постепенно (на 1 °С в сутки) повышают до 7–8 °С. В целях сохранения качества воды, самок не кормят. При соблюдении оптимальных условий передержки самок и отсутствии заболеваний, их выживаемость составляет 100%.

3 этап — подготовка к выпуску в море. После выклева личинок, самок камчатского краба адаптируют к температуре воды в море и выпускают в тех районах, где они были выловлены.

7.2. Выклев и выращивание личинок

7.2. Hatching and rearing of larvae

Высокая чувствительность и низкая устойчивость личинок к колебаниям факторов внешней среды определяет необходимость строгого соблюдения бионормативов и технологического процесса, таких как:

- плотность посадки;
- скорость водообмена;
- поддержание оптимальных гидрохимического и температурного режимов;
- обеспечение необходимого количества и качества кормов;

- ежесуточная чистка дна каждой емкости;
- ежесуточный контроль состояния личинок (наблюдение за поведением, оценка морфологических изменений).

Пересадка личинок в выростные емкости производится на стадии зоза I. Желательно заполнять бассейны личинками одного возраста. В целях снижения стресса личинок, при пересадке рекомендуется следующая последовательность действий:

- 1) включить источник света (лампу), направленный таким образом, чтобы максимально освещенной оказалась центральная часть бассейна;
- 2) выключить основное освещение в помещении;
- 3) личинок, собравшихся в центральной части бассейна, постепенно собирать стаканом или сачком из мягкой сетки (размер ячеек 0,5×0,5 мм) и переносить в контейнер объемом 2–3 л; личинок в контейнере пересчитать; затем погрузить контейнер в выростную емкость и осторожно выпустить личинок;
- 4) продолжать пересадку личинок до создания в выростных емкостях желаемой плотности посадки; количество личинок в контейнере пересчитывать 3–4 раза, далее количество личинок можно определять «на глаз» объемным способом.

С самого начала личиночного периода камчатский краб проявляет интенсивный каннибализм. В связи с этим, рекомендуемая плотность посадки личинок составляет 50–75 экз./л. Меньшая плотность посадки снижает экономическую эффективность биотехнологии, большая — усиливает каннибализм.

Стадии личиночного периода развития определяют по табл. 4.1. и рис. 4.4.

Для выращивания личинок в заводских условиях используют те же пластиковые бассейны, что и для содержания самок. Удобно использовать также аквариумы (акватроны) объемом 100–200 л, оснащенные устройствами для регулирования условий среды обитания личинок (см. рис. 2, 3). Температура воды поддерживается на уровне 6,5–10,0 °C [Ковачева, 2005; Ковачева и др., 2005а, в; Kovatcheva et al., 2006b].

Корма для личинок камчатского краба должны отвечать следующим условиям:

- по количеству, размеру и составу соответствовать морфологическим особенностям ротового аппарата и пищевым потребностям личинок на каждом этапе их развития;
- внесение корма в выростные емкости не должно приводить к ухудшению гидрохимического режима;
- метод культивирования должен обеспечивать стабильное получение живых кормов в количестве, необходимом для выращивания личинок;
- в целях снижения каннибализма и равномерного обеспечения кормом разноразмерных особей (за счет индивидуальных особеннос-

тей развития в одной емкости всегда присутствуют личинки разного размера) следует использовать корма, длительное время сохраняющие плавучесть; осевший на дно корм привлекает личинок, вызывая их концентрацию в одном месте и усиление каннибализма.

Науплии *Artemia* sp. обладают высокой пищевой ценностью, малым размером, тонкими покровами и высокой жизнеспособностью в широком диапазоне условий среды, что позволяет использовать их для кормления личинок камчатского краба. Науплиев артемии получают путем инкубации цист, находящихся в состоянии диапаузы и высушенных щадящим методом. Цисты следует хранить в холодильнике при температуре 0–4 °С. Оптимальными условиями для инкубации науплиев артемии являются:

- температура воды — +25–27 °С;
- соленость — 30–50‰;
- содержание кислорода — не менее 6–7 мг/л.

Для инкубации цист могут быть использованы конусовидные сосуды из оргстекла или пластмассы объемом от 1,5 до 100 л, в зависимости от объема производства. В крупномасштабном производстве рекомендуется использовать аппараты Вейса (емкость цилиндрической формы с коническим дном), выполненные из оргстекла, вместимостью 40–100 л. При непрерывном производстве артемии необходимо иметь две группы инкубационных аппаратов, заряжаемых с интервалом в 24 часа.

Биотехника получения науплиев артемии представлена подробно в других наших работах [Ковачева и др., 2005в; Kovatcheva et al., 2006b].

Для адаптации науплиев к температурным условиям выростных емкостей, контейнер с науплиями помещают на 30 минут в емкость с охлаждаемой водой (8 °С).

Личинок кормят свежими науплиями (24 часа инкубации) для предотвращения уменьшения в них содержания полиненасыщенных жирных кислот, наступающего к 48 ч. инкубации при температуре 25–27 °С. Свежие науплии можно хранить без потери качества в аэрируемых емкостях при температуре 0–4 °С в течение 1–2 суток.

Расчет потребности в сухих цистах артемии проводят по формуле И.Б. Богатова [1980], В.П. Соловова и Т.Л. Студеникина [1990].

Количество науплиев, необходимое для обеспечения максимального рациона для личинок на 12 часов, рассчитывают по следующей формуле:

$$X = V(MN/2w+160), \text{ где:}$$

X — количество науплиев, необходимое для обеспечения максимального рациона для личинок на 12 часов;

V — объем выростной емкости (л);

M — максимальный суточный рацион для соответствующей стадии развития, выраженный в микрограммах сухого веса (мкг/шт);

N — плотность посадки личинок (шт./л);

w — сухой вес одного науплия (мкг);

160 — количество науплиев, составляющее минимальную потребляемую концентрацию шт./л;

2 — коэффициент.

В случае, если по каким-либо причинам сухой вес науплия определить невозможно, в расчетах используется среднее значение, которое для водоемов России составляет 3,0 мкг [Гусев, 1990].

Поскольку в ходе развития личинок камчатского краба наблюдается значительная смертность, особенно в процессе линьки, плотность культивирования личинок постоянно снижается. Поэтому расход науплиев на одно кормление следует корректировать в соответствии с изменениями плотности культивирования.

При кормлении личинок необходимо соблюдать следующую последовательность действий:

1) включить источник света (лампу), направленную таким образом, чтобы максимально освещенным оказался верхний горизонт воды; оптимальная интенсивность света $1,1 \times 10^{10} - 1,9 \times 10^{13}$ кв/см² сек¹;

2) выключить основное освещение в помещении;

3) остановить подачу воды;

4) равномерно распределить необходимое количество науплиев по объему выростной емкости;

5) через 10–15 мин. возобновить подачу воды, выключить лампу, включить основное освещение.

Кормление личинок проводят 2 раза в сутки.

Чистку дна выростных емкостей следует производить ежедневно перед кормлением личинок. Погибших личинок и остатки корма удаляют со дна при помощи сифона, сливая осадок в широкую неглубокую емкость объемом 5–10 л. Живых личинок выбирают из осадка также при помощи сифона соответствующего диаметра и пересаживают обратно в выростную емкость. 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 2–3 раза в сутки.

В случае соблюдения всех биотехнических норм, выживаемость личинок до глаукотоз составляет 23–31%.

7.3. Выращивание глаукотоз **7.3. Rearing of glaucothoe**

Глаукотоз можно содержать в той же выростной емкости, где выращивались личинки. В этом случае следует заблаговременно (не позднее, чем в день начала линьки) разместить в емкостях субстраты

для оседания глаукотоз. В ходе личиночного периода развития возрастает асинхронность линек, в связи с чем период линьки на глаукотоз может занимать от 3 до 7 суток. В течение этого времени в емкостях одновременно находятся и личинки, и глаукотоз. Своевременное размещение субстратов позволяет уберечь глаукотоз от каннибализма личинок.

В случае, если предполагается содержать глаукотоз в отдельном аквариуме или бассейне, пересадку следует проводить по мере их появления. Глаукотоз собирают при помощи сифона. Оптимальная плотность посадки составляет 25 экз./л. В новом аквариуме размещают субстраты; температура воды должна соответствовать температуре воды в выростной емкости (7–8 °C). После пересадки температуру воды постепенно поднимают до 10–11 °C (не более чем на 1 °C в сутки).

Субстрат для культивирования глаукотоз должен отвечать следующим требованиям:

- быть нетоксичным;
- не препятствовать чистке емкостей;
- иметь фактуру, позволяющую глаукотоз легко удерживаться на нем.

Этим требованиям наиболее полно отвечают такие субстраты, как пластиковая сетка (оптимальный размер ячеей — 0,5×0,5 мм) и сплетения пластиковых нитей (например, использующиеся для механических фильтров) (см. рис. 5.5). Нами установлено, что оптимальным является горизонтальное размещение субстрата, натянутого на жесткий каркас. В качестве дополнительных субстратов можно использовать камни, кирпичи, кораллы, искусственные водные растения.

Глаукотоз следует содержать без пищи.

В ходе послеличиночного периода регулярная чистка не требуется, так как в емкости не вносятся корм. Дно емкостей чистят по мере необходимости, соблюдая ту же последовательность действий, как при чистке выростных емкостей с личинками.

В случае соблюдения всех биотехнических норм, выживаемость глаукотоз составляет 62–75%.

7.4. Выращивание ювенильных особей

7.4. Rearing of juveniles

Донный образ жизни и высокий уровень каннибализма на всех мальковых стадиях делают желательным содержание мальков в емкостях с большей площадью дна, чем на стадиях зоза и глаукотоз.

Пересадку осуществляют на стадии глаукотоз (после оседания на субстрат) или после окончания линьки на стадию малька. Осевших особей переносят в новые емкости вместе с субстратом, таким образом, чтобы субстрат и мальки не оказывались на воздухе. Оставших-

ся в выростной емкости крабов можно собрать при помощи сифона с низкой скоростью протока воды, или установить в емкости новые субстраты и повторить процедуру переноса через сутки.

Для удобства проведения технологических работ, при выращивании мальков используют емкости с гладкой поверхностью дна с размещенным на нем субстратом, натянутым на жесткий каркас (сетки, сплетения пластиковых нитей и т.п.). При длительном содержании мальков (на протяжении нескольких стадий) лучше использовать емкости с шероховатым дном и субстратом, так как в этом случае мальки активнее передвигаются по емкости в поисках корма.

Корма для мальков камчатского краба помимо общих требований должны обладать отрицательной плавучестью. Нами установлено, что наилучшие результаты развития мальков достигаются при использовании корма из измельченных морских гидробионтов, не подвергнутых термической обработке [Ковачева и др., 2006; Кряхова и др., 2006].

Чистку емкостей осуществляют также как для личинок.

В случае соблюдения всех биотехнических норм, выживаемость мальков первой стадии составляет 74%, с I до V стадию — 50%.

Выпуск молоди в море осуществляют на первой мальковой стадии. Оптимальные сроки выпуска определяют по двигательной и пищевой активности мальков. При этом оценивают следующие показатели:

- а) способность мальков удерживаться на субстрате;
- б) равномерность распределения по субстрату подтверждает способность мальков активно передвигаться;
- в) выраженность фототаксиса;
- г) заполнение пищеварительного тракта (на этой стадии он просвечивает через покровы).

7.5. Гидрохимические параметры

7.5. *Gydrochemical parameters*

Контроль и поддержание всех параметров среды на заданном уровне на всех этапах технологического процесса, и в первую очередь, в ходе раннего развития краба, являются обязательными условиями успешного искусственного воспроизводства вида [Ковачева, 2005; Ковачева и др., 2005в; Ковачева, 2006а]. Основными параметрами среды, определяющими жизнестойкость и развитие камчатского краба в искусственных условиях, являются: температура воды, соленость, концентрация растворенного в воде кислорода, pH, освещенность, уровень содержания токсичных веществ.

Основные требования к качеству воды при содержании и выращивании камчатского краба в искусственных условиях приведены в табл. 7.1.

Таблица 7.1. Требования к составу и свойствам морской воды, используемой при культивировании камчатского краба в искусственных условиях

Table 7.1. Requirements for composition and properties of sea water in red king crab cultivation in artificial conditions

Показатели	Значения, мг/л; * отриц. логарифм конц. ионов водорода
Взвешенные вещества	<0,25
Плавающие примеси	Отсутствие нефтепродуктов, масел, жиров и других примесей
Запах, привкус, цвет	Не должна иметь посторонний запах, привкус, цвет
Водородный показатель (pH)	7,9-8,2*
Растворенный кислород	7,0–8,4
Биохимическое потребление кислорода БПК полн.	<3,0
Химические вещества*	Концентрации не должны превышать нормативы, установленные для водных объектов рыбохозяйственного значения
Токсичность воды	Вода не должна оказывать токсического действия на тест-объекты
Аммиак (NH ₃)	<0,05
Аммоний-ион (NH ₄)	<0,26–0,5
Нитрит-анион (NO ₂)	<0,08–0,2
Нитрат-анион (NO ₃)	<20–40

* Руководствоваться «Перечнем рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение». Изд-во ВНИРО, 1999 г.

Уровни содержания аммония, нитритов и нитратов являются также безопасными для личинок морских креветок различных видов рода *Penaeus* [Jayasankar, Muthu, 1983a, b; Chen, Chin, 1988; Ostrenzky, Poersch, 1992; Gao, Zou, 1994; Zou, Gao, 1994; Tsai, Chen, 2002] и зоо китайского мохнаторукого краба *Eriocheir sinensis* [Zhao et al., 1997].

Оптимальные для ранних стадий развития камчатского краба **температура и соленость** представлены ниже (см. 7.8. «Биотехнические нормативы»). Не допускается забор морской воды для водоснабжения выростных емкостей в местах возможного распреснения.

Содержание кислорода (Oxygen concentration). По мере эмбрионального развития растут потребности в содержании кислорода. Необходимое насыщение растворенным кислородом составляет на ран-

них стадиях более 50%, а на последних стадиях — более 80%. Однако, при содержании самок с икринками лимитируют потребности в кислороде не эмбрионы, а производители, потребность которых составляет не менее 90% насыщения.

При выращивании личинок, глаукотоз и мальков первых стадий развития насыщение кислородом не должно опускаться ниже 70%. Оптимально — 100% насыщение. Технологической нормой предлагается считать 74–88% насыщения (7,0–8,4 мг/л при температуре +7–9 °C). Концентрация растворенного кислорода 3,3 мг/л (33% насыщения) является летальной для личинок.

Поддержание требуемой концентрации растворенного кислорода достигается обеспечением заданной проточности и аэрацией. Подача воздуха для аэрации воды должна быть не менее 0,5–0,7 л/л × час.

Водородный показатель (pH) морской воды (Power of hydrogen (pH) for sea water). Для культивирования краба рекомендуется pH 7,9–8,2 [Jayasankar, Muthu, 1983a, b; Chen, Chin, 1988; Ostrenzky, Poersch, 1992; Gao, Zou, 1994; Zou, Gao, 1994; Zhao et al., 1997; Tsai, Chen, 2002]. Изменение уровня pH возможно при неудовлетворительной работе биофильтров в замкнутых системах или при загнивании осадков в выростных емкостях. Для своевременного выявления неполадок в работе замкнутой системы необходим систематический контроль за уровнем pH.

Морская вода, используемая в процессе культивирования камчатского краба, должна отвечать требованиям, предъявляемым к воде водоемов рыбохозяйственного значения [Перечень рыбохозяйственных нормативов, ПДК и ОБУВ, 1999].

Система жизнеобеспечения, выращиваемых особей камчатского краба в искусственных условиях, должна обеспечивать надежное и бесперебойное снабжение морской водой требуемого качества. Особое внимание при выборе места забора морской воды уделяется оценке ее солености и выявлению наличия в ней токсичных для краба веществ таких как: нефтепродукты, тяжелые металлы, соединения азота (аммоний, нитриты, нитраты). Необходимо систематически контролировать и регистрировать параметры и качество морской воды в местах водозабора.

7.6. Микробиологический режим и санитарно-гигиенические требования

7.6. Microbiological regulations and hygiene-sanitary requirements

При искусственном воспроизводстве камчатского краба проводятся санитарно-гигиенические мероприятия, направленные на предотвращение возникновения заболеваний [Ковачева и др., 2005г].

Предельно допустимые значения бактериальной обсемененности воды при выращивании личинок камчатского краба такие же, как при выращивании личинок морских рыб (табл. 7.2) [Берги, 1980].

Таблица 7.2. Требования к санитарному состоянию морской воды при культивировании камчатского краба

Table 7.2. Requirements for sanitary state of sea water in red king crab cultivation

Морская вода и среда выращивания и культивирования	ОМЧ, микр. кл./мл
Морская вода на входе в рыбоводные емкости	0
Среда выращивания личинок в возрасте:	
от 0 до 20 суток	500–1000
от 20 до 40 суток	1000–1500
Среда культивирования живых кормов (науплиев артемии)	500

Управление микробиологической ситуацией с целью снижения скорости нарастания общего микробного числа (ОМЧ) в выростных бассейнах осуществляется облучением морской воды, подаваемой в бассейны, ультрафиолетовым светом и удалением бактериальной пленки со стенок бассейнов.

В производственных помещениях предусматривается установка бактерицидных ультрафиолетовых облучателей для обеззараживания воздуха, пола и поверхности стен.

Весь инвентарь подлежит обработке 3% раствором хлорамина-В. Мытье полов также осуществляется с применением дезинфицирующих средств. На входе во внутренние помещения крабового завода постоянно должны находиться коврики, пропитанные дезинфицирующими растворами.

Перед началом и по окончании каждого производственного цикла следует проводить плановую дезинфекцию помещений и оборудования. Необходима тщательная обработка инвентаря раствором малахитового зеленого (1:200000), гипохлоритом или иодонолом. Не реже 2 раз в месяц проводится бактериологическое и паразитологическое обследование живых объектов и инвентаря. В случае обнаружения возбудителей заболеваний, проводится дополнительная дезинфекционная обработка.

7.7. Технологические схемы систем водообеспечения

7.7. Technological scheme of water supply system

Проточная система водообеспечения. Использование натуральной морской воды при воспроизводстве камчатского краба возможно при расположении предприятия непосредственно на берегу моря или на специально оборудованном плавсредстве (ПРИЛОЖЕНИЕ, рис. 4).

Используемая в технологическом процессе морская вода должна проходить предварительную обработку для удаления из нее примесей, таких как водоросли и песок, а также кондиционирование и обеззараживание (рис. 7.1).

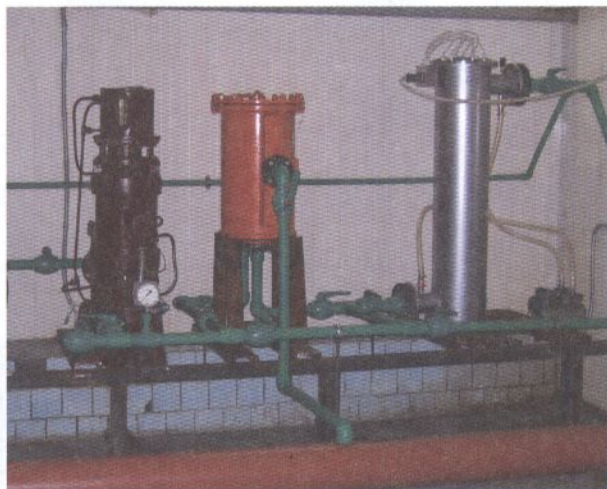


Рис. 7.1. Установка механической очистки и обеззараживания морской воды

Fig. 7.1. Plant of mechanical cleaning and disinfection of sea water

Технологическая схема проточной системы водообеспечения предприятия по искусственному воспроизводству камчатского краба приведена на рис. 7.2.

Для фильтрации морской воды широко применяются несколько типов фильтров: скорые песчано-гравийные, сетчатые 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 назначения).

Извлекаемая при очистке бассейнов вода с остатками кормов и других органических загрязнений должна поступать на обработку в специальные аппараты — минерализаторы. После чего, очищенную

воду можно также возвращать в море (при соответствии качества нормам предельно допустимых сбросов).

Замкнутая система водообеспечения. Замкнутые системы водообеспечения предприятия по воспроизводству камчатского краба используются в случае необходимости расположения производств в удаленных от моря районах или неудовлетворительном экологическом состоянии акватории. Принципиальная схема замкнутой системы приведена на рис. 7.3.

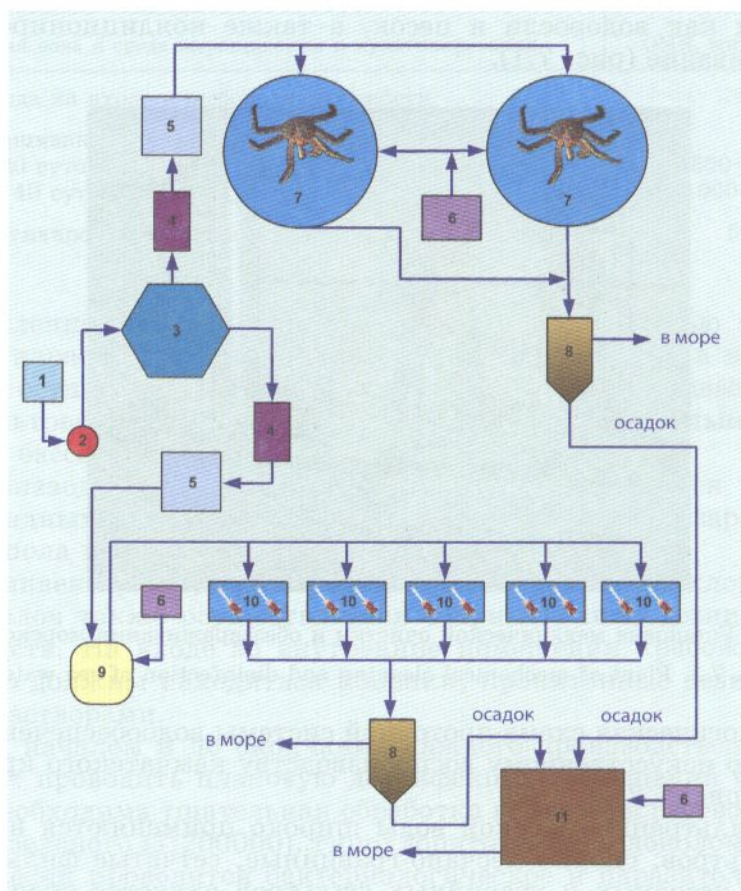


Рис. 7.2. Технологическая схема проточной системы водообеспечения предприятия по воспроизводству камчатского краба: 1 — водозабор, 2 — насос, 3 — гидродинамический фильтр, 4 — УФ-облучатель, 5 — холодильник, 6 — компрессор, 7 — бассейны для производителей, 8 — отстойник, 9 — оксигенатор, 10 — выростные бассейны, 11 — минерализатор

Fig. 7.2. Technological scheme of a flow-through red king crab culture system: 1 — inlet (water intake point), 2 — pump, 3 — hydrodynamic filter, 4 — UV-sterilizer, 5 — refrigerator, 6 — air pump, 7 — tanks for brood stock, 8 — precipitation tank, 9 — oxygenator, 10 — rearing tanks, 11 — mineralizer

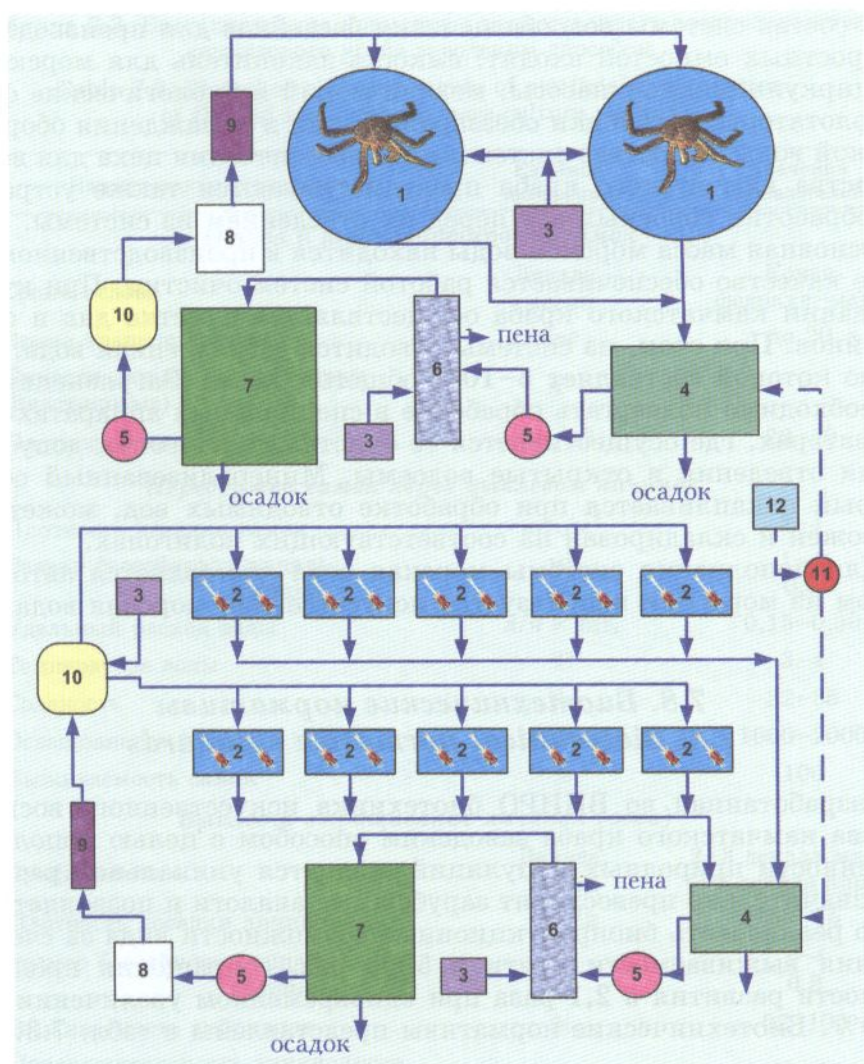


Рис. 7.3. Схема замкнутой системы водообеспечения комплекса по воспроизводству камчатского краба заводским способом: 1 — бассейны для производителей, 2 — выростные емкости, 3 — компрессор, 4 — сборная емкость, 5 — насос, 6 — флотатор, 7 — биофильтр, 8 — холодильник, 9 — УФ-облучатель, 10 — оксигенатор, 11 — насос подачи морской воды, 12 — водозабор

Fig. 7.3. Scheme of closed recirculation system for the red king crab reproduction farm: 1 — tanks for the brood stock, 2 — rearing tanks, 3 — compressor, 4 — water keeping tank, 5 — pump, 6 — flotator, 7 — biofilter, 8 — refrigerator, 9 — UV-sterilizer, 10 — oxygenator, 11 — sea water supply pump, 12 — inlet (water intake point)

В состав системы водообеспечения бассейнов для производителей и выростных емкостей входят: емкость-накопитель для морской воды, циркуляционные насосы, механический и биологические фильтры, флотаторы, установки обеззараживания и охлаждения оборотной морской воды. В составе системы жизнеобеспечения цеха для воспроизводства камчатского краба предусматриваются также устройства для обработки сбросных вод перед их отведением из системы.

Основная масса морской воды находится в производственном цикле, ее качество обеспечивается работой систем очистки. При культивировании камчатского краба осуществляется очистка дна и стенок бассейнов. При этом, из системы отводится загрязненная вода, количество которой составляет 5–10% общего объема. Загрязненную воду необходимо подвергать обработке в специальных аппаратах-минерализаторах, где осуществляется ее очистка до качества, допустимого для отведения в открытые водоемы. Минерализованный осадок, который накапливается при обработке отводимых вод, может быть обезвожен и складирован на соответствующих полигонах.

Для пополнения системы морская вода доставляется автотранспортом из моря или используется искусственная морская вода.

7.8. Биотехнические нормативы **7.8. Biotechnical normative standards**

Разработанная во ВНИРО биотехника искусственного воспроизводства камчатского краба заводским способом с целью пополнения численности природных популяций, является уникальной разработкой, значительно превосходит зарубежные аналоги и позволяет более полно реализовать биопродукционные возможности вида за счет увеличения выживаемости почти в 5000 раз, сокращения продолжительности развития в 2,1 раза при одновременном увеличении роста на 19%. Биотехнические нормативы представлены в табл. 7.3.

Таблица 7.3. Биотехнические нормативы искусственного воспроизводства камчатского краба заводским способом

Table 7.3. Biotechnical requirements of artificial reproduction of the red king crab by mass-culture method

№	Наименование бионорматива	Единица измерения	Значения показателей
<i>Отлов и транспортировка самок</i>			
1.	Сроки отлова	Декада, месяц	Конец февраля—март
2.	Время транспортировки	час	до 20
3.	Емкости для транспортировки (пластиковые)	м ³	1
4.	Плотность посадки	кг/м ³	20–40
<i>Передержка самок перед выклевом личинок</i>			
5.	Плотность посадки самок	шт./м ²	2–4
6.	Размер бассейнов: площадь глубина	м ²	1–4
		м	0,8
7.	Удельный расход воды	л/ч × шт.	0,15–0,30
8.	Температура воды	°C	3–4
9.	Соленость	‰	32–35
10.	Освещенность	лк	1000–2000
11.	Выживаемость самок	%	100
<i>Выклев и выращивание личинок (зоа)</i>			
12.	Сроки выклева	Декада, месяц	2–3 декада марта*; 1–2 декада апреля**
13.	Плотность посадки личинок	шт./л	50–75
14.	Размер бассейнов: площадь глубина	м ²	1–4
		м	0,8
15.	Выживаемость эмбрионов	%	92–100
16.	Продолжительность личиночного периода	Сутки	32–39
17.	Суточный рацион (науплии артемии)	шт./лич.	
	зоа I		11,3
	зоа II		22,4
	зоа III		33,2
	зоа IV		41,8
18.	Частота кормления	раз/сутки	2
19.	Температура воды	°C	6,5–10
20.	Соленость	‰	32–35
21.	Освещенность	лк	500–2000
22.	Удельный расход воды	л/ч × 1000 экз.	4,8–9,6

№	Наименование бионорматива	Единица измерения	Значения показателей
23.	Выживаемость до стадии глаукотоз	%	23–31
Выращивание глаукотоз			
24.	Плотность посадки глаукотоз	шт./л	25
25.	Размер бассейнов: площадь	м ²	1–4
	глубина	м	0,8
26.	Продолжительность послеличиночного периода	Сутки	18–20
27.	Частота кормления	раз/сутки	0 (не питаются)
28.	Температура воды	°С	10–11
29.	Соленость	‰	32–35
30.	Освещенность	лк	500–1000
31.	Удельный расход воды	л/ч × 1000 экз.	9,6–19,2
32.	Выживаемость за послеличиночный период	%	62–75
Выращивание мальков первой стадии			
33.	Плотность посадки мальков	шт./м ²	1000–1500
34.	Размер бассейнов: площадь	м ²	1–4
	глубина	м	0,8
35.	Продолжительность стадии	Сутки	20–24
36.	Суточный рацион (мясо кальмара, креветки, мидии)	% от сырого веса	15–20
37.	Температура воды	°С	10–13
38.	Соленость	‰	32–35
39.	Частота кормления	раз/сутки	1
40.	Освещенность	лк	0–2000
41.	Удельный расход воды	л/ч × 1000 экз.	38–76
42.	Выживаемость за первую мальковую стадию	%	74

Примечание: * — Баренцево море; ** — Японское море.

Legend: * — Barents sea; ** — Japan sea.

Глава 8

Культивирование пререкрутов и взрослых особей камчатского краба; транспортировка в живом виде

Chapter 8

Cultivation of prerecruts and adult individuals of red king crab; transportation of live crab

В период с 2004 по 2008 годы во ВНИРО (лаборатория воспроизводства ракообразных) выполняется цикл исследований по следующим направлениям:

- отработка технологии содержания и доращивания пререкрутов и промысловых особей камчатского краба;
- усовершенствование технологии транспортировки в живом виде;
- мониторинг физиологического состояния пререкрутов и промысловых особей камчатского краба при содержании в искусственных условиях и транспортировке.

8.1. Культивирование пререкрутов и взрослых особей камчатского краба

8.1. Cultivation of prerecruts and adult individuals of red king crab

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

В 1996 г. Ю.И. Орлов предположил, что доращивание 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 лосося [Орлов, 1996]. Повышение рентабельности промысла камчатского краба при помощи доращивания до товарного качества прилова пререкрутов и некондиционных самцов промыслового размера рассматривается в последние годы как одно из наиболее актуальных и современных направлений практической карцинологии [Мортенсен, 1996; Дамсгорд, 2000; Ковачева, 2005, 2006а, б; Kovatcheva, 2005; Альтов и др., 2005].

При садковом доращивании основным фактором успешности технологии являются корма. Первые эксперименты по садковому содержанию камчатских крабов проводились на естественных кормах (рыба, моллюски, иглокожие и др.), заготовка которых была достаточно

трудоемкой. В 1999 г. Институтом рыбного хозяйства и аквакультуры в г. Тромсё (Норвегия) было предложено изготовление корма из кожных покровов рыб и желатина. Биохимический состав корма был следующим: белков 19–23%, жиров 1–10%, углеводов 2–3%, влаги 63–71%. Испытания нескольких вариантов нового корма, различающихся по составу компонентов и соотношению протеина и жиров, проводились в Бюгейнесе в морских садках, закрепленных на глубине 3 м, в течение пяти – восьми недель. Максимальный прирост был отмечен у крабов, питавшихся кормом с низким содержанием жира (около 3%). Мускульная ткань крабов содержала около 13–15% протеина, 0,5–0,7% жиров, 1,0–1,7% углеводов и 81–83% воды. Такое соотношение не изменялось при использовании кормов различных типов. По окончании эксперимента, качество мяса крабов было оценено по 18 параметрам: запах, эластичность, цвет, вкус, жёсткость, сочность и др. Исследование показало, что мясо крабов, питавшихся искусственной смесью, было аналогично мясу свежевывловленных диких крабов [Дамсгорд, 2000].

В 2001–2004 гг. специалисты ПИНРО выращивали крабов в садках на экспериментальном участке института в губе Кислой Баренцева моря, а также на базе ООО «Биофриз». Крабов размещали в установленных на грунте каркасные садки объемом 5–10 м³. Масса крабов в опытах колебалась от 2,00 до 5,97 кг. Для их кормления использовали кормовую рыбу, а также искусственные корма рецептуры ПИНРО. Последние оказались эффективнее. Авторами показано, что при содержании в садках и кормлении некондиционных крабов в течение 2–2,5 месяцев, наполнение конечностей мясом у большинства особей достигло 80–90%, что на 10–25% выше исходного [Альтов и др., 2005].

Собственные исследования по дорациванию пререкрутов и некондиционных промысловых самцов камчатского краба до товарных размеров бассейновым способом проводились на плавучей базе на побережье Баренцева моря в пос. Видяево [Ковачева и др., 2005б; Kovatcheva, 2005; Ковачева, 2006б]. Эксперименты проводили в пластиковых бассейнах (2×2×0,7 м), с непрерывной подачей морской воды с глубины восемь метров. Основные характеристики использованной при культивировании крабов морской воды следующие: температура — от 2,5 до 6 °С, соленость — 34‰, pH — 8,0–8,5, насыщенность растворенным O₂ около 100%; содержание соединений азота: N (NH₃) — 0,03–0,05 мг/л, N (NO₂) — 0,018–0,028 мг/л, N (NO₃) — 1,7–3,5 мг/л. Исследовано 550 особей с шириной карапакса 130–149 мм. Средняя плотность посадки пререкрутов составляла 15,4 кг/м² (от 6 до 30 кг/м²). Контролировали прирост массы и линейных размеров, степень наполнения конечностей, а также уровень травматизма и выживаемость.

Корма для крабов разных возрастных групп по качественному химическому составу могут быть идентичны, отличия заключаются в

количественном содержании того или иного вещества. Так, для молодого краба важно высокое содержание минеральных веществ, необходимых для роста панциря. Для пререкрутов и промысловых крабов не столько важен минеральный состав корма, сколько белковый, так как белки необходимы для синтеза собственных белков для роста и полноценного заполнения ходильных конечностей.

В экспериментах в качестве корма использовали филе сельди и комбинированные корма оригинальной рецептуры, разработанной ВНИРО (отделом биохимии и технологии рыб, беспозвоночных и водорослей). Кормление проводили ежедневно. При подборе рецептов в качестве источника белков использовали фарш из рыб (сельдь, путасу, треска, минтай), гонады рыб и рыбную муку. Содержание рыбного фарша в готовом продукте составляло от 62,5% до 68,5% сухого веса. Содержание белка в пересчете на сухой вес 47–54%. В качестве источника минеральных элементов применяли водорослевую муку, муку из яичной скорлупы, костную муку и глюконат кальция. Источниками жира являлись рыбный жир, отходы от переработки креветок.

Хеморецепторы крабов, выполняющие функцию обоняния, обладают высокой чувствительностью и специфичностью, благодаря чему крабы обнаруживают приманку или корм за сотни метров. В связи с этим, в качестве аттрактантов использовали отходы от переработки беспозвоночных («Мидиум») и мидийный гидролизат, обладающие резким, привлекательным для крабов запахом, и имеющих к тому же питательную ценность. «Мидиум» содержит все незаменимые аминокислоты (кроме триптофана), моно- и полиненасыщенные жирные кислоты, а также макро- и микроэлементы, в том числе Ca, K, Mg, Zn [Подкорытова и др., 2005]. «Мидиум» в концентрации менее 2% от сухого веса резко повышал активность поедания корма, что позволяет рекомендовать его к использованию в качестве компонента специализированных кормов для краба [Подкорытова и др., 2005, 2006].

Удельный вес корма должен превышать вес морской воды, 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 водоустойчивой 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.

Питательность животных и растительных ингредиентов, использованных для приготовления кормовых смесей, определяется содержанием в них белка, жира, минеральных веществ, витаминов, углеводов и переваримостью, приведенных в табл. 8.1.

Таблица 8.1. Питательность животных и растительных ингредиентов, использованных для приготовления кормовых смесей для камчатского краба (ВНИРО)

Table 8.1. Nutritional value of animal and plant ingredients used for feeding mixtures (VNIRO)

Ингредиент	Масса							
	кормовых единиц, г	протеина, г	минеральных веществ			витаминов		
			Ca, мг	P, мг	Na, мг	A (каротин), мкг	B ₂ , мкг	D ₃ , мкг
Рыба свежая	0,32	0,158	9,9	7,9	—	—	2,0	—
Рыбная мука стандартная	0,8	0,53	67,0	32,0	—	—	—	—
Мука из яичной скорлупы	—	—	380	—	—	—	—	—
Порошок из ламинарии	0,46	0,033	7,9	3,2	—	—	—	—
Креветочная мука	0,78	0,426	83,4	10,7	—	0	—	—
Рыбный жир медицинский	3,83	—	—	—	—	400–600	—	2,50
Рыбный жир пищевой	3,83	—	—	—	—	120–230	—	1,25
Соль столовая	—	—	—	—	400	—	—	—

Наблюдения за питанием пререкрутов показали, что максимальное разовое потребление корма составляет 1,2–1,6% массы тела, при этом минимальное зафиксированное время прохождения корма через пищеварительный тракт краба — 9 часов [Ковачева и др., 2005б]. Выживаемость особей составляла 92,3%. В табл. 8.2 приведены данные смертности пререкрутов разных размерных групп и промысловых самцов.

Таблица 8.2. Смертность пререкрутов различных размерных групп и промысловых самцов камчатского краба

Table 8.2. Mortality rate in various size groups of the red king crab prerecruts and market size male individuals

Показатели	Размерные группы, мм						
	90+	100+	110+	120+	130+	140+	150+
Количество особей, на начало эксперимента	3	116	229	128	66	29	13
Количество особей, после 90 дней	3	110	217	118	59	24	11
% отхода	0	5,1	5,2	7,8	10,7	17,2	16,6

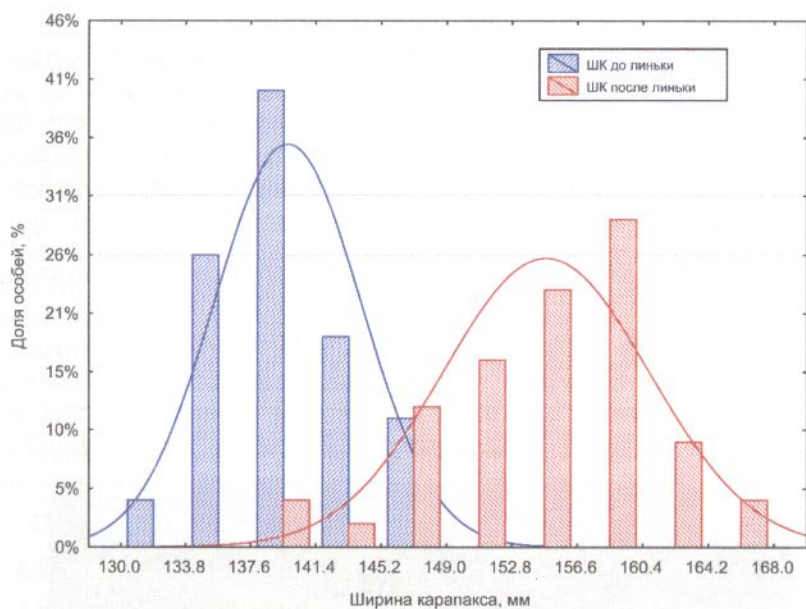


Рис. 8.1. Изменение ширины карапакса (ШК) пререкрутов в результате линьки

Fig. 8.1. Carapace width in prerecruts due to molting

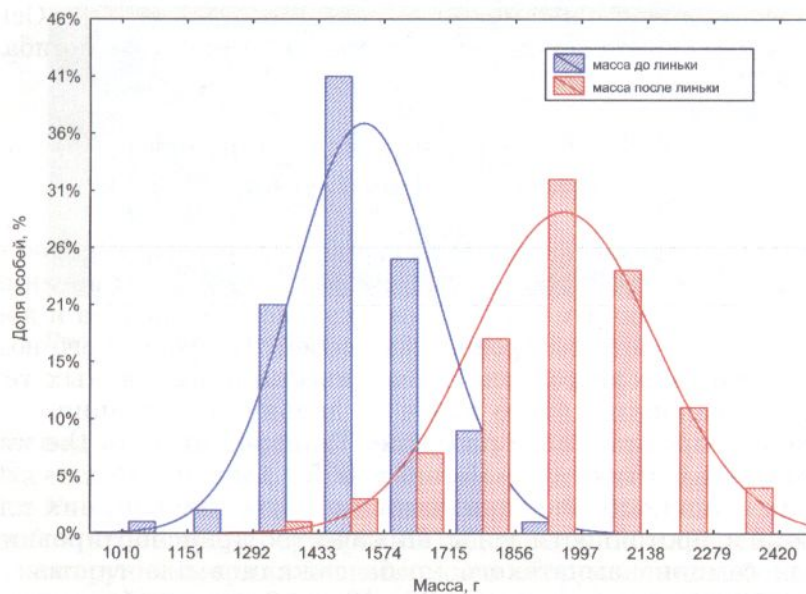


Рис. 8.2. Изменение веса пререкрутов в результате линьки

Fig. 8.2. Changes in prerecruts weight due to molting

За период подращивания (95 суток) с использованием искусственных кормов ВНИРО отмечено 190 случаев линьки. Изменения веса и ширины карапакса пререкрутов после линьки показаны на рис. 8.1 и 8.2. Не все перелинявшие крабы достигли промысловой ширины карапакса 150 мм. Наибольшее количество крабов, достигших промыслового размера после линьки, наблюдается среди особей с шириной карапакса 140 мм (табл. 8.3).

Таблица 8.3. Количество пререкрутов разных размерных групп, достигших промыслового размера после линьки

Table 8.3. Number of prerecruts of various size groups reaching commercial size after molting

Размерные группы до линьки (ШК, мм)	Количество перелинявших крабов, экз.	Количество 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

Смертность среди перелинявших особей составила 10%. Основными причинами гибели являлись нарушения линьки и каннибализм.

8.2. Технологии транспортировки

8.2. Transportation technologies

В последнее время на мировом рынке сильно вырос спрос на живого камчатского краба. Успех содержания и культивирования камчатского краба в значительной степени зависит от вылова и доставки жизнеспособных, нетравмированных особей. На фоне этого возрастает необходимость в разработке экономически эффективных технологий транспортировки живого краба на дальние расстояния.

Транспортировка в воде на судне (Transportation in the water on board ship). На борту судна «Пегас» (2005 г.) и СЧС «Север» (2007 г.) нами были выполнены эксперименты по изучению влияния плотности посадки и проточности воды на качество транспортировки. Промысловых самцов камчатского краба сажали в пластиковые боксы объемом 650 литров из расчета 30, 40 и 50 шт. на бокс, интенсивность водообмена составляла 3–4 объема/час. Время транспортировки — от 12 часов до 3-х суток. По прибытии к причалу регистрировали отход, травматизм и общее состояние крабов.

При увеличении плотности посадки, доля травмированных особей возрастала. Так, при плотности посадки 30 шт./борт количество травмированных крабов не превышало 3%. При плотности посадки 40 шт./борт около 5% теряли конечности. При посадке 50 шт./борт травмировались 10% особей.

Транспортировка без воды (Transportation without water). Транспортировка без воды имеет ряд преимуществ:

- не возникает проблем с накоплением в воде продуктов жизнедеятельности, что позволяет увеличить плотность посадки;
- дешевизна и простота за счет отсутствия устройств аэрации и фильтрации и меньшей массы транспортных контейнеров.

Эксперименты по транспортировке камчатского краба без воды ставили в пластиковых или пенопластовых изотермических контейнерах, вмещающих 4-х крабов промыслового размера (рис. 8.3).



Рис. 8.3. Контейнеры для транспортировки камчатского краба

Fig. 8.3. Tanks for transportation of live red king crab

Для поддержания низкой температуры в контейнеры помещали колотый лед из морской воды или замороженные герметичные брикеты Ice Pack, постепенно отдающие холод. Физиологическое состояние крабов после транспортировки оценивали по интенсивности дыхания, которую измеряли в специально оборудованном боксе, путем наблюдения за снижением содержания кислорода в воде.

Установлено, что при транспортировке с охлаждением и без воды крабы сохраняют жизнеспособность в течение 36 час.

При отсутствии охлаждения все крабы погибают через 18 час.

**8.3. Исследования физиологического состояния
взрослых особей камчатского краба путем регистрации
интенсивности дыхания и кардиоактивности**

**8.3. Investigation of red king crab adult individuals'
physiological state by registration of respiratory
intensity and heart activity**

В настоящее время инструментальные методы измерения физиологических изменений в тех или иных организмах находят все большее применение при решении широкого круга задач. С их помощью исследуются особенности физиологических реакций животных на условия окружающей среды. К одним из наиболее информативных методов контроля за физиологическим состоянием организма в искусственных условиях можно отнести динамику интенсивности дыхания (ИД) и кардиоактивности.

Интенсивность дыхания (Respiration intensity). Интенсивность дыхания оценивали по потреблению кислорода в расчете на один час и один килограмм массы краба в респирометре объемом 150 л (рис. 8.4). Концентрацию кислорода измеряли термооксиметром HANNA, модели HI 9145, позволяющем одновременно регистрировать температуру, или универсальным оксиметром YSI-85.



Рис. 8.4. Респирометр

Fig. 8.4. Respirometer

В первом эксперименте исследовали влияние температуры на половозрелого самца камчатского краба массой 3670 г и шириной карапакса 179 мм. Интенсивность дыхания измеряли при температуре 7, 9, 11 и 13 °С, по три повторности для каждого значения. 13 °С — является верхней границей физиологического оптимума для взрослых особей камчатского краба. Продолжительность каждого опыта составляла 6 часов, в течение которых каждые 30 минут регистрировали температуру и концентрацию кислорода. Затем были рассчитаны средние величины потребления кислорода для каждой температуры. Они составили при 7 °С — 30,4 мг/кг*час, при 9 °С — 32,5 мг/кг*час, при 11 °С — 34,8 мг/кг*час, а при 13 °С — 47,6 мг/кг*час (рис. 8.5).

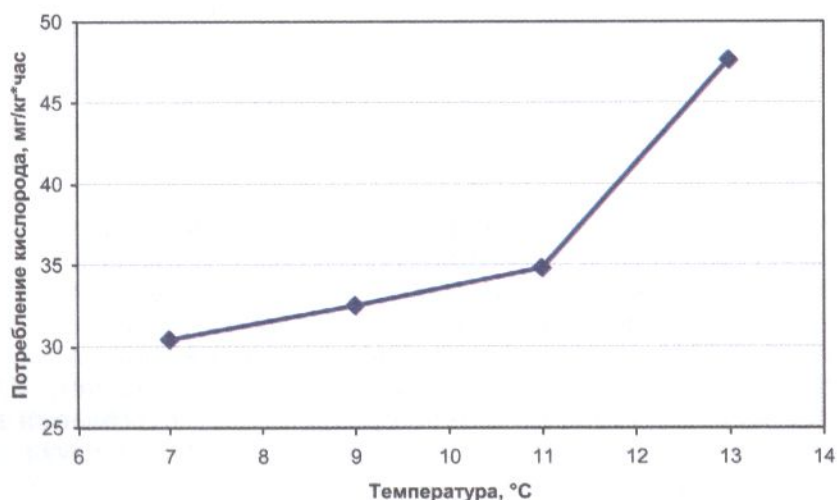


Рис. 8.5. Зависимость потребления кислорода камчатским крабом от температуры воды

Fig. 8.5. The dependence between oxygen consumption by red king crab and water temperature

Во втором эксперименте была изучена интенсивность дыхания перед и после имитации транспортировки (ИД измеряли в течение 3,5 ч. каждые 15 мин.), заключавшейся в помещении крабов на 24 часа в герметичный охлаждаемый контейнер без воды. Средняя интенсивность дыхания краба до стресса, имитирующего транспортировку, составляла 54,4 мг/кг*час (41,4–60,9) (рис. 8.6).

Первые 15 минут после «транспортировки» ИД была крайне низкая — 4,9 мг/кг*час, но в последующие два часа рассматриваемый показатель плавно поднимался до 34,1 мг/кг*час, и на протяжении последующих 1,5 часов существенно не менялся (см. рис. 8.6). Через сутки после «транспортировки» потребление кислорода вернулось к норме, достигнув 55,3 мг/кг*час.

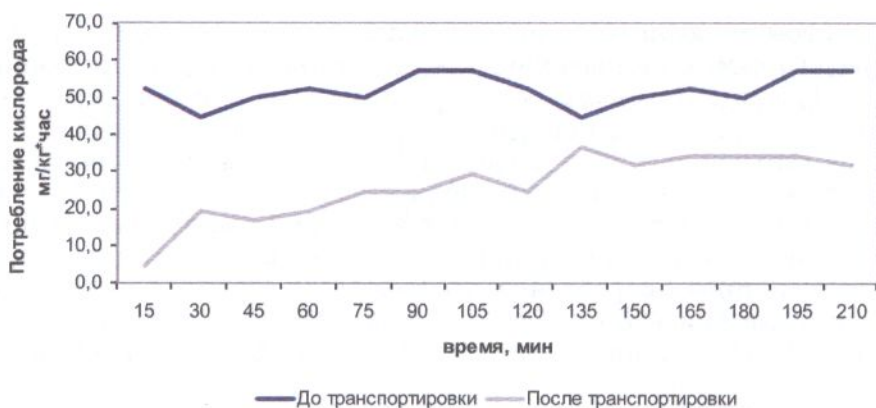


Рис. 8.6. Интенсивность дыхания камчатского краба до и после имитации 24-часовой транспортировки

Fig. 8.6. Respiration intensity of red king crab before and after 24 hours transportation imitation

По разнице потребления кислорода до и после транспортировки, а также по скорости и характеру нормализации дыхания во время повторного измерения, можно судить об успехе транспортировки, и, как следствие, об эффективности того или иного способа перевозки.

В третьем эксперименте исследовали влияние линьки на интенсивность дыхания. Нами отмечено существенное снижение ИД крабов перед началом линьки, полное прекращение потребления кислорода в момент освобождения от старого панциря и последующее резкое увеличение (рис. 8.7).



Рис. 8.7. Изменения интенсивности дыхания промысловых самцов камчатского краба в процессе линьки

Fig. 8.7. Variations in respiration intensity of fishable red king crab males during molting

Полученные нами данные по интенсивности дыхания при разной температуре, после транспортировки «насухую» и линьки могут быть использованы в целях контроля за физиологическим состоянием камчатского краба при оптимизации биотехники его культивирования.

Кардиоактивность. Одним из методов, позволяющих определять физиологические показатели деятельности сердечно-сосудистой системы (ССС) животных, является метод фотоплетизмографии (ФПГ), основанный на регистрации пульсовых кривых. Метод 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.

Суть метода ФПГ заключается в следующем. Исследуемые ткани биологического объекта просвечиваются пучком инфракрасного (ИК) излучения с помощью источника, 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 ИК-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.

Поскольку данный метод применяется на камчатском крабе впервые, мы позволим себе более подробно остановиться на методической части. Вариационная пульсометрия (ВП) является одной из возможностей использования ФПГ-метода. ВП успешно применяется в космической медицине для оценок акклимации, «уровня здоровья» условно здоровых людей — космонавтов, и динамики изменения их функционального состояния при тестировании в периоды отбора, предполетной подготовки и работы на орбите [Баевский, Берсенева, 1997]. С.В. Холодкевичем с соавторами [2007] и лабораторией экспериментальной экологии водных систем НИЦЭВ РАН (г. Санкт-Петербург) был разработан оригинальный волоконно-оптический биоэлектронный метод отведения кардиоактивности бентосных беспозвоночных с жестким наружным покровом, позволяющий непрерывно в реальном времени осуществлять дистанционный неинвазивный контроль их физиологического состояния. Авторами разработаны блок-схема установки для регистрации кардиоактивности гидробионтов и программное обеспечение, необходимое для математической обработки выборки кардиоритмов и получения необходимых для дальнейшего анализа параметров ВП [Холодкевич, 2007; Холодкевич и др., 2007].

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 и др., 2007; Холодкевич, 2007; Kholodkevich et al., 2007].

Статистические характеристики динамического ряда кардиоинтервалов включают: частоту пульса, среднее квадратичное отклонение, коэффициент вариации. Кроме указанных «классических» статистических показателей вычисляются четыре дополнительных. Для этого формируется новый динамический ряд числовых величин — значений разностей между каждым предыдущим и последующим кардиоинтервалами. Получая ряд разностных значений, удастся элиминировать постоянную составляющую динамического ряда и все медленные колебания. Расчет основных параметров variability включает в себя следующие показатели:

- ЧСС (HR) определяется как количество NN-интервалов в записи, деленное на продолжительность их записи:

$$HR = 60 \cdot 1000 \cdot \frac{n}{\sum_{i=1}^n NN_i (\text{мс})} \quad (\text{в } 1 / \text{мин});$$

- RMSSD — среднеквадратичная разностная характеристика (root mean sum successful devitlon) рассчитывается по формуле:

$$RMSSD = \sqrt{\frac{1}{(n-1)} \sum_{i=1}^{n-1} (NN_i - NN_{i+1})^2 (\text{мс})};$$

- PNN50 — процентное отношение NN-интервалов, разностные характеристики которых $(x_i - x_{i-1}) > 50$ мс, к общему количеству NN-интервалов.

Геометрические методы основаны на построении гистограммы (вариационной пульсограммы) с шагом 50 мс (0,05 с), начиная от 0,3 до 1,7 с. Таким образом, получается 28 диапазонов значений функции $x(t)$, каждый из которых имеет ширину 50 мс. Ординаты диапазонов гистограммы определяются как отношение количества элементов x_i дискретных значений NN-интервалов, попавших в диапазон к общему количеству элементов — N (в %). Мода (M_o) определяется как наиболее часто встречающееся в данном динамическом ряде значение кардиоинтервала. В физиологическом смысле — это наиболее вероятный уровень функционирования сердечно-сосудистой системы. При нормальном распределении и высокой стационарности исследуемого процесса, M_o мало отличается от математического ожидания.

По вариационной пульсограмме определяются следующие показатели:

- амплитуда моды (АМо) как значение ординаты гистограммы в %, соответствующее моде (Мо); амплитуда моды — это число кардиоинтервалов, соответствующих значению моды, выраженное в процентах к объему выборки; Мо отражает стабилизирующий эффект централизации управления ритмом сердца, который обусловлен, в основном, степенью активации симпатического отдела вегетативной нервной системы;

- вариационный размах (MxDMn) является разницей между наименьшим и наибольшим значениями динамического ряда R-R интервалов:

$$MxDMn = x_{\max} - x_{\min} \text{ (мс);}$$

- стресс-индекс (индекс напряжения регуляторных систем — SI) вычисляется путем деления амплитуды моды на удвоенное произведение моды на размах.

В настоящей работе впервые, с помощью адаптированного для беспозвоночных метода вариационной пульсометрии, проведены исследования динамики изменения сердечной деятельности промысловых самцов камчатского краба в процессе и после различных, наиболее часто встречающихся при культивировании стрессорных воздействий: кормление, «хэндлинг», транспортировка и др. Исследования кардиоактивности проводятся во ВНИРО совместно с лабораторией экспериментальной экологии водных систем НИЦЭБ РАН (г. Санкт-Петербург) с мая 2007 г.

До начала опытов крабов, доставленных в лабораторию не более чем через 12 часов после отлова в Баренцевом море, в течение 10–15 дней акклиматизировали в лабораторных акватронах и изотермических емкостях аквариального модуля лаборатории воспроизводства ракообразных с искусственной морской водой, температурой воды — 5 °С, соленостью — 32‰ (рис. 8.8).

Перед помещением крабов в акватроны, на их панцирь (в области проекции сердца) приклеивали миниатюрное «седло», в которое вставляли волоконно-оптический датчик для регистрации кардиоактивности. Волокно последовательно присоединяется к 7-канальному фотоплетизмографу, с которого сигнал через аналого-цифровой преобразователь поступает на компьютер, где обрабатывается специальным программным обеспечением (рис. 8.9).

Фотоплетизмограф содержит следующие узлы: фотоэлектрические датчики, включающие в себя источник (светодиод) и приемник (фотодиод) ИК-излучения; усилители сигналов фотодатчиков; микроконтроллер с выходным каналом RS-232C для связи с ПЭВМ, в состав которого входит аналого-цифровой преобразователь (АЦП). Сигналы семи датчиков, установленных на обследуемых биологических

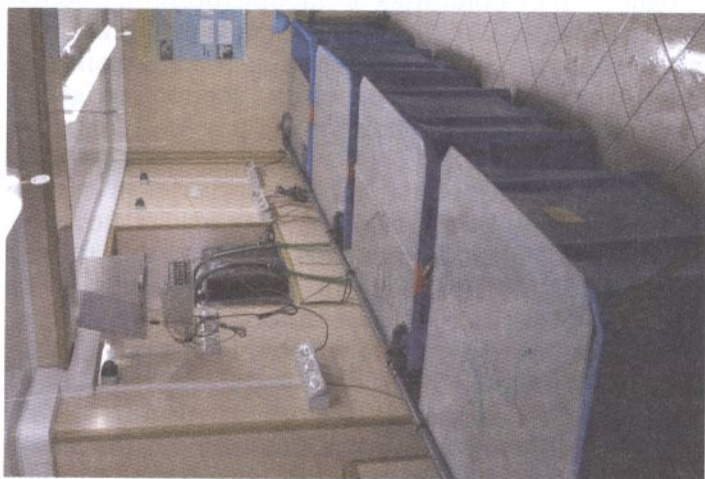


Рис. 8.8. Установка для регистрации кардиоактивности камчатского краба в аквариальном модуле (ВНИРО)

Fig. 8.8. The device for red king crab heart rate recording in aquaria modul (VNIRO)

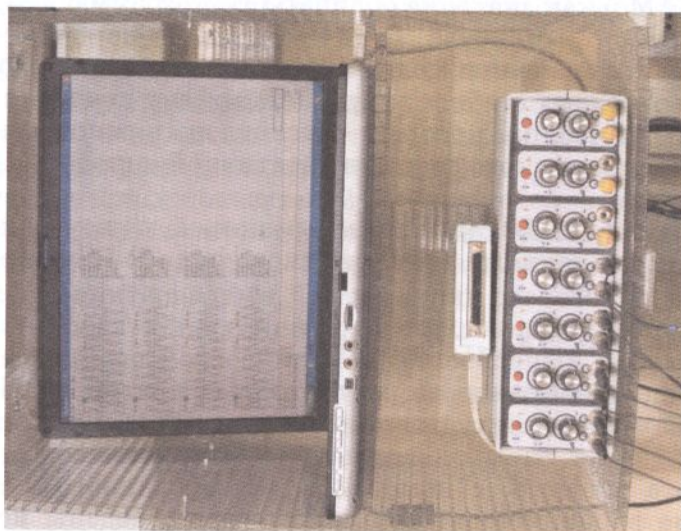


Рис. 8.9. Фотоплетизмограф и персональная ЭВМ (ПЭВМ) для регистрации кардиоктивности (ВНИРО)

Fig. 8.9. Photoplethysmograph and personal computer (PC) for cardioactivity registration (VNIRO)

объектах, после усиления поступают на входы АЦП микроконтроллера, который с определенной частотой дискретизации преобразует каждый из пяти сигналов в цифровой код и передает в ПЭВМ.

Типичные тренды частоты сердечных сокращений (ЧСС) и стресс-индекса камчатского краба в процессе приема пищи представлены на рис. 8.10. 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. При этом, средние значения стресс-индекса увеличились более чем на 500 условных единиц. Такое увеличение свидетельствует об изменении физиологического состояния крабов при приеме пищи, которое должно учитываться в целях оптимизации биотехники культивирования.

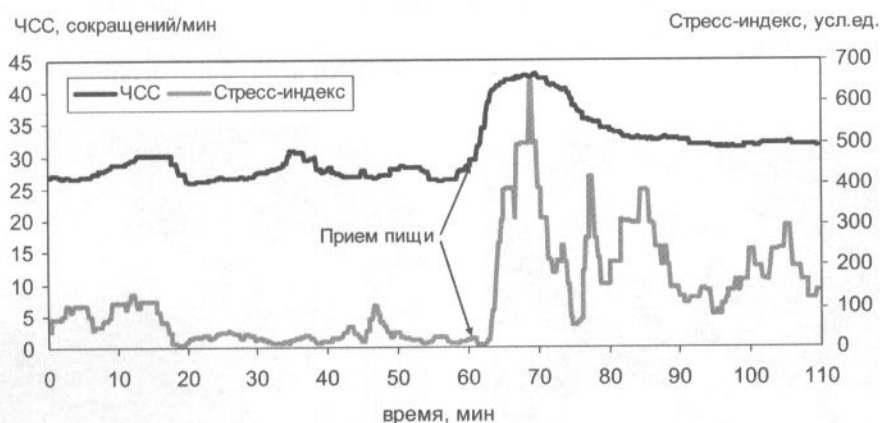


Рис. 8.10. Изменения ЧСС и стресс-индекса камчатского краба в процессе приема пищи

Fig. 8.10. Changes in heart rate frequency and stress-index in red king crab during feeding

Второй эксперимент был поставлен с целью оценить по кардиоактивности силу стресса от транспортировки и скорость адаптации к аквариальным условиям ВНИРО. Первые дни после транспортировки из Мурманска и помещения в установку с замкнутым водоснабжением, ЧСС крабов составляла 50–60 сокращений/мин, что превышает показатели стресса при приеме пищи (см. рис. 8.10). В течение последующих двух недель рассматриваемый показатель снижался до 30–35 сокращений/мин. Начиная с четвертой недели, среднесуточный показатель ЧСС составлял 18–25 сокращений/мин (рис. 8.11), что близко к норме (см. рис. 8.10).

Реакцию краба на хэндлинг оценивали в эксперименте по моделированию транспортировки (рис. 8.12 А, Б), для чего особей переносили в емкости для транспортировки и выдерживали в течение 5,5 часов без воды.

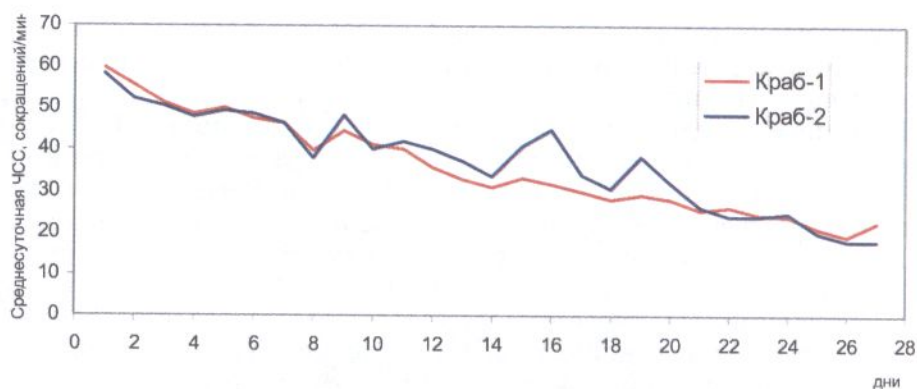


Рис. 8.11. Динамика ЧСС камчатского краба в установке с замкнутым водоснабжением (ВНИРО) после транспортировки

Fig. 8.11. Dynamics of heart rate frequency of red king crab in closed recycling water system (VNIRO) after transportation



А



Б

Рис. 8.12. Установка регистрации кардиоактивности камчатского краба: А — в воде; Б — в транспортировочной емкости (ВНИРО)

Fig. 8.12. Setting up recording of red king crab heart rate: А — in the water, Б — in the transportation tank (VNIRO)

Реакция на хэндлинг и содержание без воды имела сильно выраженный характер: ЧСС возрастала на 50–70%, достигая после первого хэндлинга 40 сокращений/мин, а после содержания на воздухе и повторного хэндлинга — 50 сокращений/мин. Характерно, что в пе-

риод имитации транспортировки ЧСС находилась почти в норме, составляя 30–35 сокращений/мин. После «транспортировки» в течение 5,5 час ЧСС была несколько ниже, чем после 12-часовой реальной транспортировки (рис. 8.11, 8.13 А). В течение 20 час после завершения имитации транспортировки ЧСС уменьшалась, но к норме так и не возвращалась, поскольку восстановление занимает около 3-х недель (см. рис. 8.11).

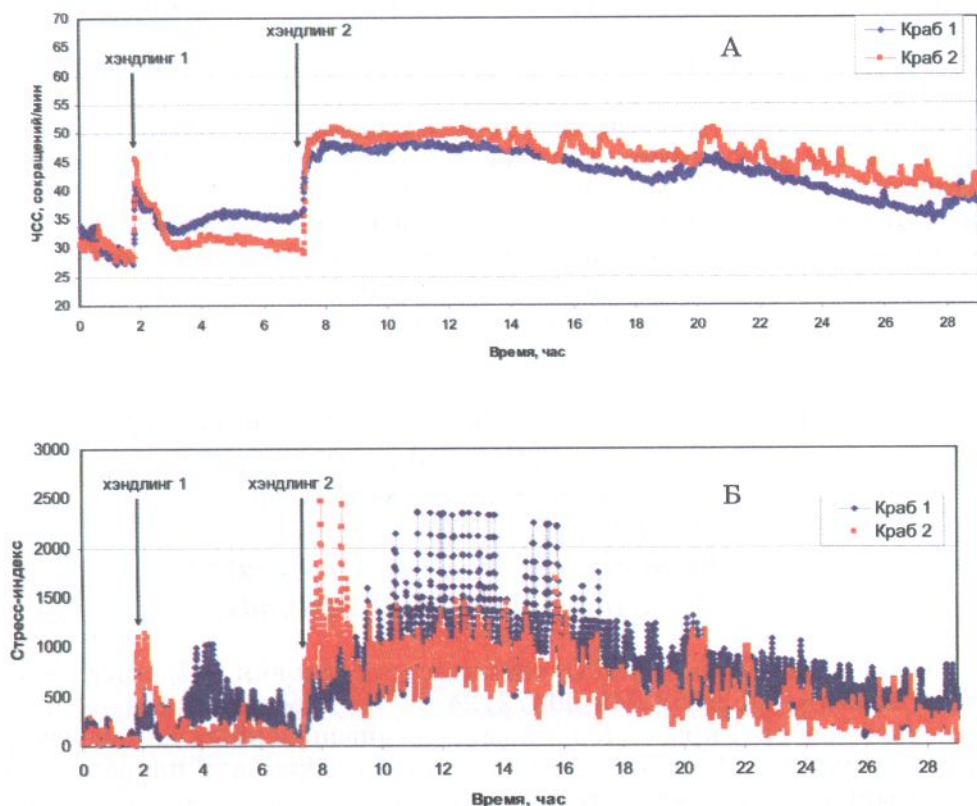


Рис. 8.13. Изменения ЧСС (А) и стресс-индекса (Б) камчатского краба при «хэндлинге» в модельном эксперименте по транспортировке

Fig. 8.13. Changes in heart rate frequency (А) and stress-index (B) in red king crab during «handling» in pilot transportation

Динамика стресс-индекса была иной. После первого хэндлинга в течение 2 час стресс-индекс снизился до значений, близких к норме (см. рис. 8.10). Затем, в течение последующих 3 ч выдерживания без воды стресс-индекс сначала возрос до 1150 усл. ед., затем начал плавно снижаться, достигнув перед повторным хэндлингом 500 усл. ед. (такая же степень реакции на прием пищи). После перенесения кра-

бов в аквариумы стресс-индекс продолжал снижаться еще в течение 2 ч, вновь достигнув нормы. После чего произошло резкое увеличение величины рассматриваемого показателя в отдельных случаях до 2000–2500 усл. ед. Последующие 20 ч происходило плавное снижение стресс-индекса, величина которого к концу эксперимента снизилась до значений менее 500 усл. ед. (рис. 8.13 Б), но так и не достигла нормы (см. рис. 8.10).

По-видимому, стресс-индекс наглядно демонстрирует триаду Г. Селье [1960], когда стрессорное воздействие вызывает снижение реакции, затем — резкое возрастание и лишь потом физиологические реакции постепенно приходят в норму.

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.

8.4. Технологические требования к качеству живого камчатского краба, полученного с применением методов аквакультуры

8.4. Technology requirements for the quality of live red king crab derived using aquaculture methods

Разработанные во ВНИРО технические условия «Промысловые крабы живые» ТУ 9253-049-00472124-08 распространяются на промысловых крабов и крабоидов живых, предназначенных для перевозки, передержки и хранения в живом виде, а также для направления на промышленную переработку и реализацию в торговую сеть и в организации общественного питания.

Показатели качества и безопасности промысловых крабов живых должны соответствовать нормативным документам, утвержденным органами Роспотребнадзора и Федеральной службой по ветеринарному и фитосанитарному надзору. По органолептическим и физическим показателям промысловые крабы должны соответствовать требованиям, приведенным в табл. 8.4 (ТУ 9253-049-00472124-08).

Съедобное мясо, расположенное в конечностях и абдомене, в сыром виде имеет консистенцию студня и сероватый цвет, опирается на хитиновые пластины, расположенные в толще мышечной массы, а при замораживании образует рыхлую массу. После варки мясо краба становится белым и волокнистым, окрашено на поверхности кароти-

Таблица 8.4. Качественные показатели живого краба

Table 8.4. Qualitative characteristics of live crab

Наименование показателя	Характеристики показателя и его значение
Внешний вид	Промысловые крабы живые с целыми конечностями и клешнями, нелинялые, невытекшие, abdomen невздутый, допускается не более 2 обломанных когтей на ходильных конечностях. Панцирь неповрежденный, твердый, чистый, допускается наличие на поверхности панциря организмов-обрастателей, известковых образований. Конечности плотно заполнены мясом. На панцире в основании ходильных конечностей (розочка, коксоподиты) допускаются коричнево-черные царапины
Двигательная активность	Промысловые крабы живые, взятые в руки, или на гладкой горизонтальной поверхности шевелят ходильными конечностями от вялого сгибания-разгибания до активного движения. Движения ротовых конечностей и антеннул от редких до постоянного шевеления
Цвет	Окраска панциря естественная, присущая данному виду промыслового краба без признаков почернения (некроза)
Запах	Свойственный данному виду промыслового краба без постороннего запаха
Размеры карапакса	Не менее промыслового
Консистенция мяса: сырого после варки	Студнеобразная Плотная, сочная
Цвет мяса: сырого после варки	Светло-серый Белый с розовато-оранжевой пигментацией
Вкус и запах мяса после варки	Приятный, свойственный данному виду промыслового краба, без порочащих признаков

ноидами в красно-оранжевый цвет, обладает сочной консистенцией, приятным специфическим «крабовым» запахом и сладковатым вкусом. Вареное крабовое мясо является высокобелковым сбалансированным продуктом питания с очень малым содержанием жира и, взятое из различных частей конечностей, обладает одинаково высокими вкусовыми качествами и питательной ценностью, хотя несколько различается по своему химическому составу.

Из мяса камчатского краба вырабатывают стерилизованные консервы, варено-мороженую и сыромороженую продукцию, а отходы переработки используют для выпуска хитина, хитозана, ферментных препаратов и кормовой продукции [Кизеветтер, 1976].

Соотношение частей тела камчатского краба (% от общей массы тела): мясо 28, панцирь 48, abdomen 5, печень 5, кровь 2, жабры 3. Химический состав частей тела камчатского краба представлен в табл. 8.5.

Таблица 8.5. Химический состав камчатского краба, % [Лебская, 2003]

Table 8.5. Chemical composition of red king crab, % [Lebskaya, 2003]

Объект исследования	Влага	Жир	Белок	Зола	Углеводы
Мясо конечностей	81,2	0,5	16,4	1,9	0,8
Мясо абдомена	80,5	0,6	14,4	1,8	2,4
Панцирь	70,0	0,2	12,0	10,0	—
Внутренности (без печени)	81,2	2,4	13,9	2,4	—
Гепатопанкреас	65,0	15,0	10,0	2,0	0,3
Кровь	87,0	1,5	7,0	3,5	—
Жабры	83,0	1,0	10,0	5,0	—

Химический состав мяса у краба не остается постоянным и изменяется в зависимости от биологического состояния животного: во время линьки содержание жира в мясе уменьшается, а влаги увеличивается. Химический состав мяса из отдельных частей конечностей и абдомена также различен: у камчатского краба мясо когтя, тонкого членика и колена содержит больше влаги и меньше белка, наибольшее содержание белков имеет мясо клешни, в мясе абдомена содержатся углеводы (гликоген), мясо розочек отличается высоким содержанием меди. Присутствие гликогена придает мясу крабов сладковатый привкус [ред. Быков, 1999]. Белок мяса краба содержит все незаменимые аминокислоты в количествах, превышающих их содержание в идеальном белке, что свидетельствует о высокой биологической его ценности (табл. 8.6).

Липиды, выделенные из мяса краба, содержат до 19% неомыляемых веществ, в основном состоящих из двух стеролов — холестерина и десмостерола.

Характерная особенность мяса крабов проявляется в значительном содержании разнообразных микроэлементов (мг%): Натрий 100–160; Калий 120–520; Кальций 17–320; Магний 28–105; Сера 90–310; Фосфор 170–350; Железо 0,7–7,5; Алюминий 1,0–2,0; Медь 0,3–1,6; Цинк 2,0–15,5; Марганец 0,2–1,5; Свинец 0,03–0,07; Йод 0,01–0,05 [Лебская, 2003].

Содержание в мясе краба, как и в мясе других ракообразных, значительного количества меди объясняется тем, что в состав крови этого животного входит не гемоглобин, а гемоцианин.

Таблица 8.6. Аминокислотный состав белка мяса камчатского краба, г/100 г белка

Table 8.6. Amino-acid composition of red king crab meat protein (g/100 g protein)

Аминокислота	Мясо краба	Идеальный белок
Незаменимые, в том числе	44,51	36,50
валин	4,50	5,00
изолейцин	4,10	4,00
лейцин	10,00	7,50
лизин	6,90	5,50
метионин+цистин	4,20	3,50
треонин	4,40	4,00
фенилаланин+тирозин	8,40	6,00
триптофан	1,50	1,00

В сыром панцире краба содержится от 6 до 20% хитина. Отходы, получаемые при разделке краба, используют для получения хитина и кормовой муки. Из хитина камчатского краба получают хитозан и другие биополимеры для применения в пищевой и парфюмерно-косметической промышленности, медицине, сельском хозяйстве и др. [Немцев, 2006].

Гепатопанкреас краба содержат до 15–17% жира, который имеет рыбный запах и коричневато-зеленый цвет, легко окисляется и высыхает, не содержит витамина А.

Гепатопанкреас камчатского краба содержит активный комплекс протеолитических ферментов (табл. 8.7), из которых получают коллагеназу.

Коллагеназа — проявляющий коллагенолитическую активность ферментный препарат из гепатопанкреаса крабов. Препарат содержит коллагеназу, хитиназы, липазы, комплекс трипсиноподобных ферментов и может быть применен в таких отраслях, как в производство

Таблица 8.7. Характеристика протеолитической активности в панкреатической ткани камчатского краба

Table 8.7. Proteolytic activity characteristic in the pancreatic tissue of red king crab

Активность протеолитических ферментов по казеину и гемоглобину, Ед./г ткани			Коллагенолитическая активность, Ед/г ткани
Щелочные, рН 8,0	Нейтральные, рН 6,2	Кислые, рН 2,7	
8,7	4,6	0,7	0,14

пищевых продуктов из мяса, рыбы и морепродуктов, в пищевой, ко-
жевенной парфюмерно-косметической промышленности и др. [Майо-
ров и др. 1998].

Реализация схемы комплексной переработки промысловых видов
крабов на первом этапе предполагает фракционирование отходов на
жидкие и твердые панцирьсодержащие отходы (ПСО). Используя щадя-
ющие условия сушки ПСО, получают высококачественную крабовую
крупку с содержанием хитинового компонента до 35% и крабовую
муку с содержанием белковых веществ до 50%. Из жидких отходов
производства вырабатывают пищевой крабовый жир, отличающийся
широким спектром жирных кислот и высоким содержанием лецитина,
а также полиферментный комплекс.

Разработаны методы получения концентрированных масляных
экстрактов, содержащих в среднем до 50% эфиров атаксантина, до
40% атаксантина, около 11% атаксина и до 3% бета-каротина, ста-
билизации пигментов и их очистки.

По сравнению с дальневосточным, мышечная ткань которого со-
ставляет 28–35% от массы живого краба, у акклиматизированного
камчатского краба выход мышечной ткани может достигать 58%,
панциря — более 20%.

Мышечная ткань акклиматизированных крабов содержит воды —
79–82%, белка — от 12 до 15% и следы липидов. Гепатопанкреас ха-
рактеризуется существенными колебаниями в содержании липидов —
от 3,94 до 15,7% и воды — от 61,7 до 82,9%. В жабрах выявлено
9,7% белка, воды — 86,0% и отсутствие липидов.

Химический состав мышечной ткани конечностей камчатского
краба в период его промысла (осень, зима) характеризуется содержа-
нием белка — 15%, воды — 81%, липидов — 0,5% и 1,6% золы.

Жирнокислотный состав липидов гепатопанкреаса практически не
изменяется — преобладают ПНЖК — 52,3–56,6%, мононенасыщен-
ные составляют 26,7–33,8%, насыщенные — 13,8–21,3% (табл. 8.8).

В группе ПНЖК доминируют эйкозапентаеновая (ЭПК) и докоза-
гексаеновая (ДГК) кислот — 18,1–32,1 % и 11,3–18,5 %, соответст-
венно.

Исследования фракционного состава липидов гепатопанкреаса
позволили идентифицировать фосфолипиды, холестерин, свободные
жирные кислоты, триглицериды, пигменты и эфиры стерина. Суще-
ственная часть общих липидов представлена триглицеридами. Уста-
новлено, что наибольшее содержание фосфолипидов (29,7%) у краба
наблюдается в линный период что, видимо, обусловлено увеличе-
нием мембранных структур, в состав которых входят фосфолипиды.
Доля лецитина составляет от 4,8% в весенний период и до 17% —
в осенне-зимний.

Высокая активность протеолитических ферментов гепатопанкреа-
са, а также значительные концентрации липидов и ПНЖК в них в

Таблица 8.8. Жирнокислотный состав липидов акклиматизированного камчатского краба, в % от суммы жирных кислот [Лебская, 2003]

Table 8.8. Fatty acid composition of acclimatized red king crab lipids (% of total fatty acids) [Lebskaya, 2003]

Жирные кислоты	Гепатопанкреас	Карапакс + внутренности
Насыщенные	15,2	15,0
Мононенасыщенные	33,8	28,9
Полиненасыщенные, в том числе:	52,3	56,1
C20:4 ω6 арахидоновая	5,8	6,7
C20:5 ω3 эйкозопентаеновая	24,4	28,3
C22:6 ω3 гекозагексаеновая	13,2	12,9

период нагула, позволяют рекомендовать использовать эту часть тела не только для получения ферментов, но и для выделения биологически эффективных липидов.

В гепатопанкреасе краба обнаружены витамины А, Е, D, и С (табл. 8.9).

Таблица 8.9. Содержание витаминов в различных частях тела камчатского краба, в 100 г ткани

Table 8.9. Vitamin content in various parts of red king crab body (per 100 g tissue)

Части тела	Витамины			
	А, мг	Е, мг	D, мкг	С, мг
Мышечная ткань	—	3,74	—	12,4
Гепатопанкреас	1,69	3,93	7,64	11,1
Гонады самцов	Следы	1,13	2,0	—

Таким образом, по соотношению частей тела, химическому составу, биохимическим свойствам, содержанию тяжелых металлов и хлорорганических соединений акклиматизированный в Баренцевом море камчатский краб наибольшую пищевую и биологическую ценность представляет в период нагула. Показатели безопасности в различных частях тела акклиматизированного в Баренцевом море краба (табл. 8.10) не превышают значений ПДК (СанПин, 2002, табл. 8.11), что свидетельствует о возможности пищевого использования этого объекта и получения из него пищевой продукции, БАД и кормовых продуктов.

Таблица 8.10. Содержание тяжелых металлов, радионуклидов и хлорорганических пестицидов в тканях акклиматизированного в Баренцевом море камчатского краба

Table 8.10. Heavy metals, radionuclides and chlororganic pesticides in tissues of red king crab acclimatized in the Barents Sea

Ткани	Содержание, мкг/г сухой массы														
	Cu	Zn	Ni	Cr	Mn	Co	Fe	Pb	Cd	Hg	As	ГХЦГ+ПХВ	ДДТ+ПХВ	¹³⁷ Cs Бк/кг	⁹⁰ Sr Бк/кг
Мышечная ткань	46,95	190,15	<0,4	<0,5	2,25	<0,5	29,7	<1,0	<0,05	0,005	1,70	0,20	0,50	4	3,2
Гепатопанкреас	13,1	24,7	0,65	0,35	1,55	0,33	53,2	0,56	2,45	2,47	0,00	3,70	—	4	4,3
Внутренности	14,0	108,1	0,7	1,0	7,90	<0,5	229,0	<1,0	1,50	—	—	—	—	—	—

Таблица 8.11. Гигиенические требования безопасности мяса ракообразных
Table 8.11. Hygienic requirements to crustacean meat safety

Индекс, группа продуктов	Показатели	Допустимые уровни, мг/кг, не более					Примечание
1.3.7. Нерыбные объекты промысла (моллюски, ракообразные, беспозвоночные, водоросли морские) и продукты их переработки, земноводные, пресмыкающиеся							
Моллюски, ракообразные	Токсичные элементы:						
	свинец	10,0					
	мышьяк	5,0					
	кадмий	2,0					
	ртуть	0,2					
Микробиологические показатели:							
Индекс, группа продуктов	КМА-ФАнМ, КОЕ/г, не более	Масса продукта (г), в которой не допускается				Примечание	
		БГКП (колиформы)	S. aureus	Сульфитредуцирующие клостридии	Патогенные, в том числе сальмонеллы и L. monocytogenes		
1	2	3	4	5	6	7	
1.3.7.1. Нерыбные объекты промысла:							
ракообразные							
живые	5*104	0,01	0,01	—	25	V. parahaemolyticus – не более 100 КОЕ/г, для морских	
охлажденные, мороженые	1*105	0,001	0,01	—	25	То же	

В тканях живых крабов содержится протеолитический фермент тирозиназа, участвующий в образовании из тирозина окрашенных ферментов голохромов и меланинов при посмертных изменениях мяса крабов. Эти соединения окрашивают мясо в буро-зеленый цвет, снижая его потребительские свойства. При хранении крабов без воды в результате проявления активности тканевых ферментов и бактерий увеличивается содержание в мясе экстрактивных азотистых веществ, аммиака и сероводорода, повышается рН с 6,8—7,0 до 7,2—7,6, мясо становится дряблым, водянистым, приобретает бурую окраску и утрачивает свойственные приятные аромат и вкус. При варке конечностей не вполне свежих крабов мясо получается в виде неправильных кусков, резко увеличиваются потери массы мяса при варке. Поэтому при хранении крабов до переработки, важно оберегать их от неблагоприятного воздействия внешних факторов (перегрева, подмораживания, механического повреждения, сдавливания и др.), ускоряющих развитие автолиза [Кизеветтер, 1976].

Часть II **АКВАКУЛЬТУРА ГИГАНТСКОЙ** **ПРЕСНОВОДНОЙ КРЕВЕТКИ** ***MACROBRACHIUM ROSENBERGII***

Part II **AQUACULTURE OF GIANT** **FRESHWATER PRAWN** ***MACROBRACHIUM ROSENBERGII***

Глава 9 **Биология гигантской пресноводной креветки** **как основа для оптимизации культивирования**

Chapter 9 **Biology of the giant freshwater prawn** **as basis for optimization of cultivation**

Биология гигантской пресноводной креветки достаточно хорошо изучена и описана многими авторами [Ling, Merican, 1961; Ling, 1969; Uno, Kwon, 1969; Sandifer et al., 1975; McLaughlin, 1983; Алехнович, Кулеш, 1982; Shokita S., 1985; Хмелева и др., 1988; Киселев и др., 1995; Хмелева и др., 1997; New, Valenti, 2000; Wickins, Lee, 2002; Алехнович, Кулеш, 2003 и др.].

9.1. Систематика и распространение **9.1. Taxonomy and distribution**

Гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* [De Man, 1879] относится к отряду Decapoda, подотряду Natantia — плавающие креветки, семейству Palaemonoidae Rafinesque, 1815, роду *Macrobrachium*. Большая часть креветок — морские обитатели. В пресных водах встречаются, в основном, представители двух семейств: Palaemonidae и Atyidae. Промысловое значение имеет только один род *Macrobrachium* [Bate, 1868], виды которого достигают довольно значительных размеров — от 50 до более 300 мм [Владовская и др., 1989]. Пресноводные креветки рода *Macrobrachium* широко распространены в тропических и субтропических регионах мира. Из примерно 150 видов данного рода самыми перспективными объектами

аквакультуры являются *M. rosenbergii* и *M. nipponicus* [De Haan, 1849; New, Singholka, 1985; Хмелева и др., 1997; New, Valenti, 2000; Золотова, 2000]. В общей сложности, промышленно добывают и культивируют шесть видов креветок рода *Macrobrachium* [Владовская и др., 1989; New, Valenti, 2000; Wickins, Lee, 2002].

Ареал гигантской пресноводной креветки охватывает многие страны Индо-Вест-Пацифики от Северо-Западной Индии до Вьетнама, включая Малайзию, Индонезию, Северную Австралию, Филиппины и Новую Гвинею [Holthuis, 1980; Хмелева и др., 1997; New, Valenti, 2000]. Особенно многочислен вид в низменностях Юго-Восточной Азии (Вьетнам, Таиланд, Южный Китай) [Tinh, 1996] (рис. 9.1 А).

Помимо своего естественного ареала, гигантская пресноводная креветка акклиматизирована и успешно культивируется на Кубе [Гонзалло, Привезенцев, 1990], в Израиле [Polyculture..., 1985], Мексике [Munoz, Jarduno, 1993], Египте [Sherif, Lacques, 1996] (рис. 9.1 В, Г, Д).

Все популяции *M. rosenbergii* разделяют на западную и восточную группы, которые отличаются по ряду признаков: устойчивости молоди к солености и высокой температуре; скорости роста; особенностям личиночного развития [Сальников, Суханова, 2000]. В восточной группе выделяют австралийскую и северо-восточную части. Для популяций креветок первой из них характерно короткое личиночное развитие. Значительно отличаются от других креветки филиппинской популяции [Tinh, 1996]. Однако, несмотря на различия, креветки всех популяций *M. rosenbergii* свободно скрещиваются между собой, давая жизнеспособное потомство. Возможна также внутривидовая гибридизация, которая дает большой простор для выведения скрещенных форм с заданными свойствами [Червяков, 1991].

Основные места обитания гигантской пресноводной креветки (как и большинства видов рода *Macrobrachium*) — низовья рек, эстуарии. Взрослые особи обычно обитают на дне рек, мигрируя для икрометания в солоноватую и соленую воду (10–30‰) приустьевых участков. Личиночный период проходит в эстуариях. Личинки наиболее стенобионтны, бионтность молоди несколько шире, взрослые особи — эврибионтны [New, Valenti, 2000]. Оптимальные условия, в основном, одинаковы для всех стадий: температура воды — 28–30 °С, освещенность — около 4000 лк, насыщение воды кислородом — около 70%, рН — 7–8, содержание нитритов — не более 0,1 мг/л, нитратов — не более 20 мг/л, жесткость воды (CaCO_3) 30–150 мг/л [Hague, 1980; Tinh, 1996; New, Valenti, 2000]. Высокая концентрация кальция способствует лучшему развитию личинок и взрослых креветок. Продолжительность жизни гигантской пресноводной креветки — 3–4 года [Rao, 1967].

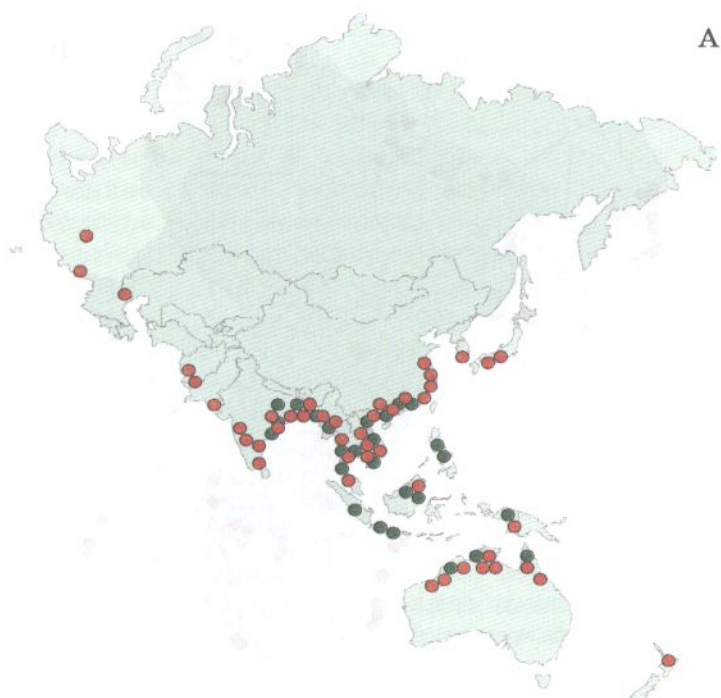


Рис. 9.1. Естественный ареал гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* и места промышленного культивирования:

А — Россия, Азия, Австралия; Б — Европа;

● — места промышленного культивирования, ● — естественный ареал обитания

Fig. 9.1. Native habit of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* and commercial cultivation: А — Russia, Australia and Asia; Б — Europe;

● — areas of commercial cultivation, ● — natural habit

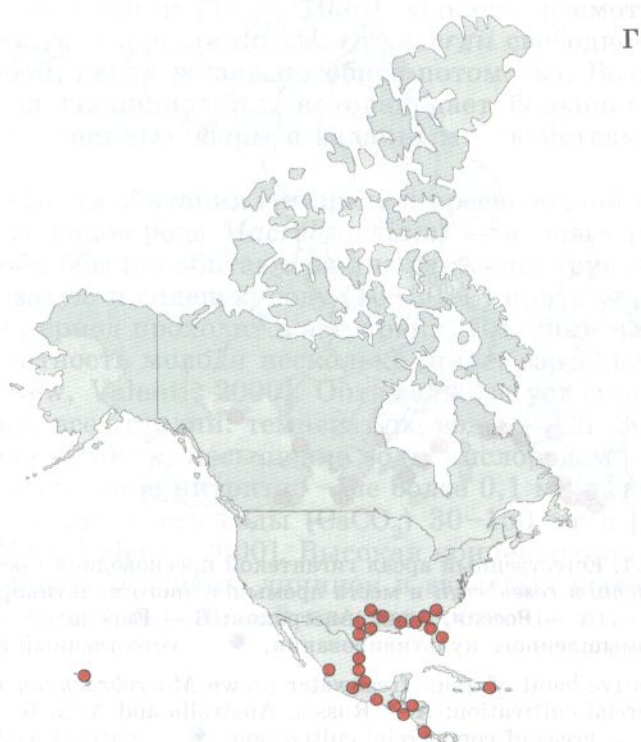




Рис. 9.1. Окончание. В — Африка; Г, Д — С. и Ю. Америка;

● — места промышленного культивирования, ● — естественный ареал обитания

Fig. 9.1. End. В — Africa; Г, Д — N. and S. America;

● — areas of commercial cultivation, ● — natural habit

9.2. Воспроизводство

9.2. Reproduction

Жизненный цикл *M. rosenbergii* состоит из следующих периодов: эмбрионального, личиночного (зоэа), ювенильного и взрослой особи (рис. 9.2).

Пресноводные креветки раздельнополы. У самки половая система состоит из парных яичников, яйцеводов и гонопор. Яичник лежит дорсально по отношению к желудку и гепатопанкреасу. У зрелой самки яичники оранжевого цвета, хорошо просматриваются через карапакс. Процесс созревания яиц и рост половой железы могут быть разделены на 2 фазы [Lee, Fielder, 1982]: образование яиц, которые постепенно заполняют яичник, и накопление яйцами желтка. Половая система самцов состоит из парных семенников, семенных протоков и гонопор. Семенники мелкие и занимают положение, сходное с передней долей яичника у самок. У гигантской пресноводной кревет-

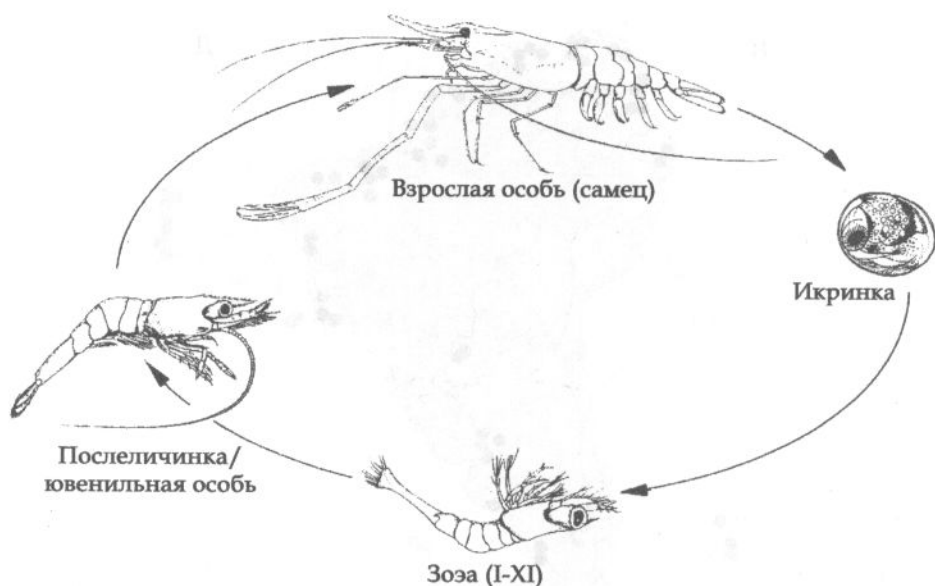


Рис. 9.2. Схема жизненного цикла гигантской пресноводной креветки
[по: Wickins, Lee, 2002]

Fig. 9.2. The scheme of giant freshwater prawn life cycle
[after Wickins, Lee, 2002]

ки взрослые самцы обычно гораздо крупнее самок (примерно в 1,5 раза). Самцы имеют широкую головогрудь и более мощные клешни, а самки — относительно более крупное брюшко. Генитальные отверстия у самцов находятся между основаниями пятой пары плеопод, а у самок — у основания третьих. Плевра у самок длиннее, и в сочетании с более широким брюшком образует крупную выводковую камеру [Nagamine, Knigth, 1980; Хмелева и др., 1997].

В природных условиях тропиков креветки рода *Macrobrachium* спариваются эпизодически круглый год. Интенсивность размножения возрастает в период сезонных дождей (муссонный период) [Владовская и др., 1989; Tinh, 1996]. В это время увеличивается вероятность попадания личинок со стоками воды в эстуарии, где имеются оптимальные условия для их развития и роста [Abele, Blum, 1977]. В местах акклиматизации основным лимитирующим фактором становится температура. Она должна превышать 22 °C [New, Valenti, 2000].

Креветки достигают половозрелости в возрасте 4–5 месяцев. Самки созревают раньше самцов при длине около 80 мм, и весе — около 6,8–8 г. Длина и вес начинающих созревать самцов — около 100 мм и 10 г [Ang, Law, 1991]. Спаривание и нерестовое поведение у разных видов рода *Macrobrachium* описаны во многих работах [Мишарев, 1969; Алехнович, Кулеш, 1982; Ogawa et al., 1981; Kwon, 1982;

Khanam et al., 1985; Sundifer, Smith, 1985]. Самцы спариваются с только что закончившими линьку «мягкими» самками. При этом самец находится рядом с самкой в момент линьки, охраняя ее от других креветок и хищников [Червяков, 1991]. При спаривании самец откладывает желатинообразный сперматофор возле отверстия гонопора самки. Наружное оплодотворение происходит через 5–10 ч после спаривания, когда по яйцеводам из гонопора самок наружу выходят яйца. Они оплодотворяются спермой, находящейся в сперматофоре. Неоплодотворенная икра погибает через 2–3 сут. и сбрасывается самкой с плеопод [Хмелева и др., 1997]. Оплодотворенная икра переносится в выводковую камеру и удерживается в ней абдоминальной плеврой. Самка обеспечивает непрерывное промывание икринок свежей водой движением плеопод.

Плодовитость самок зависит от их размера и увеличивается с возрастом от 20 до 150 тыс. икринок и более. По данным Н.Н. Хмелевой с соавторами [1997], плодовитость самок длиной 118 мм составляет 21270 икринок. Самки длиной 120–130 мм имеют плодовитость 20–30 тыс. икринок [Сальникова, Суханова, 2000], длиной 170 мм — 65 тыс. [Kwon, 1982]. Более крупные самки имеют икринки большего размера. При этом выживаемость эмбрионов от крупных самок выше, чем от средних и мелких [Ling, 1967; Хмелева и др., 1997; Tinh, 1996; New, Valenti, 2000]. После достижения половозрелости рост самок замедляется, рост самцов продолжается теми же темпами. К 9-месячному возрасту отдельные особи достигают 100–120 г, к году — 140–150 г, иногда до 200 г. Среднее число икринок на 1 г массы тела варьирует в зависимости от размера самок от 870 до 1100 шт. [Wickins, Lee, 2002].

9.3. Ранний онтогенез

9.3. Early ontogeny

Эмбриональный и личиночный периоды *Embryonic and larval periods*

Скорость эмбриогенеза в значительной степени определяется температурой воды и для пресноводных креветок составляют 11–30 сут. в температурном диапазоне 21–33 °C. Оптимальная температура — 27–29 °C [Ling, 1969; Хмелева и др., 1997; Сальников, Суханов, 2000]. В ходе эмбриогенеза икринки меняют цвет от оранжевого до желтого и затем — серого [Ling, 1969].

Выклев личинок (зоа) происходит в течение 1–3 дней. Для зоа I характерно разделение на головогрудь и сегментированное брюшко, причем последний сегмент брюшка еще не отделен от тельсона. Глаза — стебельчатые и относительно большие (см. рис. 9.2).

Личиночный период проходит в эстуариях [Sherif, Lacques, 1996]. В пресной воде личинки могут находиться не более пяти суток [Eble, 1979; Tinh, 1996]. Оптимальная соленость воды для личинок — 12–14‰, для молоди и взрослых креветок — 0–8‰, хотя последние толерантны к этому фактору и могут успешно развиваться при солености 0–30‰. Для личинок температура воды ниже 18 °C и выше 34 °C летальна; для взрослых — ниже 13 °C и выше 37 °C, хотя питание и рост прекращаются уже при температуре ниже 18 °C [Ling, 1967; Mires, 1983; Rao, 1991; Wickins, Lee, 2002]. Летальная концентрация нитритов для личинок — более 13 мг/л, для взрослых — более 15,4 мг/л нитритов и 160 мг/л нитратов [New, Valenti, 2000]. Последняя личиночная линька проходит с метаморфозом. Появившиеся в результате послеличинки ведут донный образ жизни.

В естественной среде смертность личинок достигает 99% [New, Valenti, 2000]. Основные причины смертности: низкое качество воды, резкие колебания солености, болезни, хищники-планктофаги, недостаток корма и др. [Хмелева и др., 1997; Wickins, Lee, 2002].

Послеличиночной (ювенильный) период *Postlarval (juvenile) period*

Д. Алстон и С. Сампайо [Alston, Sampaio, 2000] называют этот период периодом ранней молоди («young» juveniles). В этот период креветки имеют размер от 7 до 10 мм и вес от 6 до 9 мг. По своему строению и образу жизни послеличинки мало отличаются от взрослых особей. Они обладают высокой толерантностью к температуре и солености воды [Хмелева и др., 1997]. Морфологическое строение послеличинок приспособлено к бентосному образу жизни. Несмотря на это, в первые дни после метаморфоза, особенно ночью, они ведут пелагический образ жизни [Eble, 1979]. После перехода к донному образу жизни послеличинки питаются мелким бентосом, детритом, растительными и животными остатками. В среднем, при оптимальных условиях среды, послеличинки в течение 2-х месяцев достигают массы 0,5 г и длины 50–60 мм [New, Singholka, 1985; Сальников, Суханова, 2000]. Послеличинки, в отличие от личинок, плавают за счет движения плеопод вперед рострумом, спинная часть тела находится вверх. Они могут совершать быстрые перемещения, резко сокращая мускулатуру брюшка. В естественной среде они начинают мигрировать вверх по течению рек. Молодь плывет против быстroteкущих потоков или ползет по каменистому дну.

Гигантская пресноводная креветка никогда не зарывается в песок и не роет нор, а прячется в убежищах или в тени предметов. Питается и проявляет активность преимущественно в сумеречное и ночное время, днем — малоподвижна. Пищевое поведение можно разделить на три этапа: повышенная поисковая активность антеннул и клеш-

ней; перемещение к источнику пищи; контакт и опробование пищи. Креветки — полифаги, способные питаться как живым, так и неживым кормом [Бардач и др., 1978]. Так, в дельте р. Пурари (Новая Гвинея) гигантская пресноводная креветка питается ракообразными, моллюсками, высшей водной растительностью; на рисовых полях Индии в ее желудке обнаружены рисовые зерна, песок, детрит; в водоемах Таиланда ее рацион состоит из личинок насекомых, мелких ракообразных, растительного и животного детрита [Ling, 1967; Rao, 1967; Frusher, 1983].

Рост креветок, как и у остальных представителей Decapoda, происходит ступенчато, после линьки, при смене панциря. Процесс линьки занимает несколько минут: старый панцирь лопается между грудью и брюшком, креветка резко изгибается, двумя передними переподами стягивает панцирь с головогруды и освобождает брюшко [New, Valenti, 2000]. Сброшенный экзuvia частично или полностью поедается для восполнения кальция и других необходимых веществ. После линьки, пока покровы не затвердели, креветка некоторое время не питается и остается в укрытии. Линька — критический момент в жизненном цикле креветок: именно в этот момент происходит максимальная смертность [Владовская и др., 1989; Kwon, 1982]. При линьке часто теряются одна или обе клешни, что усугубляет беззащитность перелинявшей особи.

Промежутки между линьками варьируют в зависимости от возраста особи, питания, температуры, жесткости воды и т.д. [Tinh, 1996]. Например, при температуре воды 27–28 °C ювенильные креветки длиной 4–6 см линяют через 6–11 дней, длиной 7–9 см — через 13–15 дней, взрослые особи — через 26–93 дня [Сальников, Суханова, 2000]. Частота линек возрастает под воздействием гормонов, выделяемых в воду перелинявшими креветками, что вызывает частичную синхронизацию линек [Eble, 1979; Сальников, Суханова, 2000]. Взрослые самки обычно линяют не менее 10 раз в год, причем 4–5, а иногда 7 линек бывают репродуктивными [Hague, 1980].

Таким образом, самые уязвимые стадии в онтогенезе гигантской пресноводной креветки — личиночные. В личиночный период креветка наиболее стенобионтна, а ее смертность наиболее высока за весь онтогенез.

Методами аквакультуры, за счет создания оптимальных условий развития, возможно увеличить реализацию биопродукционного потенциала вида.

Глава 10 Краткая история аквакультуры

Chapter 10 Brief overview of aquaculture history

Гигантская пресноводная креветка является одним из наиболее высокоценных деликатесных продуктов. Мясо имеет диетическую ценность — содержит до 35% легко усвояемого белка, а панцири широко применяются в медицине [Червяков, 1991]. Кроме того, креветок используют для приготовления различных пищевых добавок, а также как важный компонент искусственных кормов в аквакультуре [Сальников, Суханова, 2000; Eble, 1979; Sherif, Lacques, 1996].

Культивирование пресноводных креветок начато в 50-х годах прошлого века в странах Юго-Восточной Азии. Основной предпосылкой интенсификации культивирования пресноводных креветок явился недостаток природных запасов для удовлетворения непрерывно растущего спроса. При этом, в последние 30 лет цены Мирового рынка на продукцию из креветок остаются стабильно высокими [New, Valenti, 2000; FAO, 2004]. На фоне стабильных уловов (рис. 10.1), отмечен резкий рост мирового производства *M. rosenbergii* методами аквакультуры: с 18 тыс. т в 1995 г. до 180 тыс. т в 2001 г. (рис. 10.2). Ожидается дальнейший рост производства креветок методами аквакультуры, по прогнозу ФАО в 2010 г. оно достигнет 400 тыс. т [FAO, 2004].

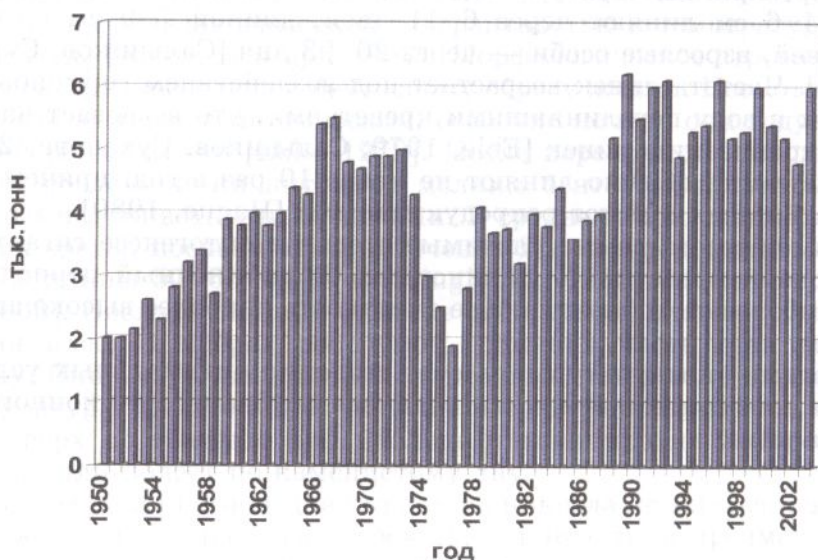


Рис. 10.1. Мировой вылов *M. rosenbergii* [FAO, 2004]

Fig. 10.1. World catch of *M. rosenbergii* [FAO, 2004]

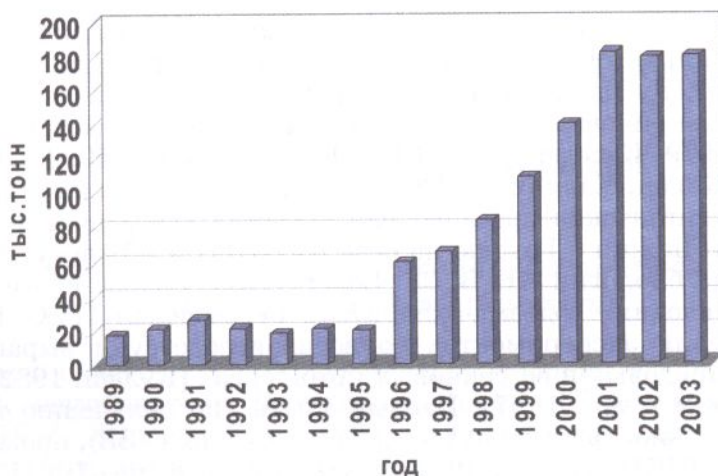


Рис. 10.2. Мировое производство *M. rosenbergii* методами аквакультуры [FAO, 2004]

Fig. 10.2. World production of *M. rosenbergii* by aquaculture methods [FAO, 2004]

В 90-х годах прошлого века в производстве пресноводных креветок лидировал Китай — 58% от общего производства. В 2002 г. первые два места заняли Индия и Тайвань [Wickins, Lee, 2002]. Пресноводные креветки выращиваются в промышленных масштабах также в Малайзии, Таиланде, Вьетнаме, на Гавайских островах и во многих других странах [Багров, 1989; Владовская, 1989; Суханова, 1999]. Из Европейских стран лишь Франция выращивает заметное количество креветок — 75 т в год [New, Valenti, 2000].

Первоначально выращивание гигантской пресноводной креветки проводилось исключительно пастбищным методом в отгороженных, хорошо прогреваемых водоемах [Хмелева и др., 1988; Marques, 2000]. В последние десятилетия проведено множество исследований, касающихся разведения и выращивания пресноводных креветок, благодаря чему аквакультура вышла на значительно более высокий уровень с применением интенсивных методов и прогрессивных технологий [Eble, 1979; Adisukresno et al., 1982; Sakthivel, 1987; New, Valenti, 2000; Wickins, Lee, 2002; Coyle et al., 2003].

Культивирование креветок все более распространяется в странах с умеренным и субтропическим климатом (США, Япония, Англия и Россия), где выращивание начинается в контролируемых условиях и затем продолжается в открытых водоемах [New, Valenti, 2000; FAO, 2000]. Применение современных интенсивных технологий позволяет добиваться урожайности около 3 т/га [Wickins, Lee, 2002]. Особенно перспективно, в условиях умеренного климата, выращивание креветок в подогретых водах водоемов-охладителей и в поликультуре с раз-

личными видами рыб, например с канальным сомом, тилапией и лещом (США, Израиль) [Eble, 1979; Суханова, 1999; Хмелева и др., 1997; New, Valenti, 2000; Дубов, Хорошко, 2002]. Возможно также выращивание креветок в бассейновых комплексах с замкнутой системой водоснабжения [Eble, 1979; Киселев и др., 1994; Ковачева и др., 1999; Степанов и др., 2000; Жигин, Калинин, 2000; Ковачева, 2001; Жигин и др., 2004].

В СССР гигантская пресноводная креветка впервые была завезена в 1980 г. из Японии в Грузию на базу ЮгНИРО и в Белоруссию на базу Института биологии АН БССР. Белорусские ученые провели исследования в условиях водоема-охладителя Березовской ГРЭС. Были поставлены серии экспериментов по воспроизводству и выращиванию креветок в прудовых и бассейновых комплексах [Кулеш, 1982; Кулеш, 1986; Хмелева и др., 1997]. Первые опыты, по получению товарных креветок в установках замкнутого водоснабжения (УЗВ), проведены сотрудниками ВНИИПРХа в 1991 году [Киселев и др., 1994]. Позднее исследовали возможности выращивания гигантской креветки в рыбноводных прудах Астраханской области в поликультуре с различными видами рыб [Сальников, Суханова, 2000].

Холодные климатические условия России требуют обязательного применения замкнутых систем для содержания производителей гигантской пресноводной креветки в зимнее время, проведения нереста, инкубации и выращивания личинок в теплой морской солоноватой воде. Культивирование ювенильных особей до товарного размера в России осуществляется по трем основным направлениям:

- в бассейнах с замкнутым циклом водоснабжения;
- в открытых прудах южных областей России при естественных климатических условиях;
- в прудах, садках и бассейнах на теплых водах энергетических объектов.

В России технология выращивания гигантской пресноводной креветки в целом разработана [Сальников, Суханова, 2000]. Однако в настоящий момент препятствием для расширения работ по культивированию креветок является отсутствие биотехники получения жизнестойкого посадочного материала на различных стадиях онтогенеза (для креветочных хозяйств разного типа) в промышленных масштабах. Развитие аквакультуры может быть достигнуто за счет оптимизации условий выращивания креветок как на ранних стадиях онтогенеза, так и взрослых особей, путем решения ряда биотехнических вопросов, связанных с каннибализмом, плотностями посадки, кормлением и др.

При всех типах культивирования гигантской пресноводной креветки, биотехника включает следующие основные этапы:

- формирование и содержание маточного стада;
- инкубирование икринок, выращивание личинок до метаморфоза;
- выращивание послеличинок до получения жизнестойкого посадочного материала;
- выращивание молоди до товарного размера.

Глава 11 Маточное стадо, эмбриональный период

Chapter 11 Brood stock, embryonic period

11.1. Формирование и содержание маточного стада 11.1. Brood stock management

В России маточное поголовье первоначально сформировано из креветок, завезенных из Вьетнама и Японии [Хмелева и др., 1988; Кулеш, 1996; Хмелева и др., 1997]. В наших экспериментах работы проводили с гигантской пресноводной креветкой, производители которой были завезены из Вьетнама в 1994 г. Автономная замкнутая система водообеспечения, для содержания производителей, была смонтирована по заказу Госкомрыболовства (ВВЦ, г. Москва) [Степанов и др., 2000], рис. 5. Оптимизация условий содержания самок и самцов в бассейнах с замкнутым циклом водообеспечения была достигнута за счет регулирования гидрохимических параметров среды и внесения в установки объемного субстрата для укрытия креветок, что увеличивало выростную площадь с 5,8 до 30 м².

Формирование маточного стада производили из выращенных нами половозрелых особей с неповрежденных переоподами, типичной пигментацией карапакса и у самцов — клешней (имеющих синий цвет). Масса самок составляла 15–30 г (85–150 мм), самцов — 40–80 г (165–225 мм). В маточном стаде поддерживали, рекомендованное многими авторами в качестве оптимального, соотношение самцов и самок — 1:4 [Malecha, 1983; Sandifer, Smith, 1985; Tinh, 1996]. Так как S.R.Malecha [1983] отмечал замедление генеративного роста у содержащихся отдельно от самцов самок, в наших экспериментах особей обоих полов содержали совместно. После оплодотворения икринок, самок помещали в отдельную емкость (рис. 11.1).



Рис. 11.1. Самка *M. rosenbergii* сразу после оплодотворения (ВНИРО)

Fig. 11.1. *M. rosenbergii* female right after mating (VNIRO)

В ходе инкубации поддерживали оптимальные фоторежим — 12:12 (свет:темнота) и освещенность — 500–1000 лк [New, Singhol-ка, 1985].

Выживаемость самок после завершения эмбриогенеза составила 75–90%.

11.2. Эмбриональный период

11.2. Embryonic period

При температуре воды 26–28 °С в контролируемых условиях замкнутого цикла водообеспечения, эмбриональный период развития составлял 18–20 суток (486–540 градусо-дней). Сходную продолжительность эмбрионального периода, при исследованной нами температуре, получили другие ученые в условиях тропиков [Tinh, 1996] и при замкнутом цикле водообеспечения [Ling, 1967; Liao, 1986].

В наших экспериментах икринки приобретали серый оттенок на 15–17 сутки с момента оплодотворения (рис. 11.2). В этот момент (2–3 суток до начала выклева) самок помещали в емкости для доинкубирования и выклева личинок.



Рис. 11.2. Изменение цвета икринок *M. rosenbergii* при созревании (фото Takuji Fujimura, по New, Valenti, 2000)

Fig. 11.2. Eggs color change during the embryonic period of *M. rosenbergii* (photo by Takuji Fujimura, after New, Valenti, 2000)

Соленость воды поднимали от 0 до 12–14‰. Солоноватая вода является естественной средой обитания личинок в природных условиях и оказывает также дезинфицирующее действие на эмбрионов и личинок при выращивании в искусственных условиях [Ling, 1967; Mires,

1983; New, Singholka, 1985; Tinh, 1996; Wickins, Lee, 2002]. В наших экспериментах выживаемость составила 90–95%.

Непосредственно перед вылуплением, самка низко склоняла голову, резким движением плеоподов поднимала волну воды и, тем самым, наносила гидроудар по икринкам. Это способствовало активизации движения эмбрионов, разрыву яичевой оболочки и выклеву личинок, который продолжался 1–2 суток. После выклева личинок, самок из выростных емкостей отсаживали обратно к самцам.

Через 2–3 суток после выклева самки обычно линяли. Некоторые самки сразу после линьки откладывали икринки следующего поколения, у других в интервале между кладками происходило две и более линек. При наших условиях культивирования, креветки выметывали новую порцию яиц через 10–35 суток после выклева личинок предыдущей кладки. И. Уно [Uno, 1971] отмечает сходные особенности периодичности размножения для восточной креветки (*M. nipponense*).

Глава 12 Личиночный период

Chapter 12 Larval period

12.1. Особенности морфологии и поведения **12.1. Morphological and behavior features**

При разработке технологии выращивания гигантской пресноводной креветки, как и для камчатского краба, важное значение имеет периодизация раннего онтогенеза и точная идентификация стадий развития. Первоначально в личиночном периоде выделяли 8 стадий [Ling, 1969]. После изучения метаморфоза личинок в искусственных условиях, при различных сочетаниях температуры и солености, японские ученые пришли к выводу, что личиночное развитие состоит из 11 стадий [Uno, Kwon, 1969; Kwon, 1982]. Морфологические особенности личинок гигантской пресноводной креветки на различных стадиях развития описаны И.Уно и С.Квон [Uno, Kwon 1969] (табл. 12.1, рис. 12.1).

Таблица 12.1. Морфологические признаки *M. rosenbergii* на ранних стадиях онтогенеза [по: Uno, Kwon, 1969]

Table 12.1. Morphological features of *M. rosenbergii* early ontogeny stages [after Uno, Kwon, 1969]

Стадии	Признаки
I	Крупные сидячие глаза (рис. 12.1 I)
II	Появление стебельчатых глаз (рис. 12.1 II)
III	Появление уropода, задний край тельсона широкий, двулопастной (рис. 12.1 III)
IV	Появление двух дорзальных зубцов на роструме (рис. 12.1 IV)
V	Тельсон принимает более узкую и вытянутую форму (рис. 12.1 V)
VI и VII	Появление несегментированных зачатков плеоподов. Плеоподы состоят из экзо- и эндоподита и не несут щетинок (рис. 12.1 VI, VII)
VIII	Плеоподы подразделены на членики и несут щетинки (рис. 12.1 VIII)
IX	Эндоподиты плеопод несут многочисленные щетинки (рис. 12.1 IX)
X	На дорзальном крае рострума появляются 3–4 хорошо выраженных шипика (рис. 12.1 X)
XI	Половина дорзального края рострума покрыта шипиками (рис. 12.1 XI)
После-личинка	Рострум несет шипики и по дорзальному, и по вентральному краям. Способ движения и поведение соответствуют взрослой особи

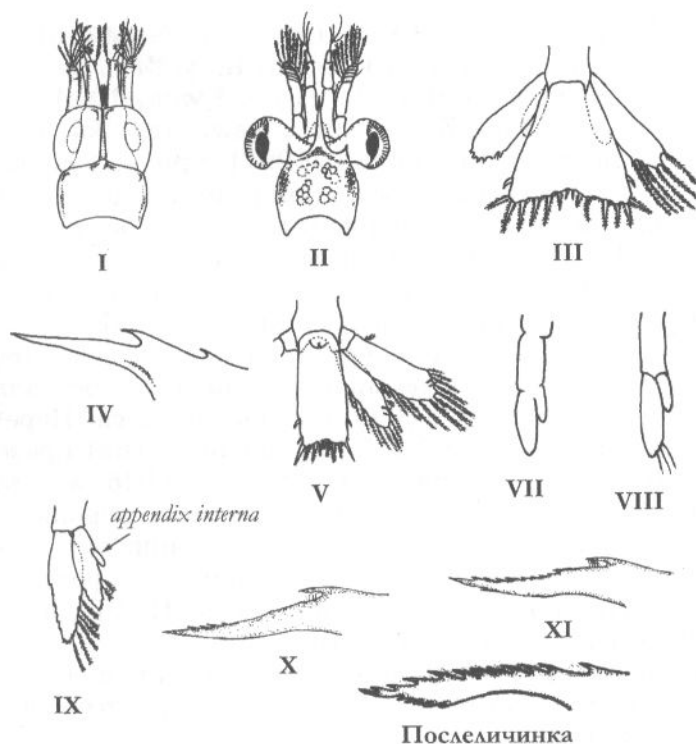


Рис. 12.1. Морфологические признаки гигантской пресноводной креветки на ранних стадиях развития [по: Uno, Kwon, 1969]

Fig. 12.1. Morphological features of giant freshwater prawn early stages (after Uno, Kwon, 1969)

Примечание: римскими цифрами обозначены стадии
Notation: Roman numbers mark stages

Как личинки многих декапод, зоэа креветок ведут планктонный образ жизни и все время находятся в толще воды. Только во время линьки личинки опускаются на дно. Они передвигаются путем резких вертикальных движений, головой вниз. Такая ориентация во время движения, в первую очередь, обусловлена массивностью головы по сравнению с остальными частями тела личинки [Ling, 1967].

12.2. Развитие и пост 12.2. Development and growth

Средняя продолжительность развития планктонных личинок до послеличинки, по нашим данным, составляет 30–36 суток. При этом первые послеличинки выклевываются на 26–27-е сутки с момента

вылупления [Ковачева и др., 1999]. По наблюдениям других авторов, продолжительность личиночного развития у *M. rosenbergii* может быть и больше — от 35 до 50 суток [Uno, Kwon, 1969; Kibria, 1981; Diaz, Kasahara, 1987; Uno, Kwon, 1969; New, Singolka, 1985]. По данными Н.Н. Хмелевой с соавторами [1997], при выращивании личинок этого вида в искусственной морской воде, продолжительность периода составила 29–55 сут. Следовательно, термостатирование воды на уровне 28–31 °С, в использованных нами установках замкнутого цикла, позволило сократить продолжительность личиночного периода максимально на 29 суток [Ковачева и др., 1999].

Динамика роста личинок в наших экспериментах отражена на рис. 12.2. На первой стадии развития длина тела составляла в среднем $2,3 \pm 0,014$ мм, при $0,025 \pm 0,009$ мг сырого веса. Перед метаморфозом в послеличинку (зоа XI, 34 сутки развития) креветка имела длину $7,9 \pm 0,023$ мм, при среднем весе $7,1 \pm 0,036$ мг. Зависимость длины тела личинки от времени выращивания, хорошо аппроксимируется формулой: $L = 0,188T + 1,54$, где L — длина тела, мм; T — количество дней после вылупления (коэффициент корреляции — 0,98).

По данным И. Уно и С. Квон [Uno, Kwon, 1969], длина зоа I составляет 1,92 мм, зоа XI — 7,73 мм.

Следовательно, нами получено не только сокращение личиночного периода развития гигантской пресноводной креветки, но и одновременное ускорение роста.

Каждая из стадий развития проходит за 1–4 суток. Однако линьки отдельных особей не синхронны. Соотношение различных стадий, в зависимости от возраста личинок, полученное в наших экспериментах, приведено в табл. 12.2.

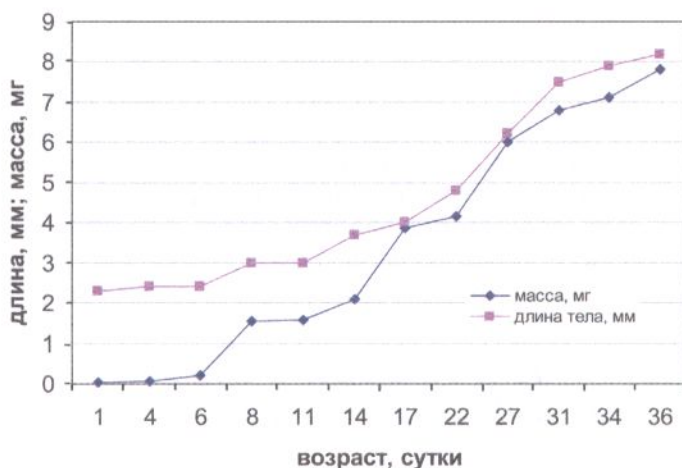


Рис. 12.2. Рост личинок *M. rosenbergii*

Fig. 12.2. Growth of *M. rosenbergii* larvae

Таблица 12.2. Продолжительность и синхронность
развития личинок *M. rosenbergii*

Table 12.2. Duration and synchrony of *M. rosenbergii* larvae development

Сутки после вылупления	Стадии	Доля личинок на каждой стадии развития, %
1	1	100
2	1; 2	40; 60
4	2; 3	40; 60
6	4; 5	70; 30
8	4; 5	20; 80
11	5; 6; 7; 8	4; 61; 26; 9
14	7; 8	87; 13
17	8; 9	80; 20
22	8; 9; 10	6; 87; 7
27	8; 9; 10; 11; Пл*	4; 32; 47; 13; 4
31	9; 10; 11; Пл	20; 40; 36; 4
34	9; 10; 11; Пл	4; 14; 68; 14
36	10; 11; Пл	2; 18; 80

* Послеличинка, Postlarvae

Наибольшая асинхронность линек наблюдается на 27–36 сутки, когда происходит метаморфоз первых личинок в послеличинок. Так, первые послеличинки появлялись на 27-е сутки после вылупления. На 34-е сутки доля послеличинок составила 68% от всех особей, и лишь на 36-е сутки — 80%. Асинхронность линек вызывает усиление каннибализма, который является основной причиной смертности (рис. 12.3). За личиночный период, выживаемость в контролируемых условиях замкнутого цикла водообеспечения при плотности посадки 100 шт./л, составила в среднем 52% при варьировании в разных емкостях от 45 до 60%.

По литературным данным, выживаемость личинок *M. rosenbergii* в рециркуляционной системе при солености 12‰ и температуре 28 °C составляет 30–60% [Wickins, Lee, 2002]. При уменьшении плотности посадки до 30–50 шт./л, выживаемость личинок увеличивается до 50–70% [Karplus, Hulata, 1986; Zamora, 1988]. Однако низкая плотность посадки снижает рентабельность хозяйств в условиях замкнутого цикла водообеспечения. При пастбищном разведении креветок в эстуариях и отгороженных участках моря, во Вьетнаме выживаемость личинок также составляет 30–70% при продолжительности

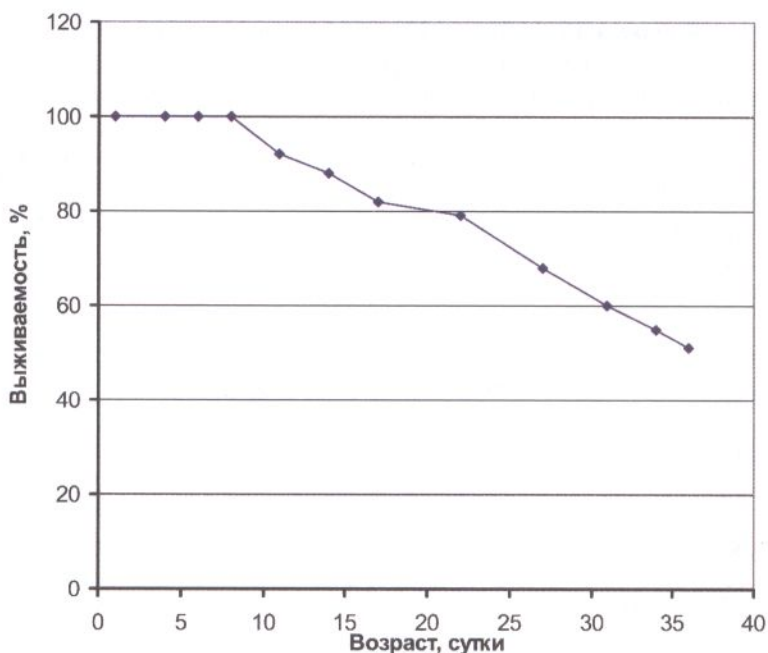


Рис. 12.3. Выживаемость личинок *M. rosenbergii*

Fig. 12.3. Survival rate of larvae *M. rosenbergii*

личиночного периода 34–36 суток и плотности посадки 70 шт./л [Tinh, 1996, New, Valenti, 2000].

Наши результаты близки к приведенным выше и свидетельствуют, что в условиях замкнутого цикла водообеспечения в I рыбоводной зоне России возможно выращивание личинок гигантской пресноводной креветки при высокой плотности посадки с хорошей выживаемостью.

Дальнейшее повышение выживаемости при сохранении высокой плотности посадки возможно за счет синхронизации линек личинок в искусственных условиях. Большинство ученых сходится в том, что данному направлению исследований должно быть уделено основное внимание в будущем [Adisukresno et al., 1982; Kwong, 1984; Body, Murai, 1986; Karplus, Hulata G., 1986; Ковачева и др., 1999; Coyle et al., 2003].

Уменьшение выживаемости личинок креветок в естественных и искусственных условиях выращивания происходит также за счет заболеваний, возникающих при ухудшении качества среды выращивания, развития эпibiонтов (бактерий, водорослей, простейших), несоблюдения биотехнологических норм выращивания [Brock, 1983; Colorni, 1985; Nash, 1987, 1988; Sakthivel M., 1987; New, Valenti, 2000; Wickins, Lee 2002; Al-Harbi Ahmed, 2003].

В наших экспериментах, при выращивании личинок в контролируемых условиях установок с замкнутым циклом водоснабжения на искусственной морской воде, заболеваемость креветок практически отсутствовала.

12.3. Корма и кормление

12.3. Feeds and feeding

Личинки гигантской пресноводной креветки не способны к активному преследованию жертв и могут захватывать лишь те объекты, которые соприкасаются с ними [Eble, 1979]. В этой связи, наиболее приемлемым кормом являются науплиусы ракообразных и другой мелкий зоопланктон [Hunte, 1980; Hague, 1980; Mires, 1983; Adisukresno et al., 1982; New, Valenti, 2000 и др.]. Кроме того, личинки могут потреблять взвешенные частицы детрита [Sundifer, Smith, 1985]. Личинки 1-ой стадии питаются эндогенно, на последующих стадиях они переходят на экзогенное питание [Colorni, 1985]. По собственным и литературным данным, личинки начинают питаться уже на второй день после выклева (вторая стадия зоеа) [New, Singholka, 1985; Ковачева, 2001; New, Valenti, 2000].

Для оптимизации технологии культивирования гигантской пресноводной креветки в замкнутой системе водообеспечения, автором была разработана, испытана и запатентована оригинальная методика кормления личинок [Ковачева, 2001]. Суть метода заключается в том, что личинок и послеличинок кормили науплиями артемии в возрасте 12–24 ч и яичной смесью, приготовленной из вареного яйца и сухого молока в соотношении 1:2. Состав и размер частиц пищи, а также режим кормления меняли в зависимости от стадии развития креветок.

Схема кормления и количество корма по типам и стадиям развития представлены в таблице 12.3. В контрольном эксперименте личинок кормили только науплиями *Artemia sp.* в концентрации 150 шт./особь, без учета возраста личинок.

При кормлении, концентрацию науплиев артемии постепенно увеличивали, начиная с 50 шт./особь на II стадии, 100 шт./особь на III–V стадиях и заканчивая 200 шт./особь от IX стадии до послеличинки. Личинкам III–XI стадий и послеличинкам, в дополнение к науплиям артемии, давали яичную смесь. Размер частиц яичной смеси постепенно увеличивали: на III–V стадиях он составлял 300–500 мкм; на VI–VIII — 500–700 мкм; на IX и у послеличинок — 900–1200 мкм [Ковачева, 2001]. При применении нового метода кормления, средняя выживаемость личинок составила 52%, длина — 7,9 мм, вес — 7,1 мг. В контрольном эксперименте выживаемость составила 25%, длина — 6,8 мм, вес — 6,5 мг.

Таблица 12.3. Схема дифференцированного кормления личинок *M. rosenbergii*

Table 12.3. The scheme of differential feeding of *M. rosenbergii* larvae

Стадии развития	К-во науплий <i>Artemia</i> sp., шт./особь	Количество яичной смеси, мг/особь	Размер частиц яичной смеси, мкм	Режим кормления	
				<i>Artemia</i> sp., раз/сутки	Яичная смесь раз/сутки
II	50	—	—	4	—
III–V	100	0,5–2,5	300–500	3	1
VI–VIII	150	2,5–4,5	500–700	2	2
IX—после-личинки	200	4,5–12,0	900–1200	3	2

В разработанных ранее методах культивирования молоди креветок — в основном проводилась оптимизация температуры и гидрохимических параметров водной среды, а также предпринимались попытки совместного культивирования креветок, зоо-, фитопланктона и рыб. Так, например, в работе Д. Степанова с соавторами [1996] при совместном выращивании личинок гигантской пресноводной креветки с зоопланктоном, фитопланктоном и аквариумной рыбой, в условиях замкнутого цикла водообеспечения, была задана недостаточная для полноценного питания личинок концентрация зоопланктона — 5 шт./л. Выживаемость личинок в работе не указывается, что не позволяет оценить эффективность предлагаемого метода выращивания.

В некоторых товарных хозяйствах для выращивания личинок используют чистую и, так называемую, «зеленую» воду — с высоким содержанием фитопланктона (около 1 млн. клеток на литр) [Mires, 1983; Pavel, 1986]. Для развития фитопланктона (преимущественно хлореллы) в воду добавляют удобрения: суперфосфат, мочевины, карбамид и комплексные (азот, фосфор, калий) минеральные удобрения. Личинки креветок не могут переваривать фитопланктон, даже если заглатывают его. Но водоросли могут служить пищей науплиям артемии, которыми, в свою очередь, питаются личинки креветок [Сальников, Суханова, 2000]. Использование в культивировании «зеленой» воды увеличивает выход послеличинок на 10–20% [Body, Murai, 1986]. Однако при таком методе затруднено поддержание параметров среды на оптимальном уровне. В частности, pH может возрасти до 10–10,5 (для личинок летальное значение pH составляет 9,5). Поэтому ряд хозяйств переведен на смешанные системы водоснабжения (смесь свежей и «зеленой» воды) [Shokita, 1985]. По данным М. В. Нью [New, 1995], для креветочных хозяйств с замкнутым

типом водообеспечения за биотехническую норму принимается получение, после завершения личиночного периода развития, плотности 10–20 шт./л, в проточной системе в Бразилии — 50 шт./л [New, Valenti, 2000]. При нашем методе, плотность послеличинок в замкнутой системе водообеспечения составляла 52 шт./л.

Таким образом, разработанный нами новый метод может быть использован при индустриальном выращивании гигантской пресноводной креветки. Целесообразность применения метода на практике доказывают более высокие показатели выживаемости, роста креветок, плотности посадки при одновременном сокращении продолжительности развития, чем при использовании известных методик.

Глава 13

Выращивание послеличинок до товарного размера

Chapter 13

Growing of postlarvae up to market size

13.1. Общая характеристика развития и роста

13.1. General characteristics of development and growth

Длина тела у только что перелинявших послеличинок составляла $8,34 \pm 0,05$ мм, вес — $7,81 \pm 0,94$ мг. Для предотвращения каннибализма на 34-е сутки с момента выклева послеличинок переносили в отдельные емкости, в которых в течение 10–12 часов проводили распреснение воды. При разделении использовали различия в поведении — личинки плавают в толще воды, послеличинки ведут донный образ жизни.

Подращивание послеличинок производили в течение 30–45 суток при постепенном снижении плотности посадки. В первую неделю выращивания плотность посадки послеличинок составляла 5000 шт./м². Для снижения каннибализма на второй неделе, производили сортировку по размеру и уменьшали плотность посадки до 2000 шт./м². На третьей неделе производили повторную сортировку с уменьшением плотности посадки до 500 шт./м². В первую неделю послеличинок кормили науплиями артемии и яичной смесью 5 раз в сутки (см. табл. 12.3). Со второй недели и до конца послеличиночного периода в рацион включали рыбный фарш. Старших послеличинок кормили 4 раза в сутки. Суточный рацион в начале послеличиночного развития составлял 100% массы тела. Затем, к 45 суткам развития его постепенно снижали до 15%. Выживаемость послеличинок составила 78%, вес в конце послеличиночного периода варьировал от 0,08 до 0,20 г, длина — 18–25 мм. В контрольном варианте при плотности посадки 5000 шт./м², без сортировки и уменьшения плотности посадки, на 45-е сутки получили молодь с весом особей от 0,01 до 0,10 г, длиной от 11 до 20 мм, выживаемость составила 40%.

В Центре новых Акватехнологий (Израиль), при выращивании гигантской пресноводной креветки в установках с замкнутой системой водообеспечения при плотности посадки послеличинок 25 шт./м² (в 20–200 раз меньше использованной нами) и температуре воды 28–32 °C (на 1–2 градуса выше, чем в наших экспериментах), средний вес послеличинок перед метаморфозом составлял 0,05 г (0,03–0,07) [Karplus, Hulata, 1990].

Плотность посадки является доминирующим фактором, воздействующим на рост и выживаемость гигантской пресноводной креветки

в аквакультуре, независимо от способов выращивания [Dugan et al., 1975; Ra'anani, Cohen, 1984a, b; Sandifer, Smith, 1985; Karplus, Hulata, 1986; Кулеш, 1996; Алехнович, Кулеш, 2003 и др.]. В.Ф.Кулеш [1996] рекомендует при культивировании послеличинок создавать плотность посадки не превышающую 200 шт./м². При такой плотности посадки, выживаемость составляет 60–80%, что, при большей плотности содержания в 2,5–25 раз, близко к полученному нами результату.

13.2. Влияние температуры на развитие молоди *13.2. The effect of water temperature on the juveniles' development*

При выращивании креветок рекомендуется использовать температуру 26–30 °С. Диапазон переносимых температур составляет 15–37 °С [New, Singholka, 1985; Сальников, Суханова, 2000]. Целью нашего эксперимента было определение более узкого диапазона температур, при которых наилучшим образом сочетаются скорость роста, энергозатраты и выживаемость. Эксперименты на молоди в возрасте 95 суток с момента выклева (62 дня после метаморфоза личинок) проведены в аквариальном комплексе ВНИРО, в установках с замкнутым циклом водообеспечения.

Максимальный среднесуточный прирост был отмечен при температуре выращивания от 30,1 до 32,0 °С. Выживаемость при такой температуре также была близка к максимальной — 85,2%. В результате, в данном варианте опыта, получена максимальная конечная биомасса.

При температуре 28,1–30,0 °С за счет хорошей выживаемости и средних показателей роста, конечная биомасса составила 94,0 г и была второй по величине.

Наилучшая выживаемость (90,4%) отмечена при низкой температуре выращивания молоди (от 26,1 до 28,0 °С). Сокращение смертности при низкой температуре происходило за счет уменьшения частоты линек и, соответственно, ослаблении каннибализма. В то же время, суточный прирост в этих температурных условиях был минимален — 1,8 мг, что привело к снижению конечной биомассы до 60,8 г (табл. 13.1).

При повышенной температуре воды (32,1–34,0 °С) частота линек увеличивалась, что усиливало смертность от каннибализма. Возрастала также двигательная активность. В результате дополнительных энергозатрат на движение, показатели роста были хуже, чем в предыдущем температурном диапазоне. Это привело к низкой конечной биопroduкции.

Таблица 13.1. Влияние температуры воды на выживаемость и рост молоди *M. rosenbergii*

Table 13.1. The effect of water temperature on the juveniles' survival and growth rate *M. rosenbergii*

Показатели	Температура, °C			
	26,1–28,0	28,1–30,0	30,1–32,0	32,1–34,0
Среднесуточный прирост, мг	1,8	5,5	8,7	6,6
Выживаемость, %	90,4	82,8	85,2	66,0
Конечная биомасса, г	60,8	94,0	102,2	72,6

Таким образом, для выращивания молоди гигантской пресноводной креветки, в качестве оптимального, можно рекомендовать диапазон температур 30,1–32,0 °C. Температуру воды 28,1–30,0 °C можно считать допустимой для эффективного выращивания. Снижение или повышение температуры воды относительно указанных выше диапазонов приводит к ухудшению показателей выращивания [Лебедев и др., 2004; Жигин и др., 2004].

13.3. Влияние начального размера молоди на рост и созревание

13.3. The effect of the initial juvenile size on the growth and maturation

Асинхронность линек приводит к значительным различиям в индивидуальных показателях роста. Так, после 107 суток выращивания с момента выклева (75 суток после метаморфоз личинок), при плотности посадки 500 шт./м² нами была получена молодь длиной от 4,19 до 6,16 см. Для определения значения фактора начального веса, для дальнейшего роста креветок после проведения сортировки молоди в возрасте 107 суток с момента выклева, нами были сформированы 4 группы со средним весом 0,40 (I), 0,80 (II), 1,15 (III) и 3,09 (IV) г (рис. 13.1, 13.2; табл. 13.2). Рост креветок до товарного размера, в зависимости от плотности посадки и массы посадочного материала, исследовали в замкнутых системах водообеспечения в трех бетонных бассейнах (ВВЦ, размер 2,30×2,30×1,00 м) и одном акватроне из оргстекла (размер 3,00×0,73×0,45 м). Эксперимент продолжили в течение 125 суток. Самые мелкие креветки обладали наименьшей выживаемостью. После гибели на 69 сутки эксперимента свыше 50% особей этой группы, рассматриваемый вариант опыта прекратили.

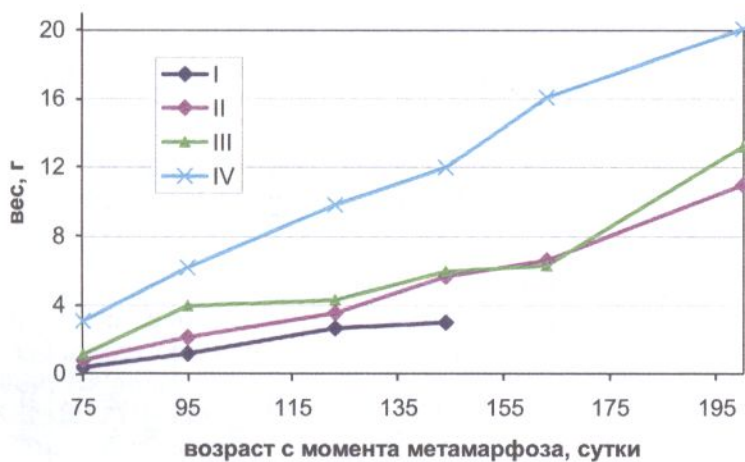


Рис. 13.1. Динамика весового роста креветок в искусственных условиях при различном начальном весе

Fig. 13.1. Weighted growth dynamics of prawns in artificial conditions with different initial size

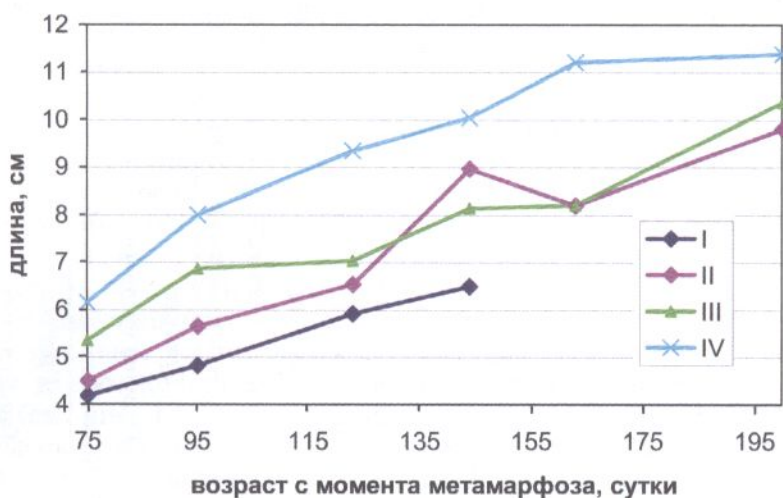


Рис. 13.2. Динамика линейного роста креветок в искусственных условиях при различной начальной длине

Fig. 13.2. Linear growth dynamics of prawns in artificial conditions with different initial size

Таблица 13.2. Рост молоди *M. rosenbergii* в зависимости от начального размера
 Table 13.2. Growth of the *M. rosenbergii* juveniles depending on the initial size

Возраст с момента метаморфоза, сутки	Математические параметры	Варианты							
		I		II		III		IV	
		Вес, г	Длина, см	Вес, г	Длина, см	Вес, г	Длина, см	Вес, г	Длина, см
75	<i>Среднее</i>	0,40	4,19	0,80	4,51	1,15	5,37	3,09	6,16
	Ошибка среднего	0,028	0,092	0,056	0,097	0,069	0,097	0,164	0,173
	Количество измерений	10	10	10	10	10	10	10	10
95	<i>Среднее</i>	1,20	4,83	2,14	5,66	3,97	6,87	6,20	8,01
	Ошибка среднего	0,17	0,13	0,16	0,07	0,40	0,23	0,80	0,40
	Количество измерений	13	13	11	11	14	14	8	8
123	<i>Среднее</i>	2,68	5,93	3,56	6,54	4,31	7,04	9,83	9,35
	Ошибка среднего	0,34	0,23	0,45	0,24	0,63	0,26	1,14	0,64
	Количество измерений	25	25	25	25	22	22	9	9
144	<i>Среднее</i>	3,00	6,49	5,68	8,97	5,98	8,15	12,00	10,05
	Ошибка среднего	0,37	0,18	0,63	0,29	0,57	0,23	1,01	0,23
	Количество измерений	22	22	30	30	24	24	14	14
163	<i>Среднее</i>	—	—	6,62	8,20	6,31	8,21	16,06	11,21
	Ошибка среднего	—	—	0,48	0,16	0,38	0,22	1,63	0,29
	Количество измерений	—	—	48	48	48	31	17	17
200	<i>Среднее</i>	—	—	11,01	9,82	13,22	10,38	20,12	11,39
	Ошибка среднего	—	—	0,41	0,11	0,48	0,12	1,09	0,17
	Количество измерений	—	—	51	51	51	51	38	38
Выживаемость, %		49		96,5		94		90	

Самые крупные креветки сохранили свое преимущество по размеру, достигнув за 125 суток веса 20,12 г и длины 11,39 см. Мелкие особи, при отдельном от крупных выращивании, не обогнали по размеру последних (см. табл. 13.2).

Доказательства значимости начального веса посадочного материала для дальнейшего выращивания до товарного размера, получены также другими исследователями [Karpulus et al., 1986; Sagi, Ra'anan, 1988; Karpulus et al., 1991; New, Valenti, 2000].

Гигантская пресноводная креветка характеризуется половыми различиями роста: самки растут равномерно, самцы делятся на группы по преобладанию соматического или генеративного роста [Rao, 1967; Ling, 1969; Ra'anan, Cohen, 1984; Ra'anan, Sagi, 1985; Sandifer, Smith, 1985; Karplus, Hulata, 1990; Хмелева и др., 1997; New, Valenti, 2000 и др.]. При этом группы отличаются между собой морфологически (рис. 13.3, 13.4):

- мелкие самцы с неокрашенными клешнями (М);
- крупные самцы с оранжевыми клешнями (ОК);
- крупные самцы с синими клешнями (СК) (см. рис. 13.3) [Ra'anan, Cohen, 1984; Sagi, Ra'anan, 1988; Karplus, Hulata, 1990; New, Valenti, 2000].

Мелкие самцы с неокрашенными клешнями и самцы с синими клешнями активно участвуют в размножении, при этом скорость роста у них низкая. Крупные самцы с оранжевыми клешнями обладают быстрым ростом. В возрасте 200 суток после выклева все они половозрелы, однако не участвуют в размножении. Возможен переход самцов из одного морфологического типа в другой. Разделение культивируемых особей креветки по морфотипам может повысить эффективность биотехнологии. Так, при формировании моносексуальной культуры из особей с оранжевыми клешнями, производство товарной продукции за счет ускорения роста возрастает. Для размножения отбираются самцы с синими клешнями [Sagi, Ra'anan, 1988; Karpulus et al., 1991; New, Valenti, 2000].

У гигантской пресноводной креветки в возрасте 200 суток с момента выклева, нами было исследовано соотношение морфотипов самцов и соотношение самок на различных стадиях генеративного цикла (см. рис. 13.4) в различных размерных группах. В группе с самой высокой начальной массой креветок (см. табл. 13.2, вариант IV) доля самцов с оранжевыми клешнями составила 57%, мелких самцов — 18%. При уменьшении средних размеров, доля ОК особей уменьшалась с 57 до 32%, доля СК особей — с 24 до 9% (рис. 13.5). Парадоксально, что в пределах исследованного нами диапазона веса (средние значения от 11 до 20 г) суммарная (СК+М) доля самцов, участвующих в нересте, уменьшается в группе крупных особей по сравнению с мелкими: 43 и 68%, соответственно (см. рис. 13.5). При этом количество неполовозрелых самок во всех размерных группах было приблизительно одинаковым: 39–42% (рис. 13.6).

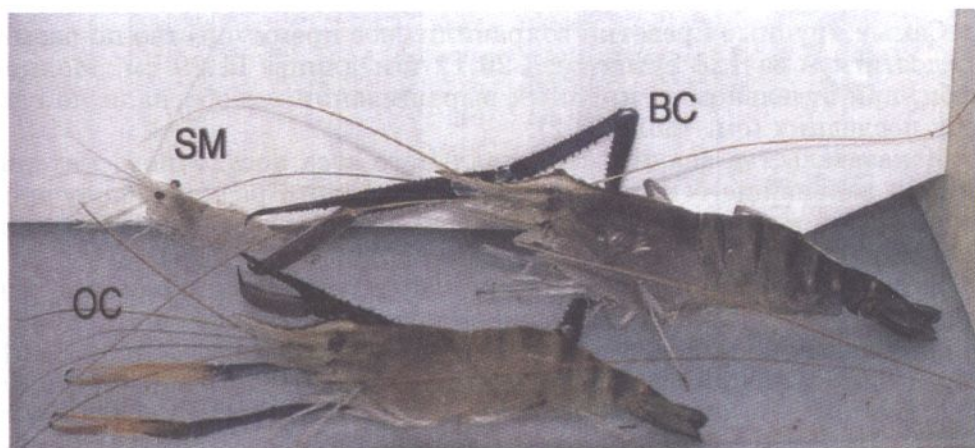


Рис. 13.3. Морфотипы самцов *M. rosenbergii*

Примечание: М — мелкие, ОК — с оранжевыми клешнями, СК — синие клешни [по: New, Valenti, 2000]

Fig. 13.3. Morphotypes of *M. rosenbergii* males

Notation: SM — small, OC — with orange claws, BC — with blue claws [after New, Valenti, 2000]

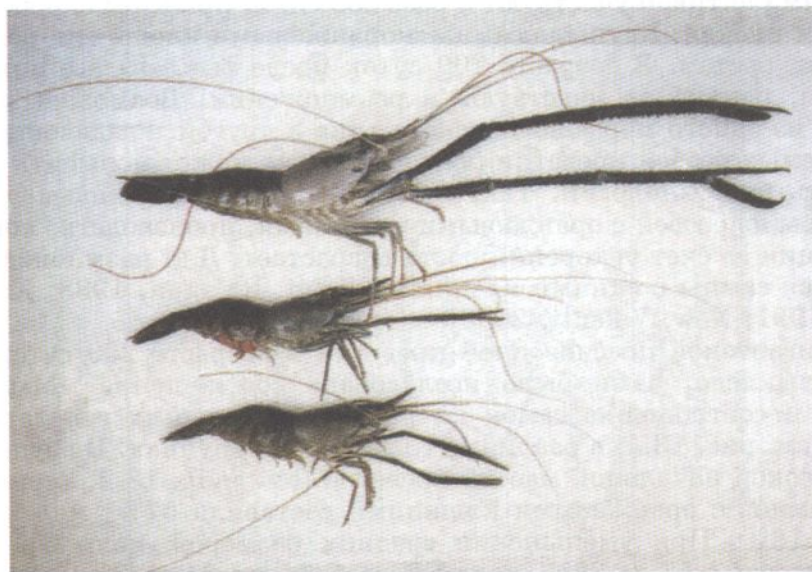


Рис. 13.4. Половой диморфизм у *M. rosenbergii*

Сверху вниз: самец с синими клешнями; самка с икринками после оплодотворения; самка перед выклевом личинок [по: New, Valenti, 2000]

Fig. 13.4. Sexual dimorphism in *M. rosenbergii*

From top downward: male with blue claws; female with eggs after mating; female before hatching [after New, Valenti, 2000]

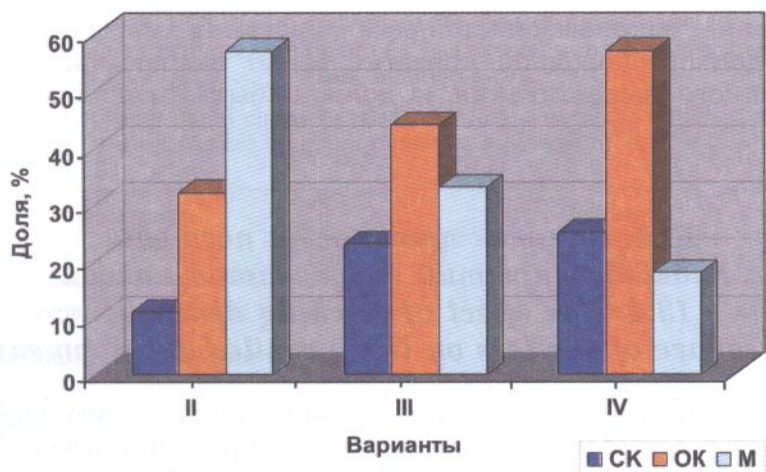


Рис. 13.5. Соотношение морфотипов самцов *M. rosenbergii* в различных размерных группах, возраст — 200 суток с момента выклева

Fig. 13.5. Proportion of morphotypes of *M. rosenbergii* males in the different size groups, age — 200 days from the date of hatching

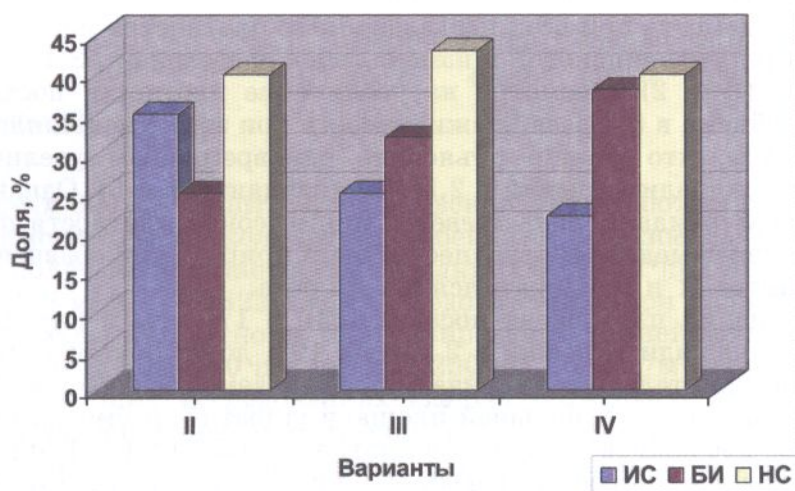


Рис. 13.6. Соотношение самок *M. rosenbergii* различных стадий генеративного цикла (с икринками /ИС/, половозрелые без икринок /БИ/, неполовозрелые /НС/) у мелких (II), средних (III) и крупных (IV) особей, возраст — 200 суток с момента выклева

Fig. 13.6. Proportion of *M. rosenbergii* females in different stages of generative cycle (with eggs /ИС/, mature individuals without eggs /БИ/, immature /НС/) among small (II), middle (III) and large (IV) individuals, age — 200 days from the date of hatching

Выяснение закономерностей формирования морфологических типов самцов пресноводной креветки имеет важное значение для промышленного выращивания и должно быть продолжено в будущем.

**13.4. Влияние плотности посадки
и площади укрытий на развитие молоди**
**13.4. The effect of stocking density
and square of shelters on the juveniles' development**

Основные методы уменьшения каннибализма — это снижение плотности посадки и увеличение площади укрытий. Эффективность этих приемов и их параллельного использования была оценена в наших экспериментах.

С ранней молодью креветки в возрасте 80 суток с момента выклева (45 суток после метаморфоза личинок) поставлено пять вариантов эксперимента, отличающихся сочетанием удельной площади укрытий и плотностью посадки креветок [Жигин и др., 2004]. Результаты экспериментов представлены в табл. 13.3.

Выживаемость при всех исследованных плотностях посадки была приблизительно одинаковой и изменялась в пределах от 58,4% (вар. 4) до 73,5% (вар. 2). Несмотря на увеличение плотности посадки на единицу объема в 5,4 раза, выживаемость при этом уменьшилась всего на 8,5%, что можно объяснить одновременным увеличением удельной площади укрытий в 2,5 раза (варианты 1 и 5). Однако, как и следовало ожидать, рост креветок при высокой плотности посадки существенно замедлился: среднесуточный прирост при сравнении тех же вариантов (1 и 5) сократился в 1,55 раза.

При низких плотностях посадки (140 и 170 шт./м³) увеличение удельной площади укрытий в 2 раза (с 19,4 до 38,8 м²/м³) приводит лишь к незначительному увеличению выживаемости: с 68,6 до 73,5%. Правда при этом, при большей площади укрытий, несмотря на одновременное небольшое увеличение плотности посадки (до 170 шт./м³), среднесуточные приросты превышают таковые при низкой плотности (140 шт./м³) посадки: 0,053 и 0,048 г, соответственно. При высокой плотности посадки (750 шт./м³, вар. 4 и 5) увеличение удельной площади укрытий с 38,8 до 48,5 м²/м³ практически не повышает выживаемость: 58,4 и 60,1%, соответственно; рост также не изменяется (0,033 и 0,031 г/сут.) (см. табл. 13.3).

Таким образом, эффект увеличения удельной площади укрытий на выживаемость креветок проявляется лишь при многократном увеличении плотности посадки. Несмотря на замедление роста, наблюдаемое при высоких плотностях, биопродукционные показатели при

Таблица 13.3. Биопродукционные характеристики молоди *M.rosenbergii* при выращивании с различной плотностью посадки и площадью укрытий

Table 13.3. Bioproductional characteristics of *M.rosenbergii* juveniles during growth with different stocking densities and area of shelters

Показатели	Варианты				
	1	2	3	4	5
Удельная площадь укрытий, м ² /м ³	19,4	38,8	38,8	38,8	48,5
Исходная плотность посадки:					
шт./м ³	140	170	600	750	750
шт./м ² дна	58,3	70,8	250	312,5	312,5
шт./м ² укрытий	7,2	4,4	15,4	19,3	15,5
Среднесуточный прирост, г	0,048	0,053	0,043	0,033	0,031
Выживаемость:					
шт.	96	125	392	438	451
%	68,6	73,5	65,3	58,4	60,1
Продукция:					
г/м ³	720,0	1012,5	2822,4	2628,0	2615,8
г/м ² дна	300,0	421,9	1176,0	1099,0	1089,9
г/м ² укрытий	37,1	26,1	72,7	67,7	53,9

плотностях 600 и 750 шт./м³ существенно возрастают за счет увеличения относительного количества особей. Так, максимальная биопродукция получена при плотности посадки 600 шт./м³ при площади укрытий 38,8 м²/м³ — 2822,4 г/м³. Следовательно, при наличии укрытий, оптимальная плотность культивирования ранней молоди креветок составляет 600–750 шт./м³ или 250–312,5 шт./м² дна.

В дальнейших исследованиях следует определить оптимальную величину удельной поверхности укрытий, а не фактическую площадь емкости или ее объем. Использование при выращивании креветок укрытий позволяет одновременно снизить каннибализм и увеличить удельную поверхность, тем самым используя не только дно емкости, но и весь объем [Жигин и др., 2004; Ковачева, 2006а].

Американскими исследователями показано, что путем установки укрытий в бассейнах можно увеличить горизонтальную поверхность на 80, а вертикальную — на 100%. Дальнейшее увеличение удельной площади считается нецелесообразным, так как затрудняет движение недавно перелинявших креветок [Use of..., 2001], что подтверждают и наши наблюдения. З. Раанан и Д. Кохен [Ra'anan, Cohen, 1984b]

считают возможным увеличение площади бассейнов от 200 до 320 м², за счет дополнительного внесения 3-х ярусных горизонтальных субстратов. Авторы отмечают следующие определяющие факторы при культивирования гигантской пресноводной креветки для условий Израиля (умеренная зона): начало товарного выращивания молоди с возраста 45–75 суток после метаморфоза личинок; внесение в бассейны дополнительных субстратов и обеспечение высокого уровня кислорода в воде с помощью дополнительной аэрации [Ra'anani, Cohen 1984b].

Глава 14

Методы и нормативы товарного выращивания

Chapter 14

Methods and requirements of market rearing

14.1. Товарное выращивание в замкнутых циркуляционных установках

14.1. Market rearing in closed recycling water system

Плотность посадки молоди креветок (в возрасте 35–100 суток с момента выклева) для товарного выращивания может составлять от 5 до 65 шт./м², что определяется в зависимости от климатических условий зоны — тропической или умеренной, и типа хозяйства — экстенсивного, полуинтенсивного или интенсивного [Body, Murai, 1986; Karplus, Hulata, 1986; Владовская и др., 1989; Хмелева и др., 1997; Степанов и др., 2000а, б; New, Valenti, 2000; Wickins, Lee, 2002].

Наибольшие трудности в выращивании креветок при повышенной плотности посадки создает каннибализм, особенно в интенсивных хозяйствах [Karplus, Hulata, 1986; Владовская и др., 1989; Wickins, Lee, 2002; Жигин и др., 2004 и др.]. С целью уменьшения каннибализма нами была разработана, испытана и запатентована замкнутая циркуляционная установка для промышленного круглогодичного культивирования гигантской пресноводной креветки [рис. 14.1, Ковачева и др., 2005д].

Технической задачей установки являлось снижение капитальных и эксплуатационных затрат при выращивании ракообразных в установках с замкнутым циклом водоиспользования, обеспечение укрытия линияющим ракообразным для снижения каннибализма, а также обеспечение развития микроорганизмов активного ила для биологической очистки воды.

Поставленную задачу решили за счет разделения емкости на три отсека неполными перегородками (см. рис. 14.1). Первый отсек имеет наклонное дно в сторону второго отсека, дно которого выполнено в виде усеченного конуса, соединенного с трубопроводом сброса осадка. Третий отсек соединен с системой циркуляции воды. Креветок содержали в первом отсеке на фальшдне с субстратом. В качестве биологического фильтра для очистки воды использовали субстрат для биоценоза активного ила. Субстрат одновременно обеспечивает возможность укрытия линияющим особям креветок для снижения каннибализма, а развивающаяся на субстрате биологическая пленка активно используется креветками в качестве пищи, что повышает скорость их роста. Установка содержит эжекторное устройство для аэрации оборотной воды, а неполные перегородки выполнены с возможностью

пропуска воды между первым и вторым отсеками у дна. Между вторым и третьим отсеками вода поступает сверху (см. рис. 14.1). Из верхней части вода поступает в третий отсек и с помощью циркуляционного насоса по трубопроводу — в блок терморегуляции. Затем вода поступает в эжекторный аэратор, где насыщается кислородом атмосферного воздуха. Аэрированная вода направляется в первый отсек установки.

Совмещение двух функций, размещенным в выростной емкости субстратом, позволяет отказаться от использования специального биологического фильтра, что снижает объем установки не менее чем на 20%. Снижение объема позволяет сократить расходы на обеспечение циркуляции воды и ее подогрев, снизить капитальные затраты. Совмещение выростной емкости с отстойником и камерой осветленной

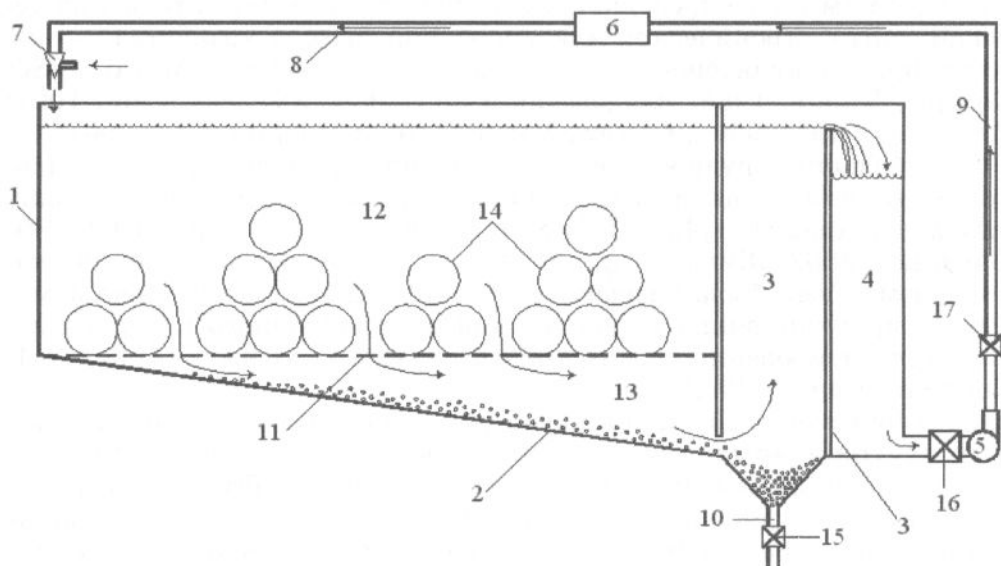


Рис. 14.1. Технологическая схема замкнутой циркуляционной установки для товарного выращивания тепловодных ракообразных.

1 — бассейн (выростная емкость); 2 — наклонное дно; 3 — отстойник; 4 — камера осветленной воды; 5 — насос; 6 — блок терморегуляции; 7 — эжекторный регулятор; 8, 9, 10 — трубопровод; 11 — сетчатая перегородка; 12 — зона выращивания; 13 — зона сбора осадка в выростной емкости; 14 — субстрат для биоценоза активного ила; 15, 16, 17 — краны

Fig. 14.1. Technological scheme of a closed recirculation system for commercial rearing of warm water crustaceans.

1 — rearing tanks, 2 — inclining bottom, 3 — sump tank, 4 — a chamber of clarified water, 5 — pump, 6 — thermoregulation box, 7 — ejector regulator, 8, 9, 10 — pipeline, 11 — mesh partition, 12 — rearing zone, 13 — zone of sediment collection in the rearing tank, 14 — substrate for biocenose of activated sludge, 15, 16, 17 — faucets

воды позволяет придать установке компактность и снизить материалоемкость, а использование эжектора для аэрации — сократить энергоемкость, при одновременном обеспечении насыщения оборотной воды растворенным кислородом до 100–120%.

При выращивании в сконструированной нами установке, креветки в возрасте 100 суток с момента выклева достигают минимального товарного веса (20 г) за 120 суток (220 суток с момента выклева), при кормлении карповым комбикормом. Плотность посадки — 50–55 шт./м², выживаемость — 78%.

Известны установки замкнутого типа для выращивания личинок, подращивания молоди и содержания маточного стада креветки [Владовская и др., 1989; Сальников, Суханова, 2000]. В установках используют внешние фильтры (механический и биологический), что усложняет ее конструкцию и материалоемкость. Фильтры в таких установках быстро заиливаются и требуют частых промывок, так как специального устройства, для удаления накапливающихся в них загрязнений, не предусмотрено. Аэрация воды с помощью водоподающих флейт, частично снижает энергозатраты, однако не может обеспечить необходимый уровень насыщения воды кислородом, что вынуждает дополнительно использовать подачу воздуха с помощью электрокомпрессоров. Кроме этого, в установках не предусмотрено использование специальных укрытий для креветок [Владовская и др., 1989].

Другая установка для разведения креветок [Shrimp, 1999] состоит из бассейнов, циркуляционного насоса и биофильтра. Для аэрации и перемешивания воды, в каждом бассейне используется пропеллерный насос. В качестве укрытий — искусственные водоросли, которые вместе со специальным конвейером, установленным в самой глубокой части бассейна, способствуют удалению осадка перед подачей оборотной воды в биологический фильтр. В этой установке используют внешний биофильтр, что усложняет ее конструкцию и материалоемкость. Аэрация воды с помощью пропеллерных насосов и применение конвейера, для удаления взвешенных веществ, требует дополнительных энергетических затрат.

Таким образом, разработанная нами установка, на данный момент является наиболее эффективной для товарного выращивания гигантской пресноводной креветки.

Биотехника культивирования гигантской пресноводной креветки в установках с замкнутым типом водообеспечения позволяет более полно реализовать биопродукционные возможности вида, за счет увеличения выживаемости личинок, по сравнению с природными условиями, в 45–60 раз, сокращения личиночного периода развития в 1,8–2,0 раза, увеличения плотности посадки молоди при товарном выращивании в 5,0–11,0 раз, при сохранении темпа роста на уровне наилучших достижений, в странах с умеренным климатом [Ковачева, 2001; Жигин и др., 2004; Ковачева, 2006а].

14.2. Товарное выращивание в открытых водоемах

14.2. Commercial cultivation in open water

Поскольку наши работы по данному направлению проведены в ограниченном объеме в прудах VI рыбоводной зоны России, в этом разделе рассмотрим обобщенный опыт товарного выращивания гигантской пресноводной креветки в открытых водоемах [Mires, 1983; New, Singholka, 1985; Ra'anan, 1988; Karpulus et al., 1991; Sherif, Lacques, 1996; Tinh, 1996; New, Valenti, 2000; Сальников, Суханова, 2000; Хорошко и др., 2002 и др.].

В странах Северного полушария с умеренным климатом обычно применяют следующую комбинированную схему культивирования креветок, включая использование водоемов открытого типа [Mires, 1983; New, Singholka, 1985; Karplus, Hulata, 1986; Liao I., 1986; Daniels, D'Abramo, 1994; New, Valenti, 2000]:

1. Маточное стадо с октября по май содержится в закрытом помещении;

2. С середины января по май получают и выращивают личинок в замкнутой системе с морской водой;

3. С мая по октябрь проводится интенсивное прудовое или садковое выращивание до товарного размера.

В пруды обычно помещают уже подрошенную молодь, при плотности посадки 20–50 тыс. экз./га. Облов проводят один раз в конце сезона, спуская пруды [Mires, 1983; Cohen et al., 1983; Karplus, Hulata, 1986; Karplus et al., 1986; Daniels, D'Abramo, 1994]. Сезон выращивания в открытых водоемах может продолжаться от 3 до 5 месяцев. При использовании посадочного материала весом 0,3–3 г, за это время можно получить креветок товарного размера (свыше 20 г). Из-за неравномерности роста, некоторая часть особей, количество которых зависит от продолжительности выращивания и плотности посадки, не достигает товарного размера.

Существуют несколько способов увеличения количества креветок крупного размера к концу сезона выращивания в открытых водоемах [Eble, 1979; Ra'anan, Cohen, 1984; Karplus et al., 1986; Tidwell, 2001; Use of..., 2001; Wickens, Lee, 2002]:

- подращивание молоди в контролируемых условиях до посадки в пруды;

- снижение плотности посадки; при этом, однако, уменьшается общий урожай;

- внесение в водоем убежищ, увеличивающих полезную площадь выращивания;

- селективный вылов в процессе выращивания наиболее крупных особей, в результате чего скорость роста оставшихся повышается.

Увеличить урожайность можно, выращивая однополых креветок. Продуктивность группы, состоящей из одних самцов, превосходит

продуктивность смешанных групп или групп из самок (табл. 14.1; Cohen et al., 1988].

Таблица 14.1. Результаты выращивания креветки в зависимости от полового состава [Cohen et al., 1988]

Table 14.1. The results of prawn rearing in diclinous populations [Cohen et al., 1988]

Показатели выращивания	Только самцы	Только самки	Самцы и самки
Средняя начальная масса, г	2,7	1,8	2,6
Средняя конечная масса, г	56,5	41,7	49,6
Доля особей крупнее 45 г, %	90	36	64
Выживаемость, %	85	90	90
Урожай, кг/га	600	471	554

Примечание: продолжительность выращивания — 120 дней; площадь прудов — 0,4 га; плотность посадки — 12,5 тыс. экз./га

Notation: duration of rearing — 120 days, ponds area — 0,4 ha, stocking density — 1,25 ind./m².

Креветки ведут преимущественно донный образ жизни, поэтому при культивировании в монокультуре, водная толща остается неиспользуемой, что делает целесообразным их совместное выращивание с рыбами [Владовская и др., 1989; Степанов и др., 2000б]. Пригодными для культивирования с креветкой и апробированными на практике, являются следующие гидробионты: карп, тилапия, канальный сом, белый амур, толстолобик и пресноводные раки [Huner, 1983; Sandifer, Smith, 1985; Wohlfarth et al, 1985; Pavel, 1986; Scott, 1988; D'Abramo et al., 1997; Степанов и др., 2000б; Жигин, 2002 и многие другие].

Для увеличения естественной продуктивности водоемов проводят их минеральное и органическое удобрение [Владовская и др., 1989; Степанов и др., 2000б; Хорошко и др., 2002].

Урожайность при выращивании гигантской пресноводной креветки варьирует в зависимости от климата, степени интенсификации производства, используемых кормов и многого другого [Cohen et al., 1983; Владовская и др., 1989; Khmeleva et al., 1989; Степанов и др., 2000; Сальников, Суханова, 2000; Хорошко и др., 2002; Wickins, Lee, 2002]. Для тропической монокультуры сообщаются следующие данные: Бразилия — 800–1200 кг/га; Доминиканская Республика — 1500 кг/га; Гваделупа — 1200–2500 кг/га; Индия — 2000–2500 кг/га; Малайзия — 900–3500 кг/га; Полинезия—1286 кг/га; Тайвань — 2000 кг/га; Тайланд — 1500 кг/га и 3100 кг/га при интенсивном

культивировании с дополнительным аэрированием воды; Вьетнам — 600–750 кг/га. Для тропической поликультуры и интегрированной культуры (рисовые чеки): Бангладеш — 200–300 кг/га; Индия — 200–500 кг/га; Вьетнам — 200–300 кг/га. При культивировании в умеренном климате получены следующие результаты: центральный и северный Китай — 2250–3000 кг/га в монокультуре и — 1200–1800 кг/га в поликультуре с карпом; США — 1200 кг/га (монокультура без дополнительных субстратов) и около 3000 кг/га (монокультура с внесением субстратов); Израиль — 3725 кг/га (монокультура в экспериментах), 1200–1500 кг/га (промышленное культивирование), 200–970 кг/га (в поликультуре с карпом, тилинией и растительноядными рыбами); Россия — 130–500 кг/га (поликультура в прудах с карпом и белым амуром) и 135–360 кг/га (монокультура в прудах). Монокультура в водах с подогревом и в водоемах-охладителях ГРЭС, ТЭЦ: Новая Зеландия — 2500–3000 кг/га.

Корма и кормление (Feeds and feeding). Креветки являются полифагами. В экстенсивных хозяйствах, при их выращивании в открытых водоемах до товарного размера, используют все возможные корма местного происхождения, например: семена зерновых культур, водоросли, небольших моллюсков, циклопов, икру рыб и отходы переработки рыбы, свежие и прессованные листья, коровью селенку, мякоть апельсинов и мороженых бананов, морковь и многие другие продукты [Ryther et al., 1977; Eble, 1979; Body, Murai, 1986; Glude, 1988; Mires, 1983; Zamora, 1988 и др.]. Корм, обычно, вносят 1 раз в сутки.

Для полуинтенсивного и интенсивного культивирования производятся микрокапсулированные и специализированные креветочные гранулированные корма [Huner, 1983; Liao, 1986; Фёдорова, 1992; New, Csavas, 1993; New, Valenti, 2000; D'abramo, New, 2000; Wickins, Lee, 2002]. Содержание протеина в кормах заводского производства на Гаваях составляет 24–38%, в Таиланде — 22–30% (липиды от 6 до 9%), на Тайване — 28–36% (липиды от 2 до 4%), во Французской Гвиане — 25–30% (липиды от 5 до 8%) [Liao, 1986; New, Csavas, 1992]. Так как в России специализированные креветочные корма не производятся, при различных вариантах культивирования применяются следующие корма: рыбный фарш в примесь кальмара, комбикорма для карпа, отходы рыбопроизводства и птицефабрик, водная растительность и т.п. [Хмелева и др., 1997; Степанов и др., 2000б]. На основе рецептуры кормов для рыб [Iwer, 1989], А.Ю.Киселевым с соавторами [1994] предложен следующий состав кормов для гигантской пресноводной креветки: рыбная мука — 16%, мука из голов креветок — 15%, кальмаровая мука — 5%, соевая мука — 30,8%, зерновые — 22–24%, рыбий жир — 4%, соевый лецитин — 1%, холестерол — 0,2%, связывающие вещества — 1–3%, дикальций

фосфат — 2,3%, витаминная смесь — 0,5 мг/кг и минеральный премикс — 0,05 мг/кг.

С. Тонгрод [Thongrod, 1999, цит. по: New, Valenti, 2000] приводит состав кормов в зависимости от возраста, для пресноводных креветок, культивируемых в Таиланде в открытых водоемах (табл. 14.2).

Таблица 14.2. Состав кормов для пресноводных креветок в зависимости от возраста С. Тонгрод [Thongrod, 1999] [цит. по: New, Valenti, 2000]

Table 14.2. The composition of feeds for freshwater prawns in the dependence on the age S. Thongrod [Thongrod, 1999] [цит. по: New, Valenti, 2000]

Возраст	Белки, %	Жиры, %	Зола, %	Влага, %
Личинки (4–15 суток)	> 37	> 5	< 3	< 10
Молодь	> 30	> 4	< 5	< 12
Молодь (5–12 г)	> 25	> 3	< 6	< 12
Взрослые особи	> 25	> 3	< 6	< 12

Л. Р. Д’Абрамо и М. Б. Нью [D’Abramo, New 2000] рекомендуют кормление производителей гигантской пресноводной креветки форелевым (лососевым) гранулированным кормом с содержанием белка до 40%.

14.3. Биотехнические нормативы **14.3. Biotechnical normative standards**

Креветочное хозяйство замкнутого цикла водообеспечения состоит из следующих блоков.

1. Блок для содержания маточного стада.
2. Блок для выращивания личинок.
3. Блок для подращивания посадочного материала.
4. Блок для товарного выращивания.

Первый, третий и четвертый блоки работают с пресной водой, второй, с солоноватой. Каждый блок имеет несколько независимо работающих модулей, включающих системы аэрации, терморегуляции и очистки воды (механические и биологические фильтры). Особенно высокая степень очистки требуется при выращивании личинок.

На всех стадиях развития поддерживают следующие параметры среды: содержание растворенного кислорода — не менее 5 мг/л, pH — 7,0–8,0, содержание нитритов — не более 0,1 мг/л, нитратов — не более 20 мг/л. Необходима регулярная замена части воды: во 2-ом блоке — 1 раз в 3 дня, в остальных — 1 раз в неделю.

Содержание маточного стада. Производители содержатся при плотности посадки не более 5 шт./м², при соотношении 1 самец на 3–4 самки. Для предотвращения каннибализма, в емкостях размещают вертикальные и горизонтальные субстраты (укрытия). Оптимальная глубина воды в лотках — 40–50 см. Корм для производителей должен содержать не менее 30% протеина. После оплодотворения икринок, самок отсаживают в отдельную емкость. Ход эмбриогенеза контролируют по изменению цвета икринок. За два – три дня до выклева, самку переносят в личиночную выростную емкость. После выклева личинок самку возвращают к маточному стаду.

Выращивание личинок проводят при температуре воды — 28–30 °С, солености — 12–14‰, фоторежиме 4:20 (свет/темнота) [New, Singholka, 1985; собственные данные). Морскую воду получают из искусственной морской соли для аквариумов (фирмы Sera, Германия) или составляют из сухих солей по методике Д. Н. Степанова [1994] (табл. 14.3). Кормление начинают со 2-х суток после выклева по дифференцированной схеме, в зависимости от возраста (см. табл. 12.3). После метаморфоза 80% личинок за 10–12 часов проводят распреснение воды.

Выращивание послеличинок (молоди). Для выращивания послеличинок особенно важным условием является наличие субстрата (укрытия). Плотность посадки креветок по мере роста снижают, проводя сортировки по размеру. Суточный рацион меняют, в зависимости от возраста, от 100 до 50% массы. Посадочный материал с весом не менее 1 г может быть использован для выращивания в прудах, питаемых теплой водой из водоемов-охладителей ГРЭС и ТЭЦ, или может быть продолжено выращивание в интенсивных условиях (системах с замкнутым циклом водообеспечения).

Выращивание до товарного размера. При товарном выращивании креветок, особое значение имеет начальный вес и однородность по размеру. Для обеспечения наиболее быстрого роста, при посадке молоди в бассейны и в процессе выращивания проводят сортировки по размеру.

Итоги собственных исследований и анализа литературных данных по культивированию гигантской пресноводной креветки в установках с замкнутым типом водообеспечения представлены в таблице (табл. 14.4).

Биотехнические нормативы товарного выращивания гигантской пресноводной креветки в прудах в поликультуре с рыбой в условиях VI рыбоводной зоны России представлены в таблице 14.5 [Сальников, Суханова, 2000].

Таблица 14.3. Состав искусственной морской воды [Степанов, 1994]

Table 14.3. Artificial sea water composition [Степанов, 1994]

Компоненты	Концентрация
<i>Макрокомпоненты, г/л</i>	
Хлористый натрий (NaCl)	27,6
Сульфат магния ($\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$)	6,9
Хлорид магния ($\text{MgCl}_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$)	5,4
Хлорид калия (KCl)	0,60
Хлорид кальция ($\text{CaCl}_2 \times 2\text{H}_2\text{O}$)	1,38
Бикарбонат натрия (NaHCO_3)	0,21
<i>Микрокомпоненты, г/л</i>	
Хлорид стронция ($\text{SrCl}_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$)	0,0198
Сульфат марганца ($\text{MgSO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$)	0,0040
Хлорид лития (LiCl)	0,0010
Молибдат натрия ($\text{Na}_2\text{MoO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$)	0,0010
Тиосульфат натрия ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 \times 5\text{H}_2\text{O}$)	0,0010
<i>Компоненты в следовых количествах, мг/л</i>	
Иодистый калий (KJ)	0,0893
Сульфат алюминия ($\text{Al}_2[\text{SO}_4]_3 \times 18\text{H}_2\text{O}$)	0,8598
Бромид калия (KBr)	26,875
Хлорное железо ($\text{FeCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}$)	0,57
Сульфат кобальта ($\text{CoSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$)	0,0893
Хлорид рубидия (RbCl)	0,1488
Сульфат меди ($\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$)	0,0099
Сульфат цинка ($\text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$)	0,0959

Таблица 14.4. Биотехнические нормативы для установок с замкнутым типом водообеспечения

Table 14.4. Biotechnical requirements of cultivation in closed recycling water systems

№	Наименование бионормативов	Единицы измерения	Значения показателей
<i>Производители, эмбрионы</i>			
1.	Вес самок самцов	г	20–30 40–80
2.	Соотношение полов	самцы:самки	1:4
3.	Плотность посадки	шт./м ²	2–5
4.	Бассейны, лотки, аквариумы (пластиковые, бетонные или стеклянные)	м ³	0,5–2,0
5.	Водообмен	раз/час	5
6.	Температура воды	°C	26–28
7.	Освещенность	лк	500–1000
8.	Фоторежим, свет/темнота	час	12:12
9.	Суточный рацион производителей	% от веса	1–3
10.	Продолжительность эмбрионального периода	сутки	18–20
11.	Выживаемость эмбрионов	%	90–95
12.	Выживаемость самок	%	75–90
<i>Личинки</i>			
13.	Плотность посадки личинок	шт./л	80–120
14.	Объем емкости	м ³	0,2–0,5
15.	Продолжительность личиночного периода	сутки	30–36
16.	Суточный рацион: науплии артемии/яичная смесь	шт./лич. // мг/лич.	
	стадия II		50 // –
	стадия III–V		100 // 0,5–2,5
	стадия VI–VIII		150 // 2,5–4,5
	стадия IX–последелички		200 // 4,5–12,0
17.	Частота кормления	раз/сутки	4–5
18.	Температура воды	°C	28–31
19.	Соленость	‰	12–14
20.	Освещенность	лк	500–2000
21.	Фоторежим, свет/темнота	час	12:12
22.	Удельный расход воды	л/час/1000 шт.	7–10

№	Наименование бионормативов	Единицы измерения	Значения показателей
23.	Выживаемость	%	45–60
<i>Послелички</i>			
24.	Продолжительность адаптивного распреснения воды	час	10–12
25.	Плотность посадки:	шт./м ²	
	1-я неделя		5000
	2-я неделя		2000
	3-я неделя		500
	после 45 суток до 75 суток		200
26.	Объем емкости	м ³	0,2–2,0
27.	Продолжительность послеличиночного периода	сутки	45–75
28.	Суточный рацион:	% от веса	
	1-я неделя		100
	2-я неделя		80
	3-я неделя		50
	после 45 суток до 75 суток		25–15
29.	Частота кормления	раз/сутки	5–2
30.	Температура воды	°С	28–30
31.	Освещенность	лк	500–2000
32.	Фоторежим, свет/темнота	час	12:12
33.	Удельный расход воды	л/час × 1000 шт.	9,6–19,2
34.	Выживаемость:	%	
	45 суток после метаморфоза;		78
	75 суток после метаморфоза		64
<i>Выращивание до товарного размера</i>			
35.	Плотность посадки:	шт./м ²	
	без субстрата		5–10
	с субстратом		50–55
36.	Размер емкости: объем	м ³	1–20
	глубина	м	0,5
37.	Продолжительность выращивания	сутки	90–120
38.	Суточный рацион (рыбный фарш, комбикорм)	% от веса	2–15
39.	Частота кормления	раз/сутки	2

№	Наименование бионормативов	Единицы измерения	Значения показателей
40.	Температура воды	°C	28–30
41.	Освещенность	лк	500–2000
42.	Фоторежим, свет/темнота	час	12:12
43.	Водообмен	объем/час	5
44.	Вес товарной креветки	г	20–40
45.	Выживаемость	%	75–80
46.	Выход продукции	г/м ²	800–1800

Таблица 14.5. Биотехнические нормативы товарного выращивания гигантской пресноводной креветки в прудах [Сальников, Суханова, 2000]

Table 14.5. Biotechnical standards of giant freshwater prawn market rearing in ponds [Сальников, Суханова, 2000]

Наименование бионормативов	Значение
Плотность посадки, экз./га	5000–20000
Выживаемость, %	90
Выход продукции, кг/га	135–360
Средняя штучная масса, г	20–30

Глава 15

Предпродажная передержка товарных креветок

Chapter 15

Premarketing keeping of marketable giant freshwater prawn

Одним из общих технологических этапов культивирования креветок является предпродажная передержка особей товарного размера. Если при выращивании креветок, помимо выживаемости, основное внимание уделяется скорости роста и развития, то основные критерии успешности передержки — только высокая выживаемость. Единственное требование к росту, при относительно непродолжительной предпродажной передержке, — он не должен быть отрицательным.

В целях выяснения оптимальных биотехнологических параметров (плотности посадки, удельной площади укрытий и температуры воды) был поставлен эксперимент с предпродажной передержкой гигантской пресноводной креветки весом 30–50 г в течение 30 суток.

На рис. 15.1 показана зависимость выживаемости от плотности посадки особей в пересчете на площадь дна. Удельная площадь укрытий составляла $15\text{--}25\text{ м}^2/\text{м}^3$.

Выживаемость креветок без использования укрытий составляла около 80% при плотности посадки $8\text{--}10\text{ шт.}/\text{м}^2$ и резко снижалась при ее увеличении. Использование укрытий позволяет увеличить плотность посадки креветок до $55\text{ шт.}/\text{м}^2$ дна, сохраняя выживаемость выше 70%. При плотности посадки $65\text{ шт.}/\text{м}^2$ выживаемость составила 58%. Дальнейшее увеличение плотности ($90\text{ шт.}/\text{м}^2$) сокращало выживаемость до 25% (рис. 15.1.1).

На рисунке 15.1.2 представлены результаты эксперимента по выживаемости креветок в зависимости от плотности посадки, в пересчете на объем с применением укрытий удельной площадью $15\text{--}25\text{ м}^2/\text{м}^3$. Выживаемость превышала 80% при плотности посадки до $100\text{ шт.}/\text{м}^3$. При плотности посадки $125\text{ шт.}/\text{м}^3$ выживаемость снижалась до 70%, при $183\text{ шт.}/\text{м}^3$ — до 57%.

Изучением выживаемости креветок, при разной плотности посадки в пересчете на площадь укрытий установлено, что выживаемость ниже 80% отмечена при плотности выше $28\text{ шт.}/\text{м}^2$ (рис. 15.1.3).

В экспериментах по изучению влияния удельной площади укрытий на выживаемость выявлено, что оптимальной является площадь $10\text{--}22,5\text{ м}^2/\text{м}^3$. При передержке креветок товарного размера, в течение месяца при таких плотностях выживаемость составляет около 80%. Уменьшение площади укрытий до $5\text{ м}^2/\text{м}^3$ или увеличение до $42,5\text{ м}^2/\text{м}^3$ понижает выживаемость до уровня менее 70% (рис. 15.1.4). Причины снижения выживаемости при меньшей площади укрытий требуют дальнейшего изучения.

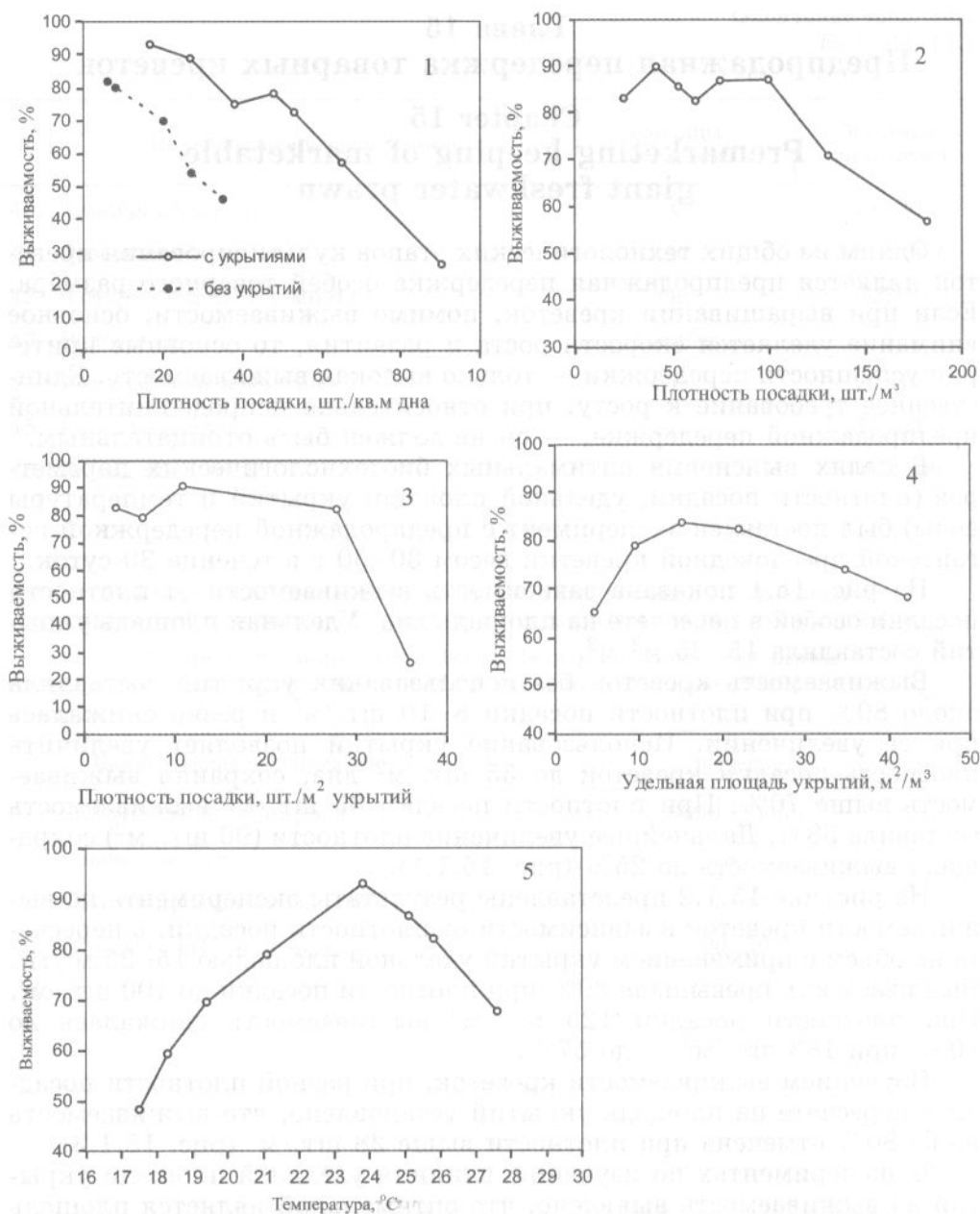


Рис. 15.1. Выживаемость креветок товарного размера в зависимости от: 1 — плотности посадки на площадь дна; 2 — плотности посадки на объем; 3 — плотности посадки на площадь укрытий; 4 — удельной площади укрытий; 5 — температуры воды

Fig. 15.1. Survival rate of prawns in the dependence of: 1 — stocking density on the bottom area; 2 — stocking density in the volume; 3 — stocking density on the shelter area; 4 — shelter area per individual; 5 — water temperature

Исследования влияния температуры проведены без использования укрытий при плотности посадки креветок 10 шт./м². Максимальная выживаемость отмечена при передержке креветок при температуре 23,5 °C (93%). При температуре воды от 21 до 26 °C выживаемость составляет около 80%. За пределами указанного температурного диапазона выживаемость снижалась (рис. 15.1.5). Возрастание смертности, при повышении температуры связано с ростом активности креветок, интенсивным поиском пищи, повышением частоты линек, что приводит к увеличению каннибализма; а также ускорением метаболизма и, следовательно, накоплением продуктов обмена и ухудшением качества воды. При низкой температуре (17,5–19,5 °C) отмечено снижение активности. Случаи каннибализма носили единичный характер. Главной причиной гибели, при пониженной температуре воды, было нарушение линьки: креветки не могли полностью сбросить с себя старый экзuvia.

Итоги двухлетних наблюдений на экспериментальной базе передержки товарных креветок в г. Москве позволяют заключить следующее. Наибольшее влияние на выживаемость креветок оказывают плотность посадки на площадь дна и температура воды. Для обеспечения наибольшей выживаемости товарных креветок при предпродажной передержке рекомендуется использовать плотность посадки 55 шт./м² при наличии укрытий и термостатировании на уровне 23–24 °C [Жигин и др., 2004; Ковачева, 2006a].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

CONCLUSION

Крабоводство и разведение креветок как новый вид рыбохозяйственной деятельности

Culturing of crabs and prawns as a new activity in fishery management

Основной принцип разработки всех этапов 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 (табл. 1), определяющим низкую выживаемость (до жизнестойкой второй мальковой стадии в природе доживает менее 1 особи из 1000), достаточно высок. При этом камчатский краб обитает в наиболее холодной воде (2–13 °C), что существенно замедляет метаболические 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 длиннопериодичности 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 мальков;
- повышение эффективности промыслового использования природных запасов путем:

Таблица 1. Биопродукционные характеристики объектов культивирования

Table 1. Bioproductive characteristics of cultivated objects

Показатели	<i>Paralithodes camtschaticus</i>	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>
Возраст созревания, лет	7–8	0,2–0,3
Частота созревания, раз/год	1	3–6
Плодовитость, тыс. шт.	130–500	10–150
Температура обитания, °C	2–13	26–30
Охрана потомства	Нет	Нет
Темп роста	Низкий	Высокий
Жизненная стратегия	К-R	К-R

- дорастивания некондиционных промысловых самцов и пререкрутов;
- разработки методов транспортировки живого краба с повышенной выживаемостью.

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

Гигантская пресноводная креветка, с одной стороны, как и камчатский краб, имеет высокую плодовитость (10–150 тыс. шт.) и не проявляет заботы о потомстве, начиная с личиночного периода развития (см. табл. 1). С другой стороны, обитание в субтропическом и тропическом климате при круглогодичной высокой температуре (26–30 °C) ускоряет процессы развития и роста. В результате ее половое созревание наступает уже в возрасте 3–4 месяцев, а размножение происходит 3–6 раз в год. За счет короткоцикловости при благоприятных условиях возможно быстрое увеличение численности. Короткоцикловость и высокая скорость роста определили более раннее развитие аквакультуры гигантской пресноводной креветки сначала в странах с теплым климатом, а затем и за пределами нативного ареала в странах с умеренным климатом. В России из-за низких зимних температур невозможно обитание гигантской пресноводной креветки в природной среде, в связи с чем, основное направление ее культивирования — выращивание на теплых водах. Однако и в умеренном климате за счет оптимизации условий выращивания можно увеличить реализацию биопродукционного потенциала по сравнению с естественной средой.

Технологии созданные во ВНИРО по искусственному воспроизводству, дорастиванию, транспортировке живого камчатского краба,

полноциклового товарному выращиванию гигантской пресноводной креветки (Патенты РФ: №2165143, 1999; №2200386, 2001; №2261594, 2004; №2271655, 2004; №40841, 2004; №2304881, 2005; №46409, 2005; №2007128305, 2007; №2007146941, 2007; №2007146940, 2007; №2007148493/22, 2007), а также разработанные во ВНИРО технологические требования к качеству живых ракообразных и продукции из них (ТУ 9253-049-00472124-08, 2008) являются научной основой для развития отечественных крабоводства и разведения креветок. Под крабоводством и разведением креветок нами понимается широкое развитие искусственного воспроизводства для восстановления запасов крабов, создание крабовых хозяйств для передержки и дорастивания, креветочных хозяйств для полноциклового товарного выращивания, дорастивания молоди до товарного размера и предпродажной передержки в целях обеспечения круглогодичных оптовых и розничных поставок высокоделикатесной продукции, включая поставки живых ракообразных, в торговую сеть России.

ЛИТЕРАТУРА

REFERENNNSES

- Алехнович А.В., Кулеш В.Ф.** 1982. Элементы экологии пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* (De Man) при выращивании на сбросной воде Березовской ГРЭС // Сб. научн. тр.: Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование. Гомель. С. 167–170.
- Алехнович А.В., Кулеш В.Ф.** 2003. Изменчивость линейных размеров гигантской тропической креветки *Macrobrachium nipponense* (De Man) (Crustacea, Palaemonidae) в ювенильный период // Гидробиол. журн. Т. 39. № 4. С. 24–33.
- 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-ой Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным. М.: ВНИРО. С. 256.
- Баевский Р.М., Берсенева А.П.** 1997. Оценка адаптационных возможностей организма и риск развития заболеваний. М.: Медицина. 235 с.
- Баканев С.В., Кузьмин С.А.** 1999. Первые результаты исследований распределения личинок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в Баренцевом море // Тр. Междунар. научн. конф. «Рыбохозяйственные исследования мирового океана». Владивосток: Дальрыбвтуз. Т. 1. С. 99–101.
- Баканев С.В.** 2001. Личинки камчатского краба в прибрежных районах и крупных заливах // Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000 гг.) Мурманск: ПИНРО. С. 74–82.
- Бардач Д., Ритер Д., Макларни У.** 1978. Аквакультура. М.: ВНИЭРХ. 96 с.
- Беклемишев В.Н.** 1969. Проморфология. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. Т. 1. 441 с.
- Беренбойм Б.И.** 1992. Северная креветка (*Pandalus borealis*) Баренцева моря (биология и промысел). Мурманск: ПИНРО. 136 с.
- Беренбойм Б.И.** 2001. Состояние запасов и перспективы рационального использования промысловых беспозвоночных Баренцева моря // Материалы отчетной сессии ученого совета ПИНРО, посвященной 80-летию института. Мурманск: ПИНРО. С. 69–72.
- Беренбойм Б.И.** 2006. Российско-норвежское сотрудничество в области изучения промысловых беспозвоночных (К 30-летию СРНК) // Рыбн. хоз-во. № 1. С. 59–60.
- Богатова И.Б.** 1980. Рыбоводная гидробиология. М.: Пищевая промышленность. 168 с.
- Борисов Р.Р., Ковачева Н.П.** 2003. Стадия прозоа 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.** 2005. Эксперименты по содержанию мальков камчатского краба в искусственных условиях // Материалы 2-й Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». М.: ВНИРО. С. 123–125.
- Борисов Р.Р., Эпельбаум А.Б., Кряхова Н.В., Ковачева Н.П.** 2005. Канныализм 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. Канныализм у камчатского краба при выращивании в искусственных условиях // Биология моря, том 33, № 4, С. 267–271.

- Виноградов Л.Г. 1941. Камчатский краб. Владивосток: 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. 1946. О географическом распространении камчатского краба // Изв. ТИНРО. Т. 22. С. 195–232.
- 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. 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., 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. 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.
- Владовская С.А., Мирзоева Л.М., Федорова З.В. 1989. Культивирование креветок за рубежом // Рыбн. хоз-во. Сер. Аквакультура: обзорная информация. М.: ВНИЭРХ. Вып. 2. 90 с.
- 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.
- 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.
- Герасимова О.В., Кузьмин С.А., Оганесян С.А. 1996. Исследования камчатского краба в Баренцевом море // Рыбн. хоз-во. № 2. С. 34–36.
- Герасимова О.В., Кочанов М.А. 1997. Трофические взаимоотношения камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в Баренцевом море // Сб. научн. тр.: Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Мурманск: ПИНРО. С. 35–58.
- Герасимова О.В., Кузьмин 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.
- Глотов Д.Б., Блинов А.Ю. 2006. Экономический ущерб от незаконного промысла камчатского и синего краба в Дальневосточном бассейне // Рыбн. хоз-во. № 1. С. 12–16.
- Гребницкий Н.А. 1880. Исследование морской фауны Великого океана в Авачинской губе // Изв. Вост.-Сиб. отд. ИРГО. Т. 2. № 1-2. С. 38–55.
- Гусев Е.Е. 1981. Получение стартового корма для рыб из яиц артемии. Проспект МСХ СССР. М.: «Колос». 6 с.
- Гусев Е.Е. 1990. Гипергалинная аквакультура. М.: Агропромиздат. 159 с.
- Дамсгорд Б. 2000. Поведение и рост искусственно выращенного в Норвегии камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Сб. научн. тр.: Марикультура в прибрежной зоне северных морей. Мурманск: ПИНРО. С. 19–26.
- Ефимкин А.Я., Микулич Л.В. 1987. Культивирование промысловых ракообразных. Камчатский краб: Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. М.: Агропромиздат. С. 100–115.
- Желтоножко О.В., Желтоножко В.В., Левин В.С. 2000. Оработка технологии получения личинок для восстановления численности камчатского краба *Paralithodes*

camtschatica на шельфе восточной Камчатки // Докл. регион. семин. посвященного 45-летию Первой научной сессии Мурман. биолог. станции. Мурманск: ММБИ. С. 26–28.

Жигин А.В. 2002. Пути и методы интенсификации выращивания объектов аквакультуры в установках с замкнутым водоиспользованием (УЗВ): Дисс. ... д. с.-х. наук. М. 331с.

Жигин А.В., Ковачева Н.П., Лебедев Р.О. 2004. Гигантская пресноводная креветка как объект индустриальной аквакультуры // ЭИ ВНИЭРХ. Сер. Прибрежное рыболовство и аквакультура. С. 13–31.

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* // Рыбн. хоз-во. Сер. Аквакультура: обзорная информация. М.: ВНИЭРХ. Вып. 7. С. 1–23.

Золотова З.К. 2000. Мировая аквакультура на рубеже столетий: статистика и прогнозы // Сб. научн. тр.: Актуальн. вопр. преснов. аквакульт. М.: ВНИИПРХ. Вып. 75. С. 23–37.

Зубкова Н.А. 1964. Опыт содержания камчатского краба в аквариуме // Тр. Мурман. морск. биол. ин-та. Вып. 5. № 9. С. 105–113.

Иванов А.В. 1955. Промысловые водные беспозвоночные. М.: Сов. Наука. 352 с.

Иванов А.В., Мончадский А.С., Полянский Ю.И., Полянский А.А. 1983. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. М.: Высшая школа. 540 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. Иванов Б.Г. 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 // Рыбн. хоз-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 // Рыбн. хоз-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.). 2001. Мурманск: ПИНРО. 198 с.

Камчатский краб в Баренцевом море. 2003. Мурманск: ПИНРО. 383 с.

Кизеветтер И.В. 1976. Нерыбные объекты // Технология обработки водного сырья. М.: Пищевая промышленность. С. 120.

Киселев А.Ю., Илясов А.Ю., Филатов В.И., Богданова Л.А., 1994. Технология выращивания гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* в установках с замкнутым циклом водообеспечения. М.: ВНИИПРХ. 20 с.

Киселев А.Ю., Новосельцев Г.Е., Филатов В.И., Илясов А.Ю., Слепнев В.А., Богданова Л.А. 1995. Технология выращивания молоди раков до массы 1 г в установках с замкнутым циклом водоснабжения. М.: ВНИИПРХ. 12 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. 1996б. Питание самцов камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в заливе Анива (о. Сахалин) // Сб. научн. тр.: Рыбохозяйственные исследования

в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Ю. Сахалинск: Сах. областное книжное издательство. Т. 1. С. 90–97.

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.

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. 2003. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала // Бюлл. журн. «Вопросы рыболовства». М.: ФГУП «Нацрыбресурсы». Вып. 2. 253 с.

Ковачева Н.П., Смирнов Б.П., Степанов Д.Н. 1999. Развитие личинок *Macrobrachium rosenbergii* (De Man), выращенных в замкнутой системе водоснабжения // ЭИ ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура. Вып.1. С. 15–23.

Ковачева Н.П. 2000. Воспроизводство камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) с использованием искусственной морской воды в аппаратах типа «Аква-трон» // ЭИ ВНИЭРХ. Сер. Марикультура. Вып. 4. С. 14–27.

Ковачева Н.П., Переладов М.В. 2000. Первые результаты воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на искусственной морской воде // Материалы научн. конф. «Марикультура Северо-Запада России». Мурманск. С. 25–26.

Ковачева Н.П. 2001. Способ выращивания посадочного материала пресноводной креветки / Патент РФ № 2165143. Россия. Бюлл. № 11.

Ковачева Н.П. 2002а. Биотехнология искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в системе с замкнутым циклом водоснабжения // Материалы Междунар. конф. СахНИРО. Южно-Сахалинск. Т. 3. С. 300–308.

Ковачева Н.П. 2002б. Искусственное разведение камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* как способ восстановления численности природных популяций: биотехнологические аспекты // Материалы 1-й Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». М. С. 18–21.

Ковачева Н.П. 2003. Способ воспроизводства ракообразных (камчатский краб) / Патент РФ № 2200386 Россия. Бюлл. № 8.

Ковачева Н.П., Эпельбаум А.Б. 2003. Развитие и рост камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на ранних стадиях онтогенеза в искусственных условиях и в естественной среде // Сб. научн. тр.: Донные экосистемы Баренцева моря / Ред. Соколов В.И. М.: ВНИРО. Т. 142. С. 135–143.

Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Жигин А.В., Калинин А.В. 2004а. Опыт содержания производителей, получения потомства и подрачивания молоди камчатского краба в замкнутых системах // Материалы 2-ой Междунар. научн.-практ. конф. «Человек и животные». Астрахань: ИД «Астраханский университет». С. 203–205.

Ковачева Н.П., Жигин А.В., Калинин А.В., Лебедев Р.О. 2004б. Выживаемость гигантских пресноводных креветок при передержке в бассейнах // Материалы 2-ой Междунар. научн.-практ. конф. «Человек и животные». Астрахань: ИД «Астраханский университет». С. 206–208.

Ковачева Н.П., Жигин А.В., Калинин А.В., Лебедев Р.О. 2004в. Устройство для инкубации яиц артемии салина / Патент № 40841. Россия. МПК А 01К 61/00. Бюлл. № 8.

Ковачева Н.П., Эпельбаум А.Б., Калинин А.В. 2004 г. Личиночное развитие камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) при искусственном культивировании // Докл. Междунар. научн. семин. «Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов». Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. С. 56–59.

Ковачева Н.П. 2005. Камчатский краб как новый объект марикультуры // ЭИ ВНИЭРХ. Сер. Марикультура. М. 40 с.

Ковачева Н.П., Жигин А.В., Эпельбаум А.Б., Борисов Р.Р. 2005а. Способ воспроизводства ракообразных (камчатский краб) / Патент № 2261594 Россия, МПК А01К61/00. Бюлл. № 28.

Ковачева Н.П., Калинин А.В., Ткаченко В.П. Паршин-Чудин А.В. 2005б. Содержание и доращивание 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., Лебедев Р.О. 2005в. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). Часть 1. Особенности раннего онтогенеза. Бионормативы и рекомендации по искусственному воспроизводству. М.: ВНИРО. 76 с.

Ковачева Н.П., Наумова А.М., Матвеева Е.И. 2005г. Эколого-физиологические особенности камчатского краба при содержании в искусственных условиях // Изв. ТСХА. Вып. 2. С. 89–93.

Ковачева Н.П., Жигин А.В., Калинин А.В., Лебедев Р.О. 2005д. Установка для выращивания ракообразных / Патент РФ № 46409. Россия. МПК А 01К 61/00. Бюлл. № 18.

Ковачева Н.П. 2006а. Искусственное воспроизводство и культивирование морских и пресноводных ракообразных отряда Decapoda: Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. док. биол. наук. М. 2006. 53 с.

Ковачева Н.П. 2006б. Камчатский краб—новый объект культивирования на побережье Баренцева моря // Материалы 7-ой Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным. М.: ВНИРО. С. 284–286.

Ковачева Н.П., Калинин А.В., Эпельбаум А.Б., Борисов Р.Р. 2006. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // Труды Международного Форума по проблемам науки, техники и образования. Т. 2. М.: Академия наук о земле. С. 126–129.

Ковачева Н.П., Жигин А.В., Калинин А.В., Лебедев Р.О. 2006в. Способ содержания взрослых особей креветок / Патент РФ № 2271655. Россия. МПК А 01К 61/00. Бюлл. № 8.

Ковачева Н.П., Орлов Ю.И. 2006. О проблеме акклиматизации и культивирования камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в России // Материалы 8-ой Междунар. конф. «Современные перспективы в исследовании хитина и хитозана». М.: ВНИРО. С. 31–34.

Ковачева Н.П., Буяновский А.И. 2008. Аквакультура ракообразных // Наука в России. №1. С. 17–22.

Ковачева Н. П., Васильев Р.М., Лебедев Р.О., Паршин-Чудин А.В. 2008. Устройство для содержания камчатского краба / Патент № 2007148493 Россия, МПК А 01К 61/00. Бюлл. № 14.

Крыхова 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 Междунар. конф. «Современное состояние популяции крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами». Мурманск. С. 55–58.

Куватани Ю. 1989. Культивирование камчатского краба и приморского гребешка в Японии // Биол. моря. № 1. С. 66–71.

Кузьмин С.А. 2000. Биология, распределение и динамика численности камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) в Баренцевом море: Автореф. Дисс. ... канд. биол. наук. М. 24 с.

Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. 2002. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: КНЦ 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.

Кузнецов В.В. 1964. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.: Наука. 242 с.

Кулеш В.Ф. 1996. Рост и выживаемость гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) в зависимости от плотности при различных условиях культивирования // Гидробиол. журн. Т. 32. № 4. С. 10–17.

Куличкова В.А. 1955. Питание камчатского краба в весенне-летний период у берегов Камчатки и Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 43. С. 21–43.

Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. 1987. // Сб. научн. тр. / Ред. В.Г. Марковцев, Ю.Э. Брегман, В.Ф. Пржеменецкая и др.—М.: Агропромиздат. 192 с.

Кун М.С., Микулич Л.В. 1954. О составе пищи дальневосточных промысловых крабов в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 42. С. 319–332.

Лаврентьев М.М. 1969. Численность самок камчатского краба у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. Т. 65. С. 378–381.

Лебедев А.В. 2000. Краб исчез в «Бермудском треугольнике»... Или в Багамском? // Сб. тр.: Антология экологической журналистики Дальнего Востока 1999–2000 г. Владивосток. С. 88–90.

Лебедев Р.О., Жигин А.В., Ковачева Н.П., Кряхова Н.В. 2004. Влияние температуры на выживаемость гигантской пресноводной креветки // Материалы научн.-практ. конф. «Зоокультура и биологические ресурсы». М.: КМК. С. 48–50.

Лебская Т.К. 2003. Химический состав и биохимические свойства камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Издательство ПИНРО. С. 292–298.

Левин В.С., Желтоножко О.В. 2000. О перспективах восстановления численности камчатского краба на Камчатке с применением экстенсивных и интенсивных способов воспроизводства // Материалы II Камчатской областной научн.-практ. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 42–48.

Левин В.С. 2001. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*: биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица. 198 с.

Литвиненко Л.И., Мамонтов Ю.П., Иванова О.В., Литвиненко А.И., Чебанов М.С. 2000. Инструкция по использованию артемии в аквакультуре. Тюмень: СибрыбНИИпрект. 58 с.

Логвинович Д.Н. 1945. Аквариальные наблюдения над питанием камчатского краба // Изв. ТИНРО. Т. 19. С. 79–97.

Логвинович Д.Н. 1998. Аквариальные наблюдения над питанием камчатского краба // Рыбн. хоз-во. Сер. Аквакультура: информ. пакет «Аквакультура: проблемы и достижения». М.: ВНИЭРХ. Вып. 2. С. 4–6.

Майоров А.Ф., Албулов А.И., Самуйленко А.Я. 1992. Способ получения коллагеназы, Пат. РФ № 2112036, опубли. Б.и. №15, 1998.

Макаров Р.Р. 1964. Распределение пелагических личинок камчатского краба у западного побережья Камчатки // Рыбн. хоз-во. № 7. С. 23–27.

Макаров Р.Р. 1966. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западно-камчатского шельфа и их распределение. М.: Наука. 164 с.

Масленников С.И., Кашин И.А., Левин В.С. 1999. Промысел и воспроизводство камчатского краба у берегов Приморья // Вестн. ДВО РАН. № 3. С. 100–106.

Матюшкин В.Б. 2000. Биология камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза // Докл. научн. семин. «Виды вселенцы в Европейских морях России». Мурманск: ПИНРО. С. 42–48.

Матюшкин В.Б., Сенников А.М., Ушакова М.В. 2000. Результаты исследований и экспериментального вылова камчатского краба в фьордовых и прибрежных водах Западного Мурмана в 1999 г. // Сб. научн. тр.: Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты. С. 234–249.

Матюшкин В.Б. 2001. Ранняя молодь камчатского краба // Сб. научн. тр.: Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000 гг.). Мурманск: ПИНРО. С. 82–87.

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. научн. тр. ПИНРО: Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. Мурманск: 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.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.

Мишарев Ю.Я. 1969. Линька и спаривание пресноводной креветки *Macrobrachium asperulum* (von Martens) // Тр. ВНИРО. Т. 65. С. 424–428.

Мортенсен А. 1996. Королевский краб—наилучший объект для разведения // Рыбн. Хоз-во. Сер. Аквакультура: Информпакет «Аквакультура: проблемы и достижения» / ВНИЭРХ. Вып. 7. С. 22–24.

Накадзава К. 1912. Изучение камчатского краба о-ва Хоккайдо // Зоол. журн. Т. 24. С. 1–13.

Немцев С.В. 2006. Комплексная технология хитина и хитозана из панциря ракообразных. М.: Издательство ВНИРО. 134 с.

Немцев С.В., Быкова В.М., Ежова Е.А., Сорокоумов И.М. и др. 2007. Панцирь акклиматизированного камчатского краба. Экологические проблемы и пути их решения // Сб. научн. тр.: Экология и промышленность России. С. 43–45.

Орлов Ю.И. 1962. О проблеме акклиматизации промысловых крабов в Баренцевом море // Тр. Всесоюзного гидробиологического общества. Т. 7. С. 400–409.

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. 1994. Акклиматизация промысловых крабов в Северо-Восточной Атлантике: обоснование и первые результаты // Рыбн. хоз-во. Сер. Аквакультура: обзорная информация. М.: ВНИЭРХ. Вып. 1. С. 55.

Орлов Ю.И. 1995. Акклиматизация промысловых крабов: характеристика объектов вселения // Рыбн. хоз-во. 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. 1998. Трансокеаническое переселение промысловых крабов // Рыбн. 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-ой сессии ИКЕС, Копенгаген, 1962г.) // Рыбн. хоз-во. Сер. Аквакультура: информ. пакет. «Аквакультура: проблемы и достижения». М.: ВНИЭРХ. Вып. 4. С. 9–12.

Павлов В.Я. 2000. Периодическая система членистых. М.: ВНИРО. 186 с.

Павлов В.Я. 2003. Жизнеописание краба камчатского *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). М. 110 с.

Павлова Л.В. 2001. Питание камчатского краба в Кольском заливе // Материалы конф. молодых учёных ММБИ, проводимой в рамках Всероссийской акции «Дни защиты от экологической безопасности». Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. С. 70–79.

Переладов М.В. 2003. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*, Tilesius), на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Сб. научн. тр.: Донные экосистемы Баренцевом моря. М.: ВНИРО. Вып. 142. С. 103–119.

Переладов М.В. 2005. Особенности распределения и поведения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря: Дисс. канд. биол. наук. М. 25 с.

Перечень рыбохозяйственных нормативов: ПДК И ОБУВ вредных веществ для воды и водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. 1999. М.: Изд-во ВНИРО. 80 с.

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 // Материалы V Междунар. науч.-практ. конф. «Производство рыбных продуктов: проблемы, новые технологии, качество». Светлогорск. С. 170–174.

Подкорытова А.В., Вафина Л.Х., Чмиров 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.

Пономарев С.В., Гамыгин Е.А., Никоноров С.И., Пономарева Е.Н. 2002. Технологии выращивания и кормления объектов аквакультуры юга России. Астрахань: Нова плюс. 264 с.

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. 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.

Родин В.Е. 1985. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. Т. 110. С. 86–97.

Румянцев Л.Е. 1945. Миграция краба у южной части западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 19. С. 55–70.

Сальников Н.Е. Суханова М.Э., 2000. Разведение и выращивание пресноводных креветок на юге России. Астрахань: КаспНИРХ. 230 с.

Сафронов С.Г. 1981. О нейстоне прикамчатских вод Охотского моря // Биол. моря. № 4. С. 73–74.

Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме, 1960. М.: Медгиз. 254 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., Шацкий А.В. 2002. Промыслово-биологическая характеристика уругубской 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: Северная Пацифика. 84. 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., Штрик В.А. 2003. Биоценотический анализ донного населения прибрежной зоны губы Терiberка 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.

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., Ковачева Н.П. 2005. Камчатский краб Баренцева моря: изучение и воспроизводство // Рыбн. хоз-во. № 2. С. 60–62.

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.

Справочник по химическому составу и технологическим свойствам водорослей, беспозвоночных и морских млекопитающих / Под. ред. В.П. Быкова. М.: Изд-во ВНИРО, 1999. 262 с.

Степанов Д.Н. 1994. Морской аквариум дома. М.: Экоцентр-ВНИРО. 175 с.

Степанов Д.Н., Смирнов Б.П. 1999. Пилотная установка для получения посадочного материала камчатского краба // Рыбн. хоз-во. Сер. Аквакультура: Информ-пакет «Аквакультура: проблемы и достижения». М.: ВНИЭРХ. Вып. 2. С. 10–14.

Степанов Д.Н., Смирнов Б.П., Ковачева Н.П. 2000а. Биотехника увеличения продуктивности индустриальных хозяйств с замкнутым циклом водообеспечения, выращивающих ракообразных в промышленных масштабах // ЭИ ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура. Вып. 1. С. 11–22.

Степанов Д.Н. Смирнов Б.П., Ковачева Н.П. 2000а. Товарное выращивание пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* в России // ЭИ ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура. Вып. 1. С. 3–11.

Суцения Л.М. 1973. Количественные закономерности питания в связи с обменом и ростом ракообразных // Энергетический обмен водных животных. Тр. ВГБО. Т. 18. С. 93–117.

Суцения Л.М. 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника. 206 с.

Тарвердиева М.И. 1974. Распределение и питание мальков камчатского краба *Paralithodes camtschatica* у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. Т. 99. Вып. 5. С. 54–62.

Тарвердиева М.И. 1976. Питание камчатского краба *Paralithodes camtschatica*, крабов-стригунов *Ch. opilio* и *Ch. bairdi* в юго-восточной части Берингова моря // Биол. моря. № 1. С. 41–48.

Тарвердиева М.И. 1978. Суточный ритм питания камчатского краба // Биол. моря. № 3. С. 91–95.

Тертицкая А.Г., Ковачева Н.П. 2005. Опыт содержания красного болотного рака (*Procambarus clarkii*) в искусственных условиях // Материалы II Международного семинара «Беспозвоночные в коллекциях зоопарков», 15-20 ноября 2004 года, Москва / Московский зоопарк. С. 180–182.

Тертицкая А.Г. Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2006а. Агрессивное поведение в разноразмерных группах красного болотного рака (*Procambarus clarkii*) при содержании в искусственных условиях // Тезисы докладов VII Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным. М.: ВНИРО. С. 300–302.

Тертицкая А.Г., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2006б. Агрессивное поведение в разноразмерных группах гигантских пресноводных креветок (*Macrobrachium rosenbergii*) при содержании в искусственных условиях // Тезисы докладов VII Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным. М.: ВНИРО. С. 298–300.

Уитон Ф.У., Лосон Т.Б. 1989. Производство продуктов питания из океанических ресурсов. М.: Агропромиздат. 415 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. // Материалы Междунар. научн. конф. «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем». Апатиты. С. 257–248.

Фёдорова З.В. 1992. Тенденции развития культивирования беспозвоночных // Рыбн. хоз-во. Сер. Аквакультура. Информ. пакет: Тенденции развития аквакультуры за рубежом. М.: ВНИЭРХ. Вып. 2. С. 1–10.

Федосеев В.Я., Родин В.Е. 1986. Воспроизводство и формирование популяционной структуры камчатского краба // Сб. научн. тр.: Динамика численности промысловых животных Дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 35–46.

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. 1999а. Воспроизводство камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в заливе Посыета // Материалы II регион. конф. студентов и аспирантов по актуальным проблемам морской биологии, экологии, биотехнологии. Владивосток: ДВГУ. С. 153–154.

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., Григорьева Н.И. 2001а. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в заливе Посыета (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО: Биология, состояние запасов и условия обитания промысловых гидробионтов Дальневосточных морей. Т. 128. Часть II. С. 495–500.

Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. 2001б. Способ воспроизводства крабов (варианты) / Патент 2174750 Россия. Бюл. № 29.

Федотов В.П., Холодкевич С.В., Строчило А.Г. 2000. Изучение сократительной активности сердца раков с помощью нового неинвазивного метода // Ж. Эвол. Биох. Физиол. Т. 36. С. 219–222.

Федотов В.П., Холодкевич С.В., Строчило А.Г. 2002. Особенности циклической активности сердца раков *Astacus astacus* L. в различных функциональных состояниях // Ж. эвол. биох. и физиол. Т.38. С.36–44.

Фенюк В.Ф. 1945. Анализ содержимого желудков камчатского краба // Изв. ТИНРО. Т. 19. С. 71–78.

Хмелева Н.Н., Гигиняк Ю.Г., Кулеш В.Ф. 1988. Пресноводные креветки. М.: Агропромиздат. 128 с.

Хмелева Н.Н. 1990. Общие принципы исследований и закономерности функционирования вида в пределах ареала // Сб. научн. тр. Вид в ареале: биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск: Наука и техника. С. 9–15.

Хмелева Н.Н., Кулеш В.Ф., Алехнович А.В., Гигиняк Ю.Г. 1997. Экология пресноводных креветок. Минск: «Беларуская навука». 254 с.

Холодкевич С.В. 2007. Биоэлектронный мониторинг уровня токсичности природных и сточных вод в реальном времени // Экологическая химия. Т. 16. № 4. С. 223–232.

Холодкевич С. В., Иванов А. В., Корниенко Е. Л., Куракин А. С. 2007. Способ биологического мониторинга окружающей среды (варианты) и система для его осуществления / Бюл. изобр. №29. Патент РФ № 2308720 С1. МПК G01N 33/18 (2006.01). G01N 21/17 (2006.01).

Хорошко А.И., Москвин А.Ф., Волобоев С.П., Морозов А.В. и др. 2002. Способ товарного выращивания гигантской пресноводной креветки / Патент № 2180775. Россия. МПК А01К61/00. Бюлл. № 9.

Цукерзис Я.М., Шаштояк И.А., Тамкявичене Е.А. и др. 1977. Каннибализм у широкопалого рака // Тр. Академии Наук Литовской ССР. Сер. В. Т. 3. Вып. 79. С. 97–103.

Чебанов С.М. 1965. Некоторые данные о биологии камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) в Бристольском заливе // Тр. ВНИРО. Т. 58. С. 91–94.

Червяков Б.В. 1991. Разведение пресноводных креветок // Рыбн. хоз-во. № 3. С. 35–39.

Шунтов В.П. 1998. Современный статус биологических ресурсов Охотского моря // Рыбн. хоз-во. № 4. С. 40–41.

Эпельбаум А.Б. 2002. Афагия глаукотое камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // Тез. докл. VI Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным. М.: ВНИРО. С. 67–69.

Эпельбаум А.Б., Ковачева Н.П. 2003. Исследование рационов личинок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) при культивировании в установках с замкнутым циклом водоиспользования // Материалы Междунар. симпози. «Холодноводная аквакультура: старт в 21 век». М.: ФГНУ «Росинформагротех». С. 182–183.

Эпельбаум А.Б. 2004. Питание камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на ранних стадиях онтогенеза в искусственных условиях: Дисс. канд. биол. наук. М. 24 с.

Эпельбаум А.Б., Ковачева Н.П., Кряхова Н.В. 2005. Использование искусственных кормов при культивировании личинок камчатского краба // Материалы II Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». М.: ВНИРО. С. 175–178.

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.

Abele L.G., Blum N. 1977. Ecological aspects of the freshwater decapod crustaceans of the Perlas Archipelago, Panama // Biotropica. V. 9 № 4. P. 239–252.

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* // Fish. Sci. (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* // Fish. Sci. (Tokyo). V. 63. № 5. P. 746–754.

Ackefors H. 2000. Freshwater crayfish farming technology in the 1990s: a European and global perspective // Fish and fisheries. V. 1. P. 337–359.

Adams C.F., Paul A.J. 1999. Phototaxis and geotaxis of light-adapted zoeae of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) in the laboratory // J. Crust. Biol. V. 19 P. 106–110.

Adisukresno S., Escritor G., Mintardio K. 1982. Mass production of *Macrobrachium* in Brackishwater Aquaculture Development Centre (BADC) Jepara, Indonesia // Giant Prawn Farming Select. Pap. P. 143–156.

Al-Harbi Ahmed H. 2003. Bacterial flora of freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de Man), cultured in concrete tanks in Saudi, Arabia // J. Appl. Aquacult. V. 14. № 1–2. P. 113–124.

- Alston D.E., Sampaio C.V.S.** 2000. Nursery system and Management // Freshwater Prawn Culture. / New M.B., Valenti W.C. (Ed.) New York. P. 112–125.
- Ang K.J., Law Y.K.** 1991. Fecundity changes in *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) during egg incubation // Aquaculture and Fisheries Management. V. 22. P. 1–6.
- Anger K.** 1996. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda, Anomura) // Mar. Biol. V. 126. P. 283–296.
- Armstrong D., Wainright T.C., Jensen G.C., Dinnel P.A. et al.** 1993. Taking refuge from bycatch issue: red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) and trawl fisheries in the Bering sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. P. 1993–2000.
- Barker P.L., Gibson R.** 1977. Observations on the feeding mechanism, structure of the gut and digestive physiology of the european lobster *Homarus gammarus* (L.) (Decapoda, Nephropidae) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 26. P. 297–324.
- Barki A., Levi T., Shrem A., Karplus I.** 1997. Ration and spatial distribution of feed affect survival, growth, and competition in juvenile red-claw crayfish *Cherax quadricarinatus*, reared in the laboratory // Aquacult. V. 148. P. 169–177.
- Bigford T.E.** 1979. Ontogeny of light and gravity responses in rock crab larvae (*Cancer irroratus*) // Mar. Biol. V. 52. P. 69–76.
- 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.
- Body A.G., Murai T.** 1986. Prawn culture in Japan // Austral. Fish. V. 45. № 4. P. 6–10.
- Bookhout C.G.** 1964. Salinity effects on the larval development of *Pagurus bernhardus* (L.) reared in the laboratory // Ophelia. V. 1. № 2. P. 275–294.
- Bookhout C.G.** 1972. Larval development of the hermit crab *Pagurus alatus* reared in the laboratory // Crustaceana. V. 22. P. 215–238.
- Bouvier L.** 1896. Sur la classification des Lithodines // Annales des sciences naturelles. Zoologie. Ser. 8. V. 18. P. 72–77.
- Brock J.A.** 1983. Diseases (infectious and non-infectious), metazoan parasites, predators, and public health considerations in *Macrobrachium* culture and fisheries // Handbook of mariculture. Crustacean Aquaculture. Florida: CRC Press. V. 1. P. 329–370.
- Brodersen C.C., Rounds P.M., Badcock M.M.** 1990. Diet influences cannibalism in laboratory- held juvenile red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) // Shirley T.C., A.J. Paul. Proc. Int. Symp. on King and Tanner Crabs. Alaska: Anchorage. P. 377–382.
- Burton R.S.** 1979. Depth regulatory behavior of the first stage zoea larvae of the sand crab *Emerita analoga* Stimpson (Decapoda: Hippidae) // J. Exper. Mar. Biol. Ecol. V. 37. P. 255–270.
- Campodonico I., Guzman L.** 1981. Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions (Decapoda, Anomura, Lithodidae) // Crustaceana. V. 40. P. 272–285.
- Chen J.C., Chin T.S.** 1988. Acute toxicity of nitrite to tiger prawn, *Penaeus monodon*, larvae // Aquacult. V. 69. № 3-4. P. 253–262.
- Chen L., Jiang H., Zhou Z., Yang J. et al.** 2000. Effects of omega-3 HUFA on survival rate and body fatty acids composition of *Eriocheir sinensis* larvae // J. Fish. China. V. 24. № 5. P. 448–452.
- Coffin H.G.** 1958. The laboratory culture of *Pagurus samuelis* (Stimpson) (Crustacea, Decapoda) // Walla College Publ. V. 22. P. 1–5.
- Cohen D., Ra'anan Z., Barnes A.** 1983. Production of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* in Israel. 1. Integration into fish polyculture systems // Aquacult. V. 31. P. 67–76.

- Colorni A.** 1985. A study on the bacterial flora of giant prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, larval feed with *Artemia salina* nauplii // Aquacult. V. 49. № 1. P. 1–10.
- Coyle S., Dasgupta S., Tidwell J.H.** 2003. Effects of stocking density on nursery production and economics of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* // J. Appl. Aquacult. V. 14. № 1–2. P. 137–148.
- Cronin T.W., Forward Jr. R.B.** 1980. The effects of starvation on phototaxis and swimming of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi* // Biol. Bull. V. 158. P. 283–294.
- D'Abramo L.R., Daniels W.H., Sullivan J.A.** 1997. Intercropping of red swamp crayfish *Procambarus clarkii* and the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* // Abstr. of Aquaculture' 1997. Seattle: World Aquaculture Society. P. 98.
- D'Abramo L.R., New M.B.** 2000. Nutrition, feeds and feeding // Freshwater Prawn culture: the farming of *Macrobrachium rosenbergii*. / New M.B., Valenti W.C. (Eds.) UK. P. 203–220.
- Daniels W.H., D'Abramo L.R., Parseval L.D.** 1992. Design and management of a closed, recirculating clearwater hatchery system for freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii* De Man, 1879 // J. of Shellfish Res. V. 11. P. 65–73.
- Daniels W.H., D'Abramo L.R.** 1994. Pond production characteristics of freshwater prawns *Macrobrachium rosenbergii* as influenced by the stocking of size-graded populations of juveniles // Aquacult. V. 122. P. 33–45.
- Dawirs R.R.** 1981. Elemental composition (C, N, H) and energy in the development of *Pagurus bernhardus* (Decapoda: Paguridae) megalopa // Mar. Biol. V. 64. P. 117–123.
- Dew C.B.** 1990. Behavioral ecology of podding Red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. № 10. P. 1944–1958.
- Diaz G.G., Kazahara S.** 1987. The morphological development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) larvae // J. Fac. Appl. Biol. Sci. V. 26. № 1–2. P. 43–56.
- 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.
- Dugan C.C., Hagood R.W., Frakes T.A.** 1975. Development of spawning and mass larval rearing techniques for brackish–freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae) // Fla Mar. Res. Publs. V. 12. P. 1–28.
- Eble A.** 1979. *Macrobrachium* culture in the United States // Proc. Natl. Shellfish. Assoc. V. 69. P. 129–136.
- 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 // Aquacult. Nutrition. V. 11. № 6. P. 455–461.
- 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 behaviour // J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom. V. 86. № 2. P. 317–333.
- Epelbaum A.B., Borisov R.R., Kovatcheva N.P.** 2007. Ontogeny of light response in the early life history of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Anomura: Lithodidae) // Mar. Freshwater Behav. Physiol. V. 40. № 1. P. 33–42.
- Factor J.R.** 1981. Development and metamorphosis of the digestive system of larval lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae) // J. Morphol. V. 169. P. 225–242.
- Factor J.R.** 1995. The digestive system // Biology of the lobster *Homarus americanus*. / Factor J. R. (Ed.) Acad. Press: New York. P. 395–440.
- FAO.** 2004. Aquaculture production statistics 1992–2002 // FAO Fisheries Circular 815. Rome: FAO.
- Figler M.H., Cheverton H.M., Blank G.S.** 1999. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): the influence of sex differences, relative size, and prior residence // Aquacult. V. 178. P. 63–75.

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.

Forward J.R.B., Costlow J.D. 1974. The ontogeny of phototaxis by larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi* // Mar. Biol. V. 26. P. 27–33.

Forward J.R.B. 1986. A reconsideration of the shadow response of a larval crustacean // Mar. Behav. Physiol. V. 2. P. 99–113.

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 // Proc. Internat. symp. on King and Tanner Crabs. Alaska: Anchorage. P. 119–131.

Frusher S.D. 1983. The ecology of juvenile penaeid prawns, mangrove crab (*Scylla serrata*) and the giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) in the Purari Delta // Purari Trop. Environ. High Rainfall River. Basin. P. 341–353.

Gao S., Zou D. 1994. Toxicity of nitrite to the larvae of *Penaeus penicillatus* // J. Oceanogr. Taiwan Strait. V. 13. № 3. P. 236–239.

Glude J. 1988. The development of Sabana Grande Prawn Farm // Aquacult. Mag. V. 14. № 1. P. 4–8.

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.

Gonor S.L., Gonor J.J. 1973. Feeding, cleaning and swimming behavior in larval stages of porcellanid crabs (Crustacea: Anomura) // Fish. Bull. Natn. Ocean. Atmos. Admn. V. 71. № 1. P. 225–234.

Guerao G., Abello P. 1996. Morphology of the prezoa and first zoea of the deep-sea spider crab *Anamathia rissoana* (Brachyura, Majidae, Pisinae) // Scientia Marina (Barcelona). V. 60. № 2–3. P. 245–251.

Hague S. 1980. Studies on the larval rearing development and anatomy of the larval and adult fore gut of *Macrobrachium rude*, Heller, 1862 // M. Sci. Thesis, Dept. Zool. Dacca. P. 134–137.

Harms J. 1992. Larval development and delayed metamorphosis in the hermit crab *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Crustacea, Diogenidae) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 156. № 2. P. 151–160.

Haynes E. 1982. description of the larvae of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, reared in the laboratory // Fish. Bull. V. 80. P. 305–313.

Hoffman E.G. 1968. Description of laboratory-reared larvae of *Paralithodes platypus* (Decapoda, Anomura, Lithodidae) // J. Fish. Res. Bd. Can. V. 25. № 3. P. 439–455.

Holdich D.M. 2002. Biology of freshwater crayfish. Nottingham: Blackwell Sci. 702 p.

Holthuis L.B. 1980. FAO Species Catalogue. Shrimps and Prawns of the World // FAO Fish. Synopsis. V. 1. № 125. P. 1–107.

Hong S.Y. 1988. The prezoal in various decapod crustaceans // J. Natural History. V. 22. № 4. P. 1041–1075.

Hunte W. 1980. The larval development of the shrimp // Carib. J. Sci. V. 15. № 3–4. P. 49–68.

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.

Ivanov B.G. 2002. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Eastern Okhotsk Sea: Problems of Stock Management and Research // Crabs in cold water regions: biology, management, and economics. / Paul A.J. et al. (Ed.) Alaska: Anchorage. Univ. Alaska sea grant rep. P. 651–680.

Jayasankar P., Muthu M.S. 1983a. Toxicity of ammonia to the larvae of *Penaeus indicus* // Indian J. Fish. V. 30. № 1. P. 1–12.

Jayasankar P., Muthu M.S. 1983b. Toxicity of nitrite to the larvae of *Penaeus indicus* // Indian J. Fish. V. 30. № 2. P. 231–240.

Kanazawa A., Teshima S., Kobayashi T., Iwashita T. et al. 1983. Rearing of the larval crab, *Portunus trituberculatus*, with the artificial microparticulate diets // Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ. V. 32. P. 121–127.

Karplus I., Hulata G. 1986. The effect on density of *Macrobrachium rosenbergii* prior to stocking on their population structure and weight distribution // Aquacult. V. 52. № 4. P. 307–320.

Karplus I., Hulata G. 1990. Effect of age at metamorphosis on population structure and production of *Macrobrachium rosenbergii* in polyculture ponds // The Israel Journal of Aquaculture-Bamidgeh. V. 42. № 4. P. 122–127.

Karplus I., Barki A., Israel V., Cohen S. 1991. Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii*. II. The “leapfrog” growth pattern // Aquacult. V. 96. № 3–4. P. 353–365.

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.

Khanam S.F., Khan S., Ali S. 1985. On the embrionic development of *Macrobrachium dayanus* (Henderson, 1839) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) // Bangladesh J. Zool. V. 13. P. 55–61.

Khmeleva N.N., Kulesh V.F., Guiguiniak Y.G. 1989. Growth potentialities of the giant tropical prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man), in waste-heat discharge waters of a Thermoelectric Power Station // Aquacult. V. 81. P. 111–117.

Kholodkevich S.V., Fedotov V.P., Kuznetsova T.V., Ivanov A.V. et al. 2007. Fiber-optic remote biosensor systems for permanent biological monitoring of the surface waters quality and bottom sediments in the real time // <http://www.ices.dk/products/CMdocs/CM-2007/I/I-pdf>.

Kibria G. 1981. Rearing of the giant prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) larvae in green water // Bangladesh J. Zool. V. 9. № 2. P. 145–150.

Kobayashi T., Takeuchi T., Arai D., Sekiya S. 2000. Suitable dietary levels of EPA and DHA for larval mud crab during *Artemia* feeding period // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 66. № 6. P. 1006–1013.

Konishi K., Quintana R. 1987. The larval stages of *Pagurus brachiomastus* (Thallwitz, 1892) (Crustacea, Anomura) reared in the laboratory // Zool. Sci. V. 4. P. 349–365.

Konishi K. 1994. Larval development of *Paralomis hystrix* (De Haan, 1846) (Crustacea, Anomura, Lithodidae) under laboratory conditions // Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult. V. 23. P. 43–54.

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 / Paul A.J. et al. (Eds.) Alaska: Anchorage. Univ. Alaska sea grant rep. P. 273–282.

Kovatcheva N.P. 2002. Artificial breeding of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* in the coast farms as a method of restoration its natural populations: biotechnological aspects // Internat. confer. «Aquaculture Europe 2002: Seafarming – today and tomorrow». Italy: Trieste. V. 32. P. 280.

Kovatcheva N., Epelbaum A. 2003. Study on the early development of laboratory reared red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a recycling water system // Abstr. of Internat. confer. «Aquaculture Europe 2003: Beyond Monoculture». Norway: Trondheim. V. 33. P. 232–233.

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. 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, March 14-15. University of Alaska Sea Grant Report No. AK-SG-07-01. P. 8–18.

Kovatcheva N.P., Borisov R.R., Kryahova N.V. 2006a. The effect of temperature, food, and shelter availability on growth and survival rate of red king crab *Paralithodes camtschaticus* juveniles // Abstr. of contributions presented at the Internat. conf. «Aquaculture Europe». Italy: Florence. P. 488.

Kovatcheva N.P., Epelbaum A.B., Kalinin A.V., Borisov R.R. et al. 2006b. Early life history stages of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // Biology and culture. Moscow: VNIRO. 116 p.

Kovatcheva N.P. 2007a. Maintenance of red king crab stocks in the North Pacific using mariculture methods // Abstr. of contributions presented at North Pacific Marine Science Organization Sixteenth Annual Meeting. Canada: Victoria. P. 183.

Kovatcheva N.P. 2007b. Study on the growth and development of laboratory reared red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a recycling water system // Abstr. of contributions presented of 8th International Marine Biotechnology Conference. Israel: Eilat. P. 187.

Kovatcheva N.P., Vasilev R.M., Parshin-Chudin A.V. 2007. Recent development in aquaculture methods of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) cultivation in Russia // Abstr. of the annual meeting of the Aquaculture Europe 2007. Turkey: Istanbul. P. 585.

Kruse G.N. 1993. Biological perspective on crab management in Alaska // Proc. Int. Symp. Manag. Strat. Exploit. Popul. Alaska Sea Grant College Progr. Rpt. 93–02. Fairbanks: Univ. of Alaska. P. 355–384.

Kurata H. 1959. Studies on the larva and post-larva 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. 1–9.

Kurata H. 1960b. Studies on the larva and post-larva of *Paralithodes camtschatica*. III. The influence of temperature and salinity on the survival and growth of the larva // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. V. 21. P. 9–14.

Kurata H. 1964. Larvae of decapod Crustacea of Hokkaido. 6. Lithodidae (Anomura) // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. V. 29. P. 49–66.

Kuzmin S.A., Olsen S. 1994. Barents Sea king crab (*Paralithodes camtschaticus*). The transplantation experiments were successful. ICES CM. K: 12. 12 p.

Kwon C.S. 1982. Life history of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) reared in the laboratory // Collect. Breed. V. 44. № 2. P. 376–381.

Kwong V. 1984. Rearing *Macrobrachium rosenbergii* larvae in Fiji // Aquacult. V. 40. № 4. P. 367–370.

Latz M.I., Forward Jr. R.B. 1977. The effect of salinity upon phototaxis and geotaxis in a larval crustacean // Biol. Bull. V. 153. P. 163–179.

Lavens P., Sorgeloos P. 1996. Manual on the production and use of live food for aquaculture. FAO Fish. Technical Paper. Rome. 295 p.

Lee C.L., Fielder D.R. 1982. Reproductive cycle and female breeding dress in the freshwater prawn *Macrobrachium australiense* Holthuis, 1950 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) // Proc. Roy. Soc. Queensl. V. 93. P. 71–77.

Lemmens J.W., Knott B. 1994. Morphological changes in external and internal feeding structures during the transition phyllosoma – puerulus – juvenile in the western rock lobster (*Panulirus cygnus*: Decapoda: Palinuridae) // J. Morphol. V. 220. P. 271–280.

Levine D., Heukelem M.L.V., Sulkin S.D. 1982. The use of microencapsulated diets on the study of the nutritional requirements of larvae of the mud crab, *Eurypanopeus depressus* (Smith) // Proc. of the 2nd Internat. confer. on aquaculture nutrition: biochemical and physiological approaches to shellfish nutrition. № 2. P. 424.

Liao I. 1986. General introductoin to prawn pond sond system in Taiwan // Agricult. Eng. V. 5. № 2-4. P. 219–234.

Ling S.W., Merican A.B.O. 1961. Notes on the life and habits of the adult and larval stages of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) // Ptoc. Indo-Pacific Counc. V. 9. № 2. P. 55–60.

Ling S.W. 1967. Methods of rearing and culturing *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) // FAO World Sci. confer. on biology and culture of shrimps and prawns. Exp. Pap. Agenda item 8. FR: BCSP. NE 31. P. 1–11.

Ling S.W. 1969. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) // FAO Fish. Report. V. 57. № 3. P. 589–606.

Loher T., Armstrong D.A. 2000. Effects of habitat compecity and relative larval supply on the establishment of early benthic phase red king crab (*Paralithodes camtschatica* Tilesius, 1815) populations in Auke Bay, Alaska // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 245. P. 83–109.

Lovrich G.A., Sainte-Marie B. 1997. Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O.Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 211. P. 225–245.

Mann D.L., Asakawa T., Pizzutto M., Keenan C.P. et al. 2001. Investigations of an Artemia-based diet for larvae of the mud crab *Scylla serrata* // Asian Fish. Sci. V. 14. № 2. P. 175–184.

Marques H.L., Lombardi J.V., Boock M.V. 2000. Stocking densities for nursery phase culture of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* // Aquacult. V. 187. № 1. P. 127–132.

Marukawa A. 1933. Biology, fishery research of Japanese king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Imperial Fish. Exp. Stat. V. 4. P. 1–37.

Matsura 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.

McLaughlin P.A. 1983. Internal anatomy and physiological regulation / Mantel L.H. The biology of Crustacea. Academic Press, New York. V. 5. P. 1–52.

McLaughlin P.A., Paul J.M. 2002. Abdominal tergite and pleopod changes in *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 (Crustacea: Decapoda: Anomura: Lithodidae) from megalopa to juvenile // Proc. of the Biol. Soc. of Washington. New York. V. 115. № 1. P. 138–147.

McMachon J.W. 1965. Some physical factors influencing the feeding behavior of *Daphnia magna* Straus // Canad. J. Zool. V. 43. № 4. P. 603–611.

McMurray G., Vogel A.H., Fishman P.A., Armstrong D.A. et al. 1984. Distribution of larval and juvenile red king crab (*Paralithodes camtschatica*) in Bristol Bay // US Dep. Commerce. NOAA. OCSEAP. Final Report. V. 53. P. 267–477.

Mires D. 1983. The development of freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) culture in Israel // Bamidgeh. V. 35. № 3. P. 63–72.

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 camtschatica*) // Proc. Internat. symp. of Crabs from High Latitude Habitats. Alaska: Anchorage. Univ. Alaska sea grant rep. № 2. P. 665–674.

Nagamine C.M., Knight A.W. 1980. Development, maturation and function of some sexually dimorphic structures of the Malaysian Prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Decapoda, Palaemonidae) // Crustaceana. V. 39. № 2. P. 141–152.

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.

Nakanishi T. 1987. Rearing conditions of eggs, larvae and postlarvae of king crab *Paralithodes camtschatica* // Bull. Jpn. Sea Nat. Fish. Res. Inst. V. 37. P. 57–161.

Nakanishi T. 1988. Effects of environment on seedlings of the king crab, *Paralithodes camtschatica* // Environmental quality and aquaculture systems. NOAA Tech. Rep. NMFS. / Sinderman C. J. (Ed.) Seattle. V. 69. P. 25–35.

Nair K.K.C., Branislav M., Rosenthal H., Jayalakshmi K.V. et al. 1999. Experimental studies on the cannibalistic habit of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) // Proc. of the 4th Indian Fish. Forum. Mangalore: Asian Fish. Soc. P. 227–232.

Nash G. 1987. Idiopathic muscle necrosis in the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* de Man, cultured in Thailand // J. Fish. Dis. V. 10. № 2. P. 109–120.

New M.B., Singholka S. 1985. Freshwater prawn farming. A manual for the culture of *Macrobrachium rosenbergii*. FAO Fish. Technical Paper. Rome. V. 225. Rev. 1. 118 p.

New M.B., Csavas I. 1993. A summary of information on aquafeed production in eleven Asian countries // Proc. of the FAO/AADCP. Farm-made aquafeeds. / M.B.New, A.G. Tacon, I. Csavas (Eds.). Bangkok: AADCP, Bangkok. P. 397–419.

New M.B. 1995. Status of freshwater prawn farming: a review // Aquacult. Res. V. 26. P. 1–54.

New M.B., Valenti W.C. 2000. Freshwater prawn culture. The farming of *Macrobrachium rosenbergii*. Nottingham: Blackwell Sci. 443 p.

Nishida S., Quigley B.D., Booth J.D., Nemoto T. et al. 1990. Comparative morphology of the mouthparts and foregut of the final-stage phyllosoma, puerulus and post-puerulus of the rock lobster *Jasus edwardsii* (Decapoda, Palinuridae) // J. Crust. Biol. V. 10. P. 293–305.

Ogawa Y., Kakuda S., Hayashi K.I. 1981. On the mating and spawning behaviour of *Macrobrachium nipponense* (de Haan) // J. Fac. Appl. Biol. Sci. V. 20. № 1. P. 65–69.

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.

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.

Ostrensky A., Poersch L.H. 1992. Acute toxicity of nitrite on larval rearing pink shrimp *Penaeus paulensis* Perez-Farfante, 1967 // Neritica. V. 7. № 1-2. P. 101–107.

Otto F.S., Forward Jr. R.B. 1976. The effects of temperature upon phototaxis and geotaxis by larvae of the crab *Rhitropanopeus harrisi* // J. Exper. Mar. Biol. Ecol. V. 23. P. 97–107.

Passano L., Talbot E., Waterman H.A. 1960. Molting and its control // Physiol. Crust. V.1. P. 473–536.

Paul A.J., Paul J.M., Shoemaker P.A., Feder H.M. 1979. Prey concentrations and feeding response in laboratory-reared stage-one zoeae of king crab, snow crab, and pink shrimp // *Transact. American Fish. Soc.* V. 108. P. 440-443.

Paul A.J., Paul J.M., Coyle K.O. 1989. Energy sources for first-feeding zoeae of king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) (Decapoda, Lithodidae) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 130. P. 55-69.

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.

Pavel D.L. 1986. Polyculture of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, with post-larval and juvenil prawns, *Macrobrachium rosenbergii* // *J. World Maricult. Soc.* V. 16. P. 464-470.

Peebles J.B. 1979. The roles of prior residence and relative size in competition for shelter by the Malaysian prawn *Macrobrachium rosenbergii* // *Fish. Bull.* V.76. № 4. P. 905-911.

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.

Ra'anani Z., Cohen D. 1984a. The effect of group interactions on the development of size distribution in *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) juvenile populations // *Biol. Bull.* V. 166. P. 22-31.

Ra'anani Z., Cohen D. 1984b. The production of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* in Israel: The effect of added substrates on yields in a monoculture system // *Israeli J. of Aquacult.* V. 36. № 2. P. 35-40.

Ra'anani Z., Sagi A. 1985. Alternative mating strategies in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) // *Biological bull.* V. 169. P. 592-601.

Rao R.M. 1967. Studies on the biology of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) of the Hooghly estuary with notes on its fishery // *Proc. Nat. Inst. Sci. India.* V. 33. № 5. P. 252-279.

Rao R.M. 1991. Reproductive biology of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) from lake Kolleru (Andhra Pradesh) // *Indian J. Animal Sci.* V. 61. P. 780-787.

Rice A.L. 1964. Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behavior of some marine animals // *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom.* V. 44. P. 163-175.

Rice A.L., Ingle R.W. 1975. The larval development of *Carcinus maenas* (L.) and *C. mediterraneus* (Czerniavsky) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) reared in the laboratory // *Bull. British Museum.* V. 28. P. 103-119.

Ryther O.P., Williams L.D., Kneale D.C. 1977. A freshwater waste recycling-aquaculture system // *Fla. Sci.* V. 40. № 2. P. 130-135.

Sagi A., Ra'anani Z. 1988. Morphotypic differentiation of males of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*: changes in the midgut glands and the reproductive system // *J. Crust. Biol.* V. 8. № 1. P. 43-47.

Sakthivel M. 1987. Major problems confronting shrimp aquaculture in India // *Seafood Exp. J.* V. 19. № 12. P. 23-30.

Sandifer P.A., Hopkins J.S., Smith T.J. 1975. Observations on salinity tolerance and osmoregulation in laboratory reared *Macrobrachium rosenbergii* post-larvae (Crustacea: Caridea) // *Aquacult.* V. 6. P. 103-114.

Sandifer P.A., Smith T.J. 1985. Freshwater prawns // Report on the experiments to develop aquaculture techniques for *Paralithodes camtschaticus*. / Hunner J.V., Brown E.E. (Eds.) Westport. P. 63-125.

- Sato S. 1958. Studies on larval development and fishery biology of king crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab. V. 17. P. 102.
- Sato S., Tanaka S. 1949a. Study on the larval stage of *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). I. About morphological research // Hokkaido Fish. Exp. Stat. Res. Rep. V. 1. № 1. P. 7-24.
- Sato S., Tanaka S. 1949b. Study on the larval stage of *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Sci. Pap. Hokkaido Fish. Sci. Inst. V. 3. P. 18-27.
- Scott G. 1988. Polyculture of giant malaysian prawn and the golden shiner in southwestern Louisiana // J. World Aquacult. Soc. V. 19. № 3. P. 118-126.
- Shelton R.G.J., Laverack M.S. 1970. Receptor hair structure in the lobster *Homarus gammarus* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 4. № 3. P. 201-210.
- Sherif S., Lacques M. 1996. Prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) culture in earthen ponds in the Nile delta // J. Aquacult. V. 48. № 4. P. 201-218.
- Shimizu J. 1939. Outline of the rearing experiment on king crab zoea // Hokkaido Pref. Fish. Exp. Stat. Ten-day Rep. V. 327. P. 1-408.
- Shirley S.M., Shirley T.C. 1987. Photoresponses and swimming ability of red king crab larvae // American Zool. V. 27. № 4. P. 103.
- Shirley S.M., Shirley T.C. 1988. Behavior of red king crab larvae: phototaxis, geotaxis and rheotaxis // Mar. Behav. Physiol. V. 13. P. 369-388.
- Shirley S.M., Shirley T.C. 1989a. Diel feeding periodicity of larvae of the red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Proc. Internat. King and Tanner crabs symp. Alaska: Anchorage, Univ. Alaska sea grant rep. P. 233-244.
- Shirley S.M., Shirley T.C. 1989b. Interannual variability in density, timing and survival of Alaskan red king crab, *Paralithodes camtschatica*, larvae // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 54. P. 51-59.
- Shirley T.C., Shirley S.M. 1989c. Temperature and salinity tolerances and preferences of red king crab larvae // Mar. Behav. Physiol. V. 16. P. 19-30.
- Shirley T.C., Shirley S.M., Korn S. 1989. Incubation period and Growth of female red king crabs: Effects of temperature // Proc. Internat. symp. on King and Tanner Crabs. Alaska: Anchorage. P. 51-63.
- Shirley T.C., Zhou S. 1997. Lecithotrophic development of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura, Lithodidae) // J. Crust. Biol. V. 17. P. 207-216.
- Shokita S. 1985. Larval development of the palaemonid prawn, *Macrobrachium grandimanus* (Randall), reared in the laboratory, with special reference to larval dispersal // Zool. Sci. V. 2. № 5. P. 785-803.
- Shrimp progress Mega Fisch unveils reverse-flow system. 1999. // Fish Farm. Int. V. 26. № 10. P. 9-10.
- Soderback B. 1994. Interactions between two freshwater crayfish species and a predatory fish // Oecologia. V. 100. P. 229-235.
- 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.
- 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., 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., 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. 2003. Settlement, substrate preference, and survival of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) glaucotoe on natural substrata in the laboratory // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 283. P. 63–78.

Stevens B.G., Swiney K.M. 2005. Post-settlement effects of habitat type and predator size on cannibalism of glaucotoe and juveniles of red king crab *Paralithodes camtschaticus* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 312. P. 1–11.

Strathman R.R. 1985. Feeding and non feeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 16. P. 339–361.

Sulkin S.D. 1975a. The influence of light in the depth regulation of crab larvae // Biol. Bull. V. 148. P. 333–343.

Sulkin S.D. 1975b. The significance of diet in the growth and development of larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus*, under laboratory conditions // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 20. P. 119–135.

Sulkin S.D., Epifanio C.E. 1975. Comparison of rotifers and other diets for rearing early larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathburn // Estuar. Coast. Mar. Sci. V. 3. P. 109–113.

Sulkin S.D., McKeen G.L. 1999. The significance of feeding history on the value of heterotrophic microzooplankton as prey for larval crabs // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 186. P. 219–225.

Suprayudi M.A., Takeuchi T., Hamasaki K. 2004. Essential fatty acids for larval mud crab *Scylla serrata*: implications of lack of the ability to bioconvert C18 unsaturated fatty acids to highly unsaturated fatty acids // Aquacult. V. 231. № 1–4. P. 403–416.

Takeuchi I. 1962. On the distribution of zoeal larvae of king crab, *Paralithodes camtschatica*, in the southeastern Bering Sea in 1960 // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. V. 24. P. 163–170.

Takeuchi T., Nakamoto Y., Hamasaki K., Sekiya S. et al. 1999a. Requirements of n-3 highly unsaturated fatty acids for larval swimming crab *Portunus trituberculatus* // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 65. P. 797–803.

Takeuchi T., Sato N., Sekiya S., Shimizu T. et al. 1999b. The effect of dietary EPA and DHA on the molting rate of larval swimming crab *Portunus trituberculatus* // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 65. P. 998–1004.

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.

Thompson F.L., Abreu P.C., Wasielesky W. 2002. Importance of biofilm for water quality and nourishment in intensive shrimp culture // Aquacult. V. 203. № 3–4. P. 263–278.

Tidwell J., Coyle S., Van Arnum A. 2001. Use of artificial substrates to maximize production of freshwater prawns in temperate climates // World Aquacult. V. 32. № 3. P. 40–42.

Tinh P.V. 1996. Kỹ Thuật Ươm Tôm Càng Xanh (*Macrobrachium rosenbergii*). Hồ Chí Minh: Nhà Xuất Bản Nông Nghiệp. 48 p.

Tsai S., Chen J. 2002. Acute toxicity of nitrate on *Penaeus monodon* juveniles at different salinity levels // Aquacult. V. 213. № 1–4. P. 163–170.

Uno Y., Kwon C.S. 1969. Larval development of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) reared in laboratory // J. Tokyo Univ. Fisher. V. 55. № 2. P. 179–190.

Use of artificial substrates to maximize production of freshwater prawns in temperate climates. 2001. / Tidwell J.H., Coyle S., VanArnum A., et al. (Eds.) / World Aquacult. V. 32. № 3. 42 p.

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.

Weber D.D. 1967. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* (TILESIIUS) // Int. North Pac. Fish. Comm. V. 21. P. 21-47.

Welsh J.H. 1932. Temperature and light as factors influencing the rate of swimming of the mussel crab, *Pinnotheres maculatas* // Biol. Bull. V. 63. P. 310-326.

Wespestad V.G., Livingston P.A., Reeves J.E. 1994. Juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) predation on Bering Sea red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) larvae as a cause of recruitment variation // ICES CM. V. 10. 17 p.

Wickins J.F., Lee D.O'C. 2002. Crustacean Farming. Ranching and Culture. Nottingham: Blackwell Sci. 420 p.

Wohlfarth J., Hulata J., Karplus I., Halevy A. 1985. Polyculture of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* in intensively manured ponds, and the effect of stocking rate of prawns and fish on their production characteristics // Aquacult. V. 46. № 2. P. 143-156.

Wolfe S.H., Felgenhauer B.E. 1991. Mouthparts and foregut ontogeny in larval, postlarval, and juvenile spiny lobster *Panulirus argus* (Decapoda, Palinuridae) // Zool. Scripta. V. 20. P. 57-75.

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.

Ymanaka K., Kuwabara R., Shio T. 1997. Larval development of a Japanese crayfish, *Cambaroides japonicus* (De Haan) // Bull. of Marine science. V. 61. № 1. P. 165-175.

Zagorsky I., Nemtseva D., Kovatcheva N., Vasiliev R. 2007. Development of methods for physiological control of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in cultivation process // Abstr. of the annual meeting of the Aquaculture Europe 2007. Turkey: Istanbul. P. 583-584.

Zamora F. 1988. Modern management boost shrimp output // Agribusiness Worldwide. V. 10. № 4. P. 28-31.

Zhang J., Rao G., Wang Z., Meng X. et al. 1998. Production effect of *Eriocheir sinensis* larvae culture with micro-capsulated diets to replace living foods // J. Shanghai Fish. Univ. V. 7. P. 235-240.

Zhao J.-H., Lam T.J., Guo J.-U. 1997. Acute toxicity of ammonia to the early-stage larvae and juveniles of *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1853 (Decapoda: Grapsidae) reared in the laboratory // Aquacult. Res. V. 28. № 7. P. 517-525.

Zheng Y., Fan H. 1998. Technique for prevention and treatment of common disease in seed-rearing of river crab // Shandong Fish. Yantai. V. 15. № 5. P. 31-34.

Zou D., Gao S. 1994. Toxicity of ammonia to larvae of *Penaeus penicillatus* // J. Oceanogr. Taiwan Strait. V. 13. № 2. P. 133-137.

ПРИЛОЖЕНИЕ

APPLICATION

Таблица 1. Схема экспериментов по культивированию *Paralithodes camtschaticus*, 2000–2006 гг.
Table 1. Experimental scheme in the cultivation process of the *Paralithodes camtschaticus*, 2000–2006

Типы экспериментов	Год	Место проведения эксперимента	Количество емк., шт.	Объем, л*; Площадь, м ^{2**}	Плотность посадки: шт./л*, шт./м ^{2**}	Продолжительность эксперимента: ч*, сут.	Температура воды, °С	Количество особей, шт.
Производители								
Транспорт:								
Японское море	2000	ВНИРО, ВВЦ	2	120*	0,033*	20*	1,5–5,0	4
Баренцево море	2001–2005	ВНИРО, ЦУРЭН	2	120*	0,033*	10–15	3,0–4,0	4
Передержка	2000–2005	ВНИРО, ВВЦ	1–2	1000–2000*, 7**	2–4**	10–15	3,0–4,0	25
Всего производителей								33
Личинки								
Морфологические исследования								
Плотность посадки	2000–2006 2000–2001 2002–2003 2004 2005 2006	ВНИРО	2–6 6	360–1080* 4,8*	25–110* 25*, 25–110*; 25–100*; 50–100*; 50*; 75*; 100*; 50–75*	30–35	7,0–9,0	150000
Фототаксис	2006						7,0–8,0	
зона IV при интенсивности света:			3	0,33*	30*			30
1,1×10 ⁹ ;			4	0,33*	30*			40
1,1×10 ¹⁰ ;			4	0,33*	30*			40
1,1×10 ¹³ ;			3	0,33*	30*			30
контроль								

Продолжение табл. 1
Continuation table 1

Типы экспериментов	Год	Место проведения эксперимента	Количество емк., шт.	Объем, л*; Площадь, м ^{2**}	Плотность посадки: шт./л*, шт./м ^{2**}	Продолжительность эксперимента: ч*, сут.	Температура воды, °С	Количество особей, шт.
Эксперименты с кормами:								
<i>Artemia</i> sp.	2004–2005	ВНИРО	2–4	1,6–3,2*	20–40*	30–35	7,0–8,0	180
комбикорма:								
корм для креветок								
EBI Star-0;	2001	ВНИРО	2	360*	25*	30–32	7,0–9,0	9000
Start 100;								
Start 300;	2004–2005	ВНИРО	6	4,8*	20–40*	32	7,0–8,0	180
Wean-Ex 100;			6	4,8*	20–40*	30–32		180
Wean-Ex 300;			6	4,8*	20–40*	30–32		180
Start 100 + <i>Artemia</i> sp.			6	4,8*	20–40*	30–32		180
Start 300 + <i>Artemia</i> sp.			6	4,8*	20–40*	30–32		180
Wean-Ex 100 + <i>Artemia</i> sp.			6	4,8*	20–40*	30–32		180
Wean-Ex 300 + <i>Artemia</i> sp.			6	4,8*	20–40*	30–32		180
суточные рационы зооза I–IV	2004–2005	ВНИРО	4	3,2*	30–40*	30–32	7,0–8,0	1368

Всего личинок

162428

Глаукомоз

Морфологические исследования

200

Типы экспериментов	Год	Место проведения эксперимента	Количество емк., шт.	Объем, л*, Площадь, м ^{2**}	Плотность посадки: шт./л*, шт./м ^{2**}	Продолжительность эксперимента: ч*, сут.	Температура воды, °С	Количество особей, шт.
Избирательность субстрата	2005	ВНИРО	1	80*	25*	20	10–11	2000
Фототаксис	2006	ВНИРО					10–11	
при интенсивности света:			4					20
1,1×10 ⁹ ;			4					20
1,1×10 ¹⁰ ;			4					20
1,1×10 ¹³ ;			2					10
контроль								2270
Всего глауктоз								
Молодь								
Морфологические исследования								150
Рост и развитие мальков	2004	ВНИРО	2	360* ≈1**	1000**	180	10–11	1000
Эксперименты по условиям выращивания и кормовые:	2005	ВНИРО	24	0,336**	1500**	130	7; 10; 13	504
мальки II–V стадий								
Рост и развитие годовиков и двухлеток	2003	ВНИРО	4	0,4**	0,13**	120	10	12
			2	0,4**	0,13**			6

Типы экспериментов	Год	Место проведения эксперимента	Количество емк., шт.	Объем, л*, Площадь, м ^{2**}	Плотность посадки: шт./л*, шт./м ^{2**}	Продолжительность эксперимента: ч, сут.	Температура воды, °C	Количество особей, шт.
Фототаксис мальков I стадии при интенсивности света:	2006	ВНИРО					10–11	
1,1×10 ⁹ ;			4	1*	5*			20
1,1×10 ¹⁰ ;			4	1*	5*			20
1,1×10 ¹³ ;			4	1*	5*			20
контроль			4	1*	5*			20
Всего молоди								1752
Итого всех стадий развития								166100

Table 2. Experimental scheme in the cultivation process of the *Macrobrachium rosenbergii* (1997–2003)

[illegible]

Типы экспериментов	Год	Место проведения эксперимента	Количество емк., шт.	Объем, л; площадь, м ² **	Плотность посадки: *шт./л, **шт./м ² дна, ***шт./м ² укрытия	Продолжительность эксперимента, сут.	Температура воды, °С	Количество особей, самки/самцы шт.
Послеличинок-ранняя молодь								
Ступенчатое снижение плотности посадки	1998	ВВЦ	8	52**	5000**; 2000**; 500**	30-45	27-30	200000
Оптимизация терморежима	2003	ВНИРО	4	200*	1,25*/625**; 1,25*/625**; 1,25*/625**; 1,25*/625**	30	26,1-28,0 28,1-30,0 30,1-32,0 32,1-34,0	250 250 250 250
Всего послеличиннок ранней молод								201000

Старшевозрастная молодь — особи товарного размера

Влияние начального веса:	1997	ВВЦ	4	5,31** 5,31** 5,31** 5,31**	65** 65** 65** 65**	125	28,1	345 345 345 345
соотношение морфотипов								

Типы экспериментов	Год	Место проведения эксперимента	Количество емк., шт.	Объем, л; площадь, м ^{2**}	Плотность посадки: *шт./л, **шт./м ² дна, ***шт./м ² укрытия	Продолжительность эксперимента, сут.	Температура воды, °С	Количество особей, самки/самцы шт.
Плотность посадки, площадь укрытий	1997–1999	ТЭЦ–22, АО «Мосэнерго»	5	12**	70,4**/4,4***	119	28,1	140
					58,3**/7,2***			170
					250,0**/15,5***			600
					312,5**/19,3***			750
Агрессивное поведение	2003	ВНИРО	1	200*/0,4**	75**	2	28,1	30
Предпродажная подготовка товарных особей	2000–2001	ООО «Доп Транс»	3	652,1**	8–90**	30	17,5–27,5	6521

Всего
старшевоз-
растной мо-
лоди — особей
товарного
размера

10341



Рис. 1. Замкнутая система водообеспечения для воспроизводства камчатского краба (ВВЦ, Центр современных акватехнологий, г. Москва)
Fig. 1. Closed recycling water system for reproduction of red king crab (VVC, Centre of current aquatechnology, Moscow)

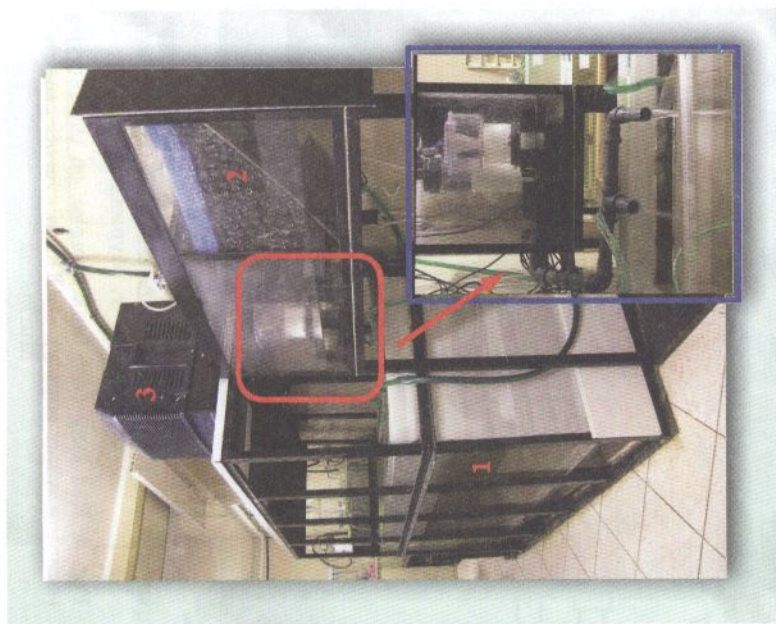


Рис. 2. Установка с замкнутым циклом водообеспечения для содержания самок: 1 — аквариум; 2 — биофильтр; 3 — холодильник (ВНИРО)
Fig. 2. Closed recycling water system equipment for female keeping: 1 — aquaria; 2 — biofilter; 3 — refrigerator (VNIRO)



Рис. 3. Установки с замкнутым циклом водообеспечения для выращивания личинок камчатского краба и гигантской пресноводной креветки (ВНИРО)

Fig. 3. Closed recycling water system equipment for larvae rearing of red king crab and giant freshwater prawn (VNIRO)



Рис. 4. Бассейновый комплекс на плавсредстве (прочная система водообеспечения) — ООО «Северный проект» — г. Мурманск

Fig. 4. Red king crab tank complex on the ferryboat (running water supply) — ООО «Северный проект» — Мурманск

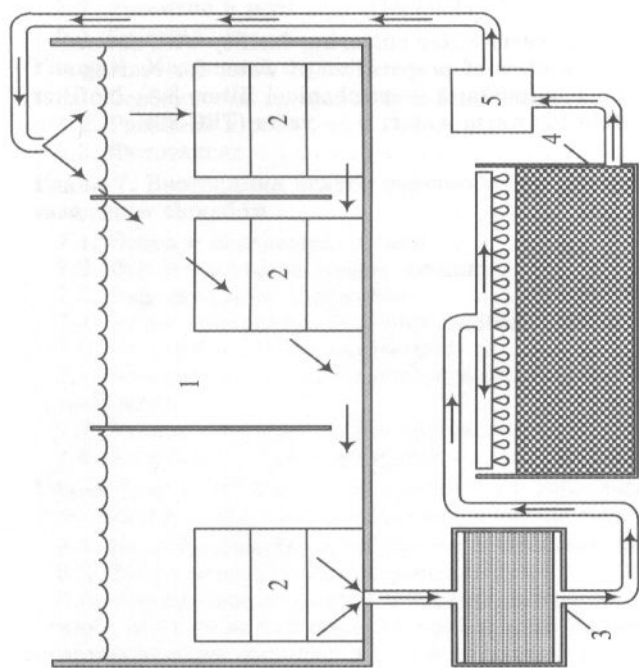


Рис. 5. Технологическая схема замкнутой системы водообеспечения для содержания производителей, выращивания молоди и товарных особей *M. rosenbergii*: 1 — бассейн; 2 — объемный субстрат для укрытия; 3 — механический фильтр; 4 — биологический фильтр; 5 — насос [ВВЦ, Степанов и др., 2000]

Fig. 5. Technological scheme of closed recycling water system for brood stock keeping, rearing of juveniles and market size *M. rosenbergii*: 1 — tank; 2 — substrate; 3 — mechanical filter; 4 — biofilter; 5 — pump [VVC, Stepanov et al., 2000]

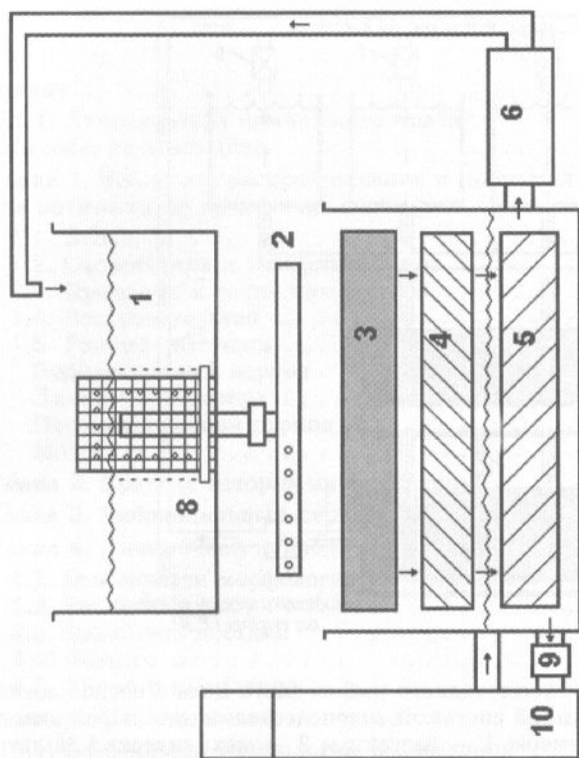


Рис. 6. Технологическая схема замкнутой системы для выращивания личинок *M. rosenbergii* (ВВЦ). 1 — бассейн; 2 — вращающийся разбрызгиватель воды; 3 — механический фильтр; 4 — сухой биологический фильтр; 5 — сырой биологический фильтр; 6, 9 — помпы; 7 — трубопровод; 8 — планктонный фильтр; 10 — флотатор [ВВЦ, Степанов и др., 2000].

Fig. 6. Technological scheme of closed recycling water system for larvae rearing *M. rosenbergii*. 1 — tank; 2 — revolving water sprayer; 3 — mechanical filter; 4 — dry biofilter; 5 — wet biofilter; 6, 9 — pumps; 7 — pipeline; 8 — plankton filter; 10 — flotator [VVC, Stepanov et al., 2000]

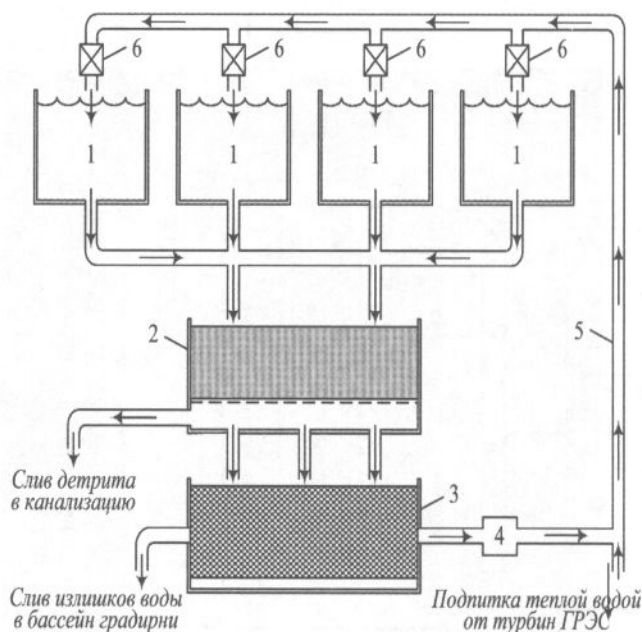


Рис. 7. Технологическая схема тепловодного рыбоводного цеха с несколькими бассейнами, объединенными единой системой водоподготовки для выращивания *M. rosenbergii* до товарного размера: 1 — бассейны; 2 — механический фильтр; 3 — биологический фильтр; 4 — насос; 5 — трубопровод подпитки теплой водой; 6 — вентили (ТЭЦ-22)

Fig. 7. Technological scheme of a warm-water culturing facility with several tanks integrated with a single system of preparation of water for rearing *M. rosenbergii* to marketable size: 1 — tanks; 2 — mechanical filter; 3 — biofilter; 4 — pump; 5 — pipeline for warm water; 6 — valve (TEC-22)

Оглавление

Введение	5
Часть I. Аквакультура камчатского краба <i>Paralithodes camtschaticus</i>	9
Глава 1. Биология, распространение и промысел как основа для оптимизации культивирования	9
1.1. Биология	9
1.2. Систематика и распространение	10
1.3. Промысел и состояние запасов	13
1.4. Воспроизводство	18
1.5. Ранний онтогенез	20
Эмбриональный период	21
Личиночный период	22
Послеличиничный период	29
Молодь	31
Глава 2. Краткая история аквакультуры	36
Глава 3. Эмбриональный период	41
Глава 4. Личиночный период	46
4.1. Особенности морфологии и поведения	46
4.2. Развитие и рост	53
4.3. Плотность посадки	58
4.4. Фототаксис	64
4.5. Корма и кормление	67
Глава 5. Послеличиничный период	83
5.1. Особенности морфологии и поведения	83
5.2. Субстраты	87
5.3. Развитие и рост	89
5.4. Фототаксис	91
Глава 6. Мальковый период	93
6.1. Особенности морфологии и поведения	93
6.2. Развитие и рост	95
6.3. Фототаксис	106
Глава 7. Биотехника искусственного воспроизводства заводским способом	109
7.1. Отлов и передержка самок	109
7.2. Выклев и выращивание личинок	110
7.3. Выращивание глаукотоз	113
7.4. Выращивание ювенильных особей	114
7.5. Гидрохимические параметры	115
7.6. Микробиологический режим и санитарно-гигиенические требования	117
7.7. Технологические схемы систем водообеспечения	119
7.8. Биотехнические нормативы	122
Глава 8. Культивирование пререкрутов и взрослых особей камчатского краба; транспортировка в живом виде	125
8.1. Культивирование пререкрутов и взрослых особей камчатского краба ..	125
8.2. Технологии транспортировки	130
8.3. Исследования физиологического состояния взрослых особей камчатского краба путем регистрации интенсивности дыхания и кардиоактивности	132

8.4. Технологические требования к качеству живого камчатского краба, полученного с применением методов аквакультуры	142
Часть II. Аквакультура гигантской пресноводной креветки <i>Macrobrachium rosenbergii</i>	151
Глава 9. Биология гигантской пресноводной креветки как основа для оптимизации культивирования	151
9.1. Систематика и распространение	151
9.2. Воспроизводство	155
9.3. Ранний онтогенез	157
Эмбриональный и личиночный периоды	157
Послеличиночный период	158
Глава 10. Краткая история аквакультуры	160
Глава 11. Маточное стадо, эмбриональный период	163
11.1. Формирование и содержание маточного стада	163
11.2. Эмбриональный период	164
Глава 12. Личиночный период	166
12.1. Особенности морфологии и поведения	166
12.2. Развитие и рост	167
12.3. Корма и кормление	171
Глава 13. Выращивание послеличинок до товарного размера	174
13.1. Общая характеристика развития и роста	174
13.2. Влияние температуры на развитие молоди	175
13.3. Влияние начального размера молоди на рост и созревание	176
13.4. Влияние плотности посадки и площади укрытий на развитие молоди	182
Глава 14. Методы и нормативы товарного выращивания	185
14.1. Товарное выращивание в замкнутых циркуляционных установках	185
14.2. Товарное выращивание в открытых водоемах	188
14.3. Биотехнические нормативы	191
Глава 15. Предпродажная передержка товарных креветок	197
Закключение. Крабоводство и разведение креветок как новый вид рыбохозяйственной деятельности	200
Литература	203
Приложение	225

Contents

Introduction	5
Part I. Aquaculture of the red king crab <i>Paralithodes camtschaticus</i>	9
Chapter 1. Biology, distribution and fishing as a basis for optimization of cultivation	9
1.1. Biology of red king crab	9
1.2. Taxonomy and distribution	10
1.3. Fishery and status of stock condition	13
1.4. Reproduction	18

1.5. Early ontogeny	20
Embryonic period	21
Larvae period	22
Post larvae period	29
Juveniles	31
Chapter 2. Brief description of the red king crab	
aquaculture history	36
Chapter 3. Embryonic period	41
Chapter 4. Larvae period	46
4.1. Morphological and behavior features	46
4.2. Development and growth	53
4.3. Stock density	58
4.4. Phototaxis	64
4.5. Food and feeding	67
Chapter 5. Postlarvae period	83
5.1. Morphology and behavior features	83
5.2. Substrates	87
5.3. Development and growth	89
5.4. Phototaxis	91
Chapter 6. Juvenile period	93
6.1. Morphology and behavior features	93
6.2. Development and growth	95
6.3. Phototaxis	106
Chapter 7. Biotechniques of the red king crab	
artificial reproduction by factory method	109
7.1. Capture and keeping of ovigerous females	109
7.2. Hatching and rearing of larvae	110
7.3. Rearing of glaucothoe	113
7.4. Rearing of juveniles	114
7.5. Gydrochemical parameters	115
7.6. Microbiological regulations and hygiene-sanitary requirements	117
7.7. Technological scheme of water supply system	119
7.8. Biotechnical normative standards	122
Chapter 8. Cultivation of prerecruts and adult individuals	
of red king crab; transportation of live crab	125
8.1. Cultivation of prerecruts and adult individuals of red king crab	125
8.2. Transportation technologies	130
8.3. Investigation of red king crab adult individuals' physiological state by registration of respiratory intensity and heart activity	132
8.4. Technology requirements for the quality of live red king crab derived using aquaculture methods	142
Part II. Aquaculture of giant freshwater prawn	
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	151
Chapter 9. Biology of the giant freshwater prawn as basis for optimization of cultivation	151
9.1. Taxonomy and distribution	151
9.2. Reproduction	155
9.3. Early ontogeny	157
Embryonic and larval periods	157
Postlarval (juvenile) period	158

Chapter 10. Brief overview of aquaculture history	160
Chapter 11. Brood stock, embryonic period	163
11.1. Brood stock management	163
11.2. Embryonic period	164
Chapter 12. Larval period	166
12.1. Morphological and behavior features	166
12.2. Development and growth	167
12.3. Feeds and feeding	171
Chapter 13. Growing of postlarvae up to market size	174
13.1. General characteristics of development and growth	174
13.2. The effect of water temperature on the juveniles' development	175
13.3. The effect of the initial juvenile size on the growth and maturation	176
13.4. The effect of stocking density and square of shelters on the juveniles' development	182
Chapter 14. Methods and requirements of market rearing	185
14.1 Market rearing in closed recycling water system	185
14.2. Commercial cultivation in open water	188
14.3. Biotechnical normative standards	191
Chapter 15. Premarketing keeping of marketable giant freshwater prawn	197
Conclusion. Culturing of crabs and prawns as a new activity in fishery management	200
Referennses	203
Application	225

Ковачева Николина Петкова
Аквакультура ракообразных отряда Decapoda:
камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*
и гигантская пресноводная креветка
Macrobrachium rosenbergii

Заведующая редакцией Г.П. Короткова
Художественный редактор Н.И. Лизунов
Корректор Е.Н. Гаврилова
Компьютерная верстка Л.И. Филатовой,
Н.Э. Боровик

Подписано в печать 24.03.2008 г. Формат 70 × 100¹/₁₆.
Печ. л. 15,0. Тираж 200 экз. Заказ № 501

Издательство ВНИРО
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

Тел.: (499) 264-65-33
Факс: (499) 264-91-87



Издательство ВНИРО