

УДК 574.62/639.58

ПРОБЛЕМЫ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА КАМЧАТСКОГО КРАБА *PARALITHODES CAMTSCHATICUS* (TILESIUS, 1815)

© 2022 г. Т. А. Геворгян^{1, 2, *}, С. И. Масленников^{1, 3}, Г. Ф. Щукина³

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (ННЦМБ), Владивосток 690041, Россия

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток 690922, Россия

³ООО “Морской биотехнопарк”, Владивосток 690105, Россия

*e-mail: tagevorgyan90@gmail.com

Поступила в редакцию 22.04.2022 г.

После доработки 26.05.2022 г.

Принята к публикации 02.06.2022 г.

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) – ценный промысловый объект, пользующийся большим спросом на рынке. История его промысла – это история кризисов перелова. Современный подход к устойчивому управлению биоресурсами, кроме прочего, предполагает возможность применения мероприятий по искусственному воспроизводству для сглаживания нестабильного природного пополнения. В настоящем обзоре анализируются проблемы искусственного воспроизводства камчатского краба: отлов и содержание икряных самок до выхода личинок, выращивание личинок на разных стадиях развития, получение и выпуск мальков в естественную среду. Обсуждается биотехника содержания и выращивания личинок камчатского краба до стадии малька: температура, соленость воды и плотность посадки личинок, а также рассмотрены вопросы оценки эффективности воспроизводства до достижения половой зрелости и пополнения промыслового запаса. Для успешного воспроизводства и пополнения природной популяции необходима оптимизация процедуры выпуска мальков с учетом естественного биотического окружения.

Ключевые слова: камчатский краб, искусственное воспроизводство, управление биоресурсами

DOI: 10.31857/S0134347522060055

На пути создания эффективной биотехники культивирования камчатского краба перед учеными стоит ряд исследовательских и опытно-экспериментальных задач. Часть из них к настоящему времени успешно решена, другие находятся в стадии проработки, а некоторые только предстоит изучить (табл. 1).

Работа над созданием технологии искусственного воспроизводства камчатского краба активно ведется со второй половины прошлого века в США, Японии, Норвегии и России. Однако, несмотря на большое количество проводимых исследований и опытно-экспериментальных работ, в настоящее время ни одна из стран не вышла на промышленные объемы выпуска молоди. Например, за период с 2010 по 2012 г. объем выпуска камчатского краба в Северном и Дальневосточном бассейнах в сумме составил 912 млн экз. при максимальном годовом значении 0.5 млн экз. в 2012 г. (Ковачева, 2012).

Биология и экология камчатского краба достаточно хорошо изучены. Результаты исследований представлены в многочисленных обобщающих

публикациях (см. табл. 1). Данный обзор посвящен вопросам, непосредственно связанным с решением проблемы искусственного воспроизводства камчатского краба.

Оптимальные параметры воды

Традиционно важнейшими факторами среды, влияющими на рост и развитие камчатского краба, являются режимы температуры и солености. Взаимосвязь темпов роста личинок крабов и количества градусо-дней впервые выявил Курата (Kurata, 1960a, 1960b). Он же показал негативное воздействие низкой солености на выживаемость молоди. К концу 1980-х годов наиболее полное исследование представил Наканиши (Nakanishi, 1987), который в числе прочих проблем рассмотрел потребление кислорода, устойчивость к температуре и солености, условия освещения, а также плотность посадки при выращивании личинок камчатского краба до стадии малька включительно. В дальнейшем данные направления получили развитие в работах японских, американских и российских исследователей. В настоящее время

Таблица 1. Изученность основных вопросов биологии, экологии и биотехники культивирования личинок и молоди камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*

№	Проблематика	Изученность вопроса	Источник
Общие вопросы биологии и экологии			
1.1	Термический режим	Требуются дополнительные исследования воздействия высоких температур воды на личинки и молодь	Слизкин, Сафронов, 2000; Левин, 2001; Клитин, 2002а; Павлов, 2003; Стариков и др., 2015; Стесько, 2015; Falk-Petersen et al., 2011
1.2	Соленость воды	Хорошо изучен, противоречий нет	Клитин, 2002а; Илющенко, Зензеров, 2012; Паршин-Чудин и др., 2014; Thomas, Rice, 1992
1.3	Миграции	Хорошо изучен, противоречий нет	Слизкин, Сафронов, 2000; Клитин, 2002б; Павлов, 2003; Переладов, 2003
2.1	Размножение	Хорошо изучен, противоречий нет	Слизкин, Сафронов, 2000; Павлов, 2003; Переладов, 2003; Stone et al., 1993; Stevens, 2009
2.2	Морфология и особенности развития личинок	Хорошо изучен, противоречий нет	Слизкин, Сафронов, 2000; Ковачева, 2002; Павлов, 2003; Ковачева и др., 2015а; Борисов, 2020; Epelbaum, Borisov, 2006
2.3	Поведение личинок	Требуются дополнительные исследования стадии глаукотоз	Эпельбаум, 2002; Павлов, 2003; Иванов, Щербакова, 2005; Борисов и др., 2007; Abrunhosa, Kittaka, 1997а, 1997б; Epelbaum, Borisov, 2006; Epelbaum et al., 2006
2.4	Среда обитания и поведение на стадии малька и молоди в прибрежной зоне	Требуются дополнительные исследования	Слизкин, Сафронов, 2000; Левин, 2001; Клитин, 2002б; Павлов, 2003; Dew, 1990; Loher et al., 1998
2.5	Питание краба на разных стадиях развития в естественных условиях	Хорошо изучен, противоречий нет	Тарвердиева, 1974; Родин, 1985; Павлов, 2003
2.6	Выживаемость личинок в природе	Требуются дополнительные исследования	Ефимкин, Микулич, 1987; Левин, 2001; Клитин, 2002б, 2003; Paul et al., 1979; Paul, Paul, 1980; Nakanishi, 1985; Shirley, Shirley, 1989; Long et al., 2018
2.7	Выживаемость молоди в природе	Требуются исследования с генетическими методами	Loher, Armstrong, 2000; Stevens, 2014
Вопросы биотехники заводского культивирования			
3.1	Оптимальные параметры воды для культивирования личинок и мальков	Хорошо изучен, возможны уточнения	Ковачева, Переладов, 2001; Ковачева и др., 2005, 2015а, 2018; Ковачева, 2006; Stevens, 2006; Swingle et al., 2013
3.2	Оптимальная плотность содержания личинок и молоди на разных стадиях развития	Требуются уточнения при изменении схем содержания и кормления	Ковачева, Переладов, 2001; Ковачева и др., 2005; Ковачева и др., 2018; Kittaka et al., 2002; Daly et al., 2008; Stevens et al., 2008
3.3	Оптимальные режимы и рационы кормления для культивирования личинок и мальков	Требуются уточнения по биотехнике и спектру кормов	Иванов, Щербакова, 2005; Ковачева и др., 2005, 2015б, 2018; Ковачева, 2006; Kittaka et al., 2002; Daly et al., 2008; Stevens et al., 2008
Проблемы выживания заводской молоди в естественной среде			
4.1	Выживаемость выпускаемой молоди	Требуются дополнительные исследования по подбору биотопов и сезонности выпуска мальков	Печенкин и др., 2013; Ковачева и др., 2015а, 2017; Pirtle et al., 2012; Stevens, 2014; Long et al., 2018
4.2	Проблема каннибализма	Требуются дополнительные исследования при уточнении биотехники содержания	Борисов и др., 2007; Brodersen et al., 1989; Stoner et al., 2010; Daly, 2012
4.3	Проблема взаимодействия с хищниками	Требуются дополнительные исследования	Ковачева и др., 2017; Livingston et al., 1993; Stevens, 2003; Stevens, Swiney, 2005; Stoner, 2009; Pirtle, Stoner, 2010; Daly, 2012; Lyons et al., 2016

на ряд вопросов ответы получены, но на многие вопросы пока нет однозначных ответов. Например, по-прежнему дискуссионным остается вопрос подбора термического режима культивирования камчатского краба. С одной стороны, при более высокой температуре ускоряются развитие и рост особей, что позволяет снизить затраты на культивирование. С другой стороны, для каждого вида существует оптимальный диапазон темпе-

ратуры, поэтому при ее повышении могут появляться проблемы при содержании и культивировании. Так, если Наканиши (Nakanishi, 1987) считает наиболее эффективным выращивание личинок при температуре воды 8°C, то Зубкова (1964) называет диапазон от 8 до 10°C, а Ковачева с соавторами рекомендуют придерживаться диапазона для зоэа от 7 до 8°C, а для глаукотоз — от 8 до 9°C (Ковачева и др., 2018). В то же время экспе-

рименты, проведенные американскими исследователями (Swingle et al., 2013), продемонстрировали возможность значительного сокращения времени культивирования личинок камчатского краба без ущерба для выживания или здоровья за счет повышения температуры выращивания с 8 до 11°C.

При исследовании воздействия температуры на рост и выживаемость осевших мальков краба не обнаружено больших различий в смертности животных при температуре от 1.5 до 12°C (Stoner et al., 2010). Повышение температуры приводило к увеличению частоты линек и, как следствие, к повышению скорости роста молоди краба. Наблюдаемая зависимость имела экспоненциальный характер. При увеличении температуры также наблюдалось увеличение величины приростов, имевшее линейный вид. Летальная температура для молоди камчатского краба (при 24-часовом воздействии) составила приблизительно 24.3°C (Stoner et al., 2013). Сублетальной для молоди камчатского краба считается температура воды 15°C, при которой замедляется рост и увеличивается, хотя и незначительно, смертность во время линьки (Rice et al., 1985; Stoner et al., 2010).

Оценка воздействия изменения солености воды на камчатского краба не столь однозначна. В естественных условиях крабы, как правило, обитают при солености от 28 до 35‰ (Родин, 1985; Клитин, 2002а, и др.). В экспериментах показано, что представители данного вида могут выдерживать и более низкую соленость, однако пока не ясно, какую. Одни исследователи утверждают, что крабы могут сохранять жизнеспособность при постепенном снижении солености до 8‰ (Илющенко, Зензеров, 2012, цит. по: Паршин-Чудин и др., 2014), по мнению других минимальный порог солености для взрослых особей составляет 12‰ (Thomas, Rice, 1992).

Результаты, представленные в работе группы исследователей Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) свидетельствуют о том, что на ранних стадиях онтогенеза для камчатского краба соленость ниже 20‰ является летальной, а нижней границей оптимальных значений является соленость 30‰, при этом кратковременное снижение солености до 25‰ не оказывает существенного влияния на жизнеспособность особей (Паршин-Чудин и др., 2014).

Другим важным аспектом является кислотность воды, оптимальная для камчатского краба. Согласно литературным данным, при pH 7.7 у эмбрионов и личинок наблюдались морфологические нарушения, что отражалось на их выживаемости (Long et al., 2013а). У молоди при pH 7.8 наблюдалось некоторое повышение смертности, а при pH 7.5 отмечены замедление роста и крайне

высокая смертность, которая через 95 сут передержки достигла 100% (Long et al., 2013b). При этом пребывание в воде с pH 7.8 в течение 70 сут не оказывало существенного влияния на рост более крупных (однолетних) особей камчатского краба (Swiney et al., 2017).

Недавние исследования показали, что камчатский краб более чувствителен к потеплению, чем к подкислению, и что реакция на подкисление на транскриптомном уровне происходит на разных этапах жизни при разных уровнях pH, причем молодь менее чувствительна к изменению pH, чем взрослые особи (Stillman et al., 2020).

Плотность посадки и рацион кормления

На разных стадиях развития краба эти параметры во многом определяют экономическую эффективность производства. Проведенные в середине 1990-х—начале 2000-х гг. эксперименты с разной плотностью посадки личинок показали, что выживаемость отрицательно коррелировала с плотностью, однако корреляция между плотностью и продолжительностью развития личинок до первой ювенильной стадии была статистически недостоверной (Kittaka et al., 2002). Одновременно с изучением влияния плотности посадки личинок исследователи вели поиск оптимального рациона. Результаты многочисленных экспериментов показали, что наиболее эффективным кормом для всех стадий зоэа камчатского краба являются науплии артемии *Artemia* sp. (см., например: Иванов, Щербакова, 2005; Ковачева и др., 2015б, и др.). Кроме этого были опробованы различные способы повышения питательной ценности артемии путем скармливания этим рачкам таких добавок, как тунцовое масло, спирулина, пивные дрожжи и т.д. (Kittaka, Stevens, 2002). Сравнительные результаты кормления личинок крабов обогащенными и небогащенными науплиями артемий, эти авторы пришли к выводу, что на выживаемость личинок во время стадии глаукотэ влияет качество питания во время стадий зоэа. Известно, что на стадии глаукотэ краб не питается, он крайне неактивен даже после оседания. При этом при выборе субстрата и линьке особи интенсивно расходуют энергию. Таким образом, выживаемость глаукотэ во многом зависит от количества и состава питательных веществ, накопленных за предыдущую стадию.

Эти выводы были подтверждены в начале 2000-х гг. По результатам наблюдений за развитием и выживаемостью личинок при разной плотности посадки и разном качестве кормов (Daly et al., 2008) самая высокая смертность наблюдалась при переходе от последней стадии зоэа к стадии глаукотэ. Самый высокий уровень выживаемости в этот период достигнут при плотности личинок 50 экз./л, которых кормили обогащен-

Таблица 2. Выживаемость молоди камчатского краба (%) между стадиями при разной плотности посадки при кормлении обогащенной/необогатенной артемией (Daly et al., 2008)

Плотность посадки, экз./л	При кормлении обогащенной/необогатенной артемией			
	Стадии зоэа			Зоэа IV—глаукотэ
	I—II	II—III	III—IV	
10	Нд/65	Нд/80	Нд/78	Нд/34
25	93/71	91/85	83/87	38/32
50	91/82	83/94	80/85	55/13
100	Нд/87	Нд/99	Нд/94	Нд/06

Примечание: Нд — нет данных.

ной артемией с добавлением водорослей *Chaetoceros* sp. (табл. 2).

В экспериментах Стивенса с соавторами (Stevens et al., 2008) чрезвычайно высокая выживаемость (92%) личинок краба от выхода из яйца до первой стадии молоди краба была отмечена при кормлении личинок необогатенной артемией с добавлением *Thalassiosira nordenskioldii*. В результате исследований авторы пришли к выводу, что личинки крабов получают питательные вещества непосредственно от диатомовых водорослей, а не от науплиев артемии, накормленных этими водорослями. Фитопланктон позволяет личинкам крабов получить витамины, белки, углеводы, жирные кислоты и пигменты, недостаток которых ощущается при питании только артемией.

В настоящее время не существует комбикормов, разработанных специально для молоди камчатского краба. При этом результаты всех исследований позволяют говорить о более высоком уровне выживаемости молоди при кормлении естественными кормами (Иванов, Щербакова, 2005; Ковачева и др., 2015б). Ковачева с соавторами в качестве оптимального варианта для первых стадий молоди камчатского краба рекомендуют рацион с чередованием комбикорма, а также измельченного мяса моллюсков и мелких ракообразных (Ковачева и др., 2015б). В отсутствие специализированных разработок из имеющихся на рынке искусственных кормов для молоди камчатского краба авторы советуют использовать марку “Wafer Mix” или сходные по составу смеси. По режиму кормления даны следующие рекомендации к биотехнике: кормление 2–3 раза в сутки на протяжении всего личиночного периода (Ковачева и др., 2015б); максимальные суточные рационы для зоэа I–IV соответственно 11, 22, 33 и 42 экз. науплиев артемии на одну личинку камчатского краба (Ковачева, 2006); увеличение количества вносимого корма в соответствии с ростом пищевых потребностей личинок (Ковачева и др. 2015б); прекращение кормления после окончания линьки зоэа IV на время прохождения стадии

глаукотэ и возобновление после появления первых особей молоди (Ковачева и др., 2015б).

Генеральная цель всех описанных выше исследований — создание технологии культивирования личинок и мальков камчатского краба. В настоящее время работы Ковачевой с соавторами (Ковачева и др., 2005, 2018) являются публикациями, которые можно рассматривать в качестве предлагаемой технологической схемы. В этих публикациях подробно изложен опыт работы и даны рекомендации по каждому основному этапу культивирования краба, а именно: отлов и доставка икранных самок; содержание икранных самок до и во время отделения личинок; выращивание личинок на разных стадиях развития; выращивание молоди до жизнестойкого размера, а также выпуск молоди в естественную среду. Для каждого этапа приведены параметры среды, их продолжительность, режимы кормления и ожидаемая смертность. Результаты основываются на полевых экспериментах.

Поддержание постоянных оптимальных условий среды выращивания (температура, проточность, плотность посадки, дифференцированное кормление в зависимости от возраста личинок и др.) позволило сократить личиночный период развития по сравнению с таковым в естественной среде в 2.1 раза — до 32–43 сут, или до 298–322.5 градусо-дней (Ковачева, 2006). Биотехнические показатели, рекомендованные для получения молоди крабов, приведены в табл. 3.

Отечественные исследования в области технологии искусственного воспроизводства камчатского краба включают культивирование личинок и подращивание молоди до жизнестойкой стадии в искусственных условиях как в проточной морской воде (Иванов, Щербакова, 2005; Ковачева и др., 2018), так и в условиях цикла замкнутого водоснабжения (УЗВ) (Ковачева, Переладов, 2001; Ковачева, 2002; Ковачева и др., 2004; Борисов, Ковачева, 2005, и др.).

Для оптимизации биологической очистки холодной морской воды в УЗВ были изучены пара-

Таблица 3. Биотехнические показатели получения молоди камчатского краба (Ковачева и др., 2018)

Показатель	Стадия развития		
	зоа I–IV	глаукотоз	молодь
Температура воды, °C	7–8	8–9	8–10
Соленость, ‰	30–35		
Водообмен, объемов емкости/сутки	3–5	3–5	
Кормление, один раз в сутки	3	Нет	2
Режим освещения свет/темнота, ч	12 : 12		
Освещенность, лк (равномерное освещение)	100–200		
Продолжительность стадии, сут	30–40	20–25	10–15
Выживаемость, %	50–60*	40**	30–40***
Масса особей	0.5–5 мг	3.5–6.5 мг	5–9 мг
Тип питания	Планктонофаг	Афагия	Бентофаг

* От стадии зоа I до стадии глаукотоз.

** От стадии зоа I до перехода на стадию молоди.

*** От стадии зоа I до момента выпуска при массе 5–9 мг.

метры обмена веществ у камчатского краба, исследована динамика концентраций азотистых соединений в воде при содержании крабов в УЗВ, а также определен оптимальный наполнитель для биофильтра (Тырин, 2011). Установлено, что внесение источника азота и одновременное постепенное понижение температуры воды обеспечивают интенсификацию стартового периода биологической очистки холодной морской воды.

Выживаемость культивируемой молоди

Данное направление исследований является наиболее важным, так как позволяет оценить биологическую и экономическую эффективность искусственного воспроизводства камчатского краба. В настоящее время выживаемость искусственно выращенной молоди этого вида после выпуска в естественную среду изучена крайне слабо. Проведенные сотрудниками ВНИРО эксперименты по выращиванию мальков камчатского краба в бассейнах береговых комплексов в Мурманской области (Печенкин и др., 2013) и в Приморском крае (Иванов, Щербакова, 2005) показали высокий уровень смертности молоди: в первом случае за 9.6 мес. (288 сут) он составил 97.6%, во втором случае за 11.5 мес. — 97.6%. При этом наибольшая смертность наблюдалась между 3-й и 4-й стадиями молоди (Печенкин и др., 2013). Однако эти результаты можно рассматривать как предварительные, так как они получены на ограниченном количестве экспериментального материала.

В ходе исследования выживаемости и роста искусственно полученной молоди камчатского краба в выставленных в море садках (Ковачева и др., 2017) выживаемость особей по истечении 5 мес. варьировала в диапазоне 40–69% от общей

численности. При этом выживаемость молоди на 10-е сут после выпуска в садки в 2015 и 2016 гг. составила соответственно 78 и 91% от общего числа посаженных особей, а через 4–5 мес. — 58 и 40% соответственно. По мнению авторов причина снижения жизнестойкости молоди краба в 2015 г. — не очень хорошее физиологическое состояние мальков, а основной причиной их гибели, вероятно, был каннибализм, вызванный высокой плотностью посадки в сочетании с частыми линьками. На основании этого при выпуске молоди в естественную среду рекомендовано соблюдать плотность посадки молоди не более 100–200 экз./л (Ковачева и др., 2017).

Эксперименты, проведенные американскими исследователями, показали, что выпуск молоди камчатского краба в естественные биотопы лимитируется не столько присутствием хищников (Long et al., 2018), сколько наличием подходящих укрытий (Pirtle et al., 2012). В экспериментах Лонга (Long et al., 2018) через 6 мес. после выпуска выживаемость составляла около 11% от всех выпущенных крабов и не зависела от плотности посадки при выпуске. Начальный уровень смертности достигал 67.5%, затем происходило его снижение. Для сравнения: выживаемость молоди в дикой популяции в течение первых двух месяцев после оседания составляла приблизительно 46%, а через 10 мес. — около 7% от первоначальной численности (Loher, Armstrong, 2000).

Оценка выживаемости камчатского краба с ранних стадий до достижения половой зрелости в основном носит эмпирический характер и базируется на исследованиях возрастной структуры популяций. Например, выживаемость искусственно полученной молоди камчатского краба после выпуска в природную среду до 7-летнего

Таблица 4. Ориентировочная выживаемость искусственно выращенной молоди камчатского краба в естественной среде до достижения промысловых размеров (Ковачева и др., 2017)

Показатель	Год после выпуска в окружающую среду								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Число линек за год	6	4	3	2	1	1	1	0–1	0–1
Выживаемость после выпуска, %	37.7	19.7	12.2	8.7	7.4	6.4	5.4	4.6	3.9

возраста составляет 2.3% (Ковачева и др., 2017). На основании собственных и литературных данных Ковачева с соавторами (2017) дали предварительную оценку ожидаемой выживаемости камчатского краба после выпуска особей в естественную среду до достижения ими промысловых размеров (табл. 4).

Наибольшая смертность гидробионтов наблюдается на ранних стадиях развития. Камчатский краб не является исключением, о чем свидетельствуют представленные выше данные по выживаемости личинок и молоди краба. Однако для заводской молоди возникает ряд дополнительных проблем и потенциальных рисков.

Каннибализм. Отмечен на всех стадиях личиночного развития камчатского краба, культивируемого в искусственных условиях. Исследования специалистов ВНИРО показали, что доля личинок, погибших в результате каннибализма, увеличивалась прямо пропорционально плотности посадки: на стадиях линьки зоэа II и зоэа III при плотности посадки 50, 75 и 100 экз./л она составила соответственно 39, 45 и 54% (Борисов и др., 2007).

Уменьшению каннибализма молоди способствует снижение температуры, однако при этом удлиняется межлиночный период (Борисов и др., 2007; Stoner et al., 2010; Daly, 2012, и др.). При искусственном выращивании невыгодно замедлять ростовые процессы. Уровень каннибализма, очевидно, следует снижать, изменяя другие условия содержания. Например, каннибализм заметно снижается при использовании субстрата, структурирующего объем емкости (Борисов и др., 2007).

При неравномерном росте молоди краба проблема каннибализма усугубляется. Для ее нивелирования в процессе выращивания необходимо сортировать особей по размерам (Daly, 2012; Daly et al., 2012).

Морфология. Выпускаемые особи не должны иметь значимых морфологических отличий от крабов, выросших в естественной среде. Так, молодь, выращенная в искусственных условиях, как правило, светлее, чем дикие особи, что является следствием недостатка в пище каротиноида астаксантина (Daly et al., 2009). Конкретные преимущества диетического астаксантина для камчатского краба неизвестны, однако исследования

показали, что при добавлении астаксантина в пищу панцири крабов приобретают более темный и интенсивный красный цвет, при этом снижается заметность животного на субстрате в естественной среде, а также повышаются темпы роста молоди. При добавлении кальция в рацион молоди ускоряется ее рост, что способствует увеличению выживаемости (Daly, 2012).

Взаимодействие с хищниками. Еще одна проблема на пути к успешному культивированию камчатского краба — отсутствие у выращенной на заводе молоди опыта взаимодействия с хищниками. Основную угрозу для молоди крабов представляют пятиугольный волосатый краб и крупные особи креветок (Ковачева и др., 2017), а также рыбы: минтай, треска, желтоперая камбала (см.: Livingston et al., 1993), тихоокеанский белокорый палтус (см.: Stoner, 2009; Lyons et al., 2016) и бычки (см.: Powell, Nickerson, 1965).

Для недавно осевших особей камчатского краба крипсис (способность избежать обнаружения) — это основной механизм уклонения от хищников. При появлении хищника крабы стараются спрятаться в убежище либо замереть (Переладов, 2003; Stevens, 2003; Stevens, Swiney, 2005; Stoner, 2009; Pirtle, Stoner, 2010).

Экспериментально показано, что крабы, подвергавшиеся воздействию визуальных и химических сигналов, успешнее избегали обнаружения, чем крабы, не имевшие такого контакта (Daly, 2012); на основе этих результатов рекомендовано перед выпуском в естественную среду проводить “обучение” молоди, чтобы инициировать поведенческий отклик на появление хищников.

Размножение и миграции

Выпущенные в естественную среду особи должны дожить до зрелости и внести свой вклад в увеличение численности популяции. Репродуктивный успех будет зависеть от поведения культивируемых крабов при размножении, включая встречу самцов с самками во время нерестовых миграций, идентификацию особей противоположного пола и конкуренцию. Имеющиеся ограниченные данные позволяют предположить, что выращиваемые в заводских условиях ракообразные могут успешно спариваться в дикой природе. Необходимые для этого формы поведения либо наследуются, либо

приобретаются в результате взаимодействий с другими представителями вида в более позднем возрасте. Однако в настоящее время вопрос, будет ли заводское происхождение влиять на миграционное поведение крабов, остается открытым (Daly et al., 2021).

Таким образом, анализ публикаций позволяет определить актуальные направления для дальнейших исследований в области искусственного воспроизводства камчатского краба. Во-первых, требуется масштабирование результатов, полученных в экспериментах, на большие объемы культивирования. Во-вторых, необходимо продолжить поиск оптимальных рационов кормления личинок и молоди крабов с применением водорослевых компонентов, а также с расширением линейки живых кормов. В-третьих, актуальными остаются исследования по выживаемости молоди в естественных и искусственных условиях на протяжении первых двух лет жизни камчатского краба как наиболее критических. В-четвертых, для оценки перспектив практического внедрения методов культивирования молоди краба требуется изучить вопросы биоэкономической эффективности искусственного воспроизводства. Для этого необходимы данные по выживаемости выпускаемой молоди в естественных условиях на основе генетических маркеров.

Решение данных вопросов биотехники вкуче с современными технологическими приемами культивирования ракообразных, моллюсков и иглокожих позволит начать внедрение и коммерциализацию искусственного воспроизводства в практику управления природными запасами камчатского краба.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 21-74-30004 и ООО “Антей”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисов Р.Р. Морфология и поведение десятиногих ракообразных (Crustacea: Decapoda) в постэмбриональном онтогенезе. Автореф. дис... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 2020. 48 с.

Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. Эксперименты по содержанию мальков камчатского краба в искусственных условиях // Материалы 2-й Международ. конф. “Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки”. М.: ВНИРО. 2005. С. 123–125.

Борисов Р.Р., Эпельбаум А.Б., Кряхова Н.В. и др. Каннибализм у камчатского краба при выращивании в искусственных условиях // Биол. моря. 2007. Т. 33. С. 267–271.

Ефимкин А.Я., Микулич Л.В. Культивирование промысловых ракообразных. Камчатский краб // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. М.: Агропромиздат. 1987. С. 100–115.

Зубкова Н.А. Опыт содержания камчатского краба в аквариуме // Тр. Мурманск. мор. биол. ин-та. 1964. Вып. 5 (9). С. 105–113.

Иванов П.Ю., Щербакова Н.В. Опыт и проблемы выращивания камчатского краба в контролируемых заводских условиях // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 143. С. 305–326.

Илющенко А.М., Зензеров В.С. Новые данные по устойчивости камчатского краба Баренцева моря к низкой солености // Экология. 2012. № 2. С. 159–160.

Клитин А.К. Распределение, биология и функциональная структура ареала камчатского краба в водах Сахалина и Курильских островов. Автореф. дис... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2002а. 25 с.

Клитин А.К. Распределение и продолжительность развития личинок камчатского краба у западного побережья Сахалина // Тр. СахНИРО. 2002б. Т. 4. С. 212–228.

Клитин А.К. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Изд-во ФГУП Нацрыбресурс. 2003. 253 с.

Ковачева Н.П. Биотехнология искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в системе с замкнутым циклом водоснабжения // Материалы Международ. конф. СахНИРО. Южно-Сахалинск. 2002. Т. 3. С. 300–308.

Ковачева Н.П. Воспроизводство и культивирование морских и пресноводных ракообразных отряда Decapoda: Автореф. дис... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 2006. 55 с.

Ковачева Н.П. Достижения и перспективы воспроизводства и культивирования камчатского краба на береговых комплексах // Материалы Всерос. науч. конф., посвященной 80-летию юбилею ФГУП КамчатНИРО. Петропавловск-Камчатский: ФГУП КамчатНИРО. 2012. С. 573–580.

Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Кряхова Н.В. и др. Технологическая схема и биотехнические показатели индустриального выращивания молоди камчатского краба в аквакультуре // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 172. Промысловые крабы морей России. С. 172–183.

Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Печенкин Д.С. и др. Ранний онтогенез синего и камчатского крабов в ис-

- куственных и естественных условиях // Рыб. хоз-во. 2015а. № 5. С. 68–75.
- Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Печенкин Д.С. и др. Развитие, рост и выживаемость искусственно выращенной молоди камчатского краба (Decapoda, Lithodidae) в природе // Рыб. хоз-во. 2017. № 5. С. 83–88.
- Ковачева Н.П., Калинин А.В., Эпельбаум А.Б. и др. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). Ч. 1. Особенности раннего онтогенеза. Бионормативы и рекомендации по искусственному воспроизводству. М.: Изд-во ВНИРО. 2005. 76 с.
- Ковачева Н.П., Кряхова Н.В., Борисов Р.Р. Стратегия кормления камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на ранних стадиях развития в искусственных условиях // Тр. ВНИРО. 2015б. Т. 153. С. 179–188.
- Кряхова Н.В., Загорский И.А., Борисов Р.Р. и др. Влияние субстратов на рост и развитие глаукотоз камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* // Материалы докл. II Международ. конф. “Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб”. СПб.: ГосНИОРХ. 2013. С. 214–218.
- Левин В.С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица. 2001. 198 с.
- Павлов В.Я. Жизнеописание краба камчатского *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). М.: Изд. ВНИРО. 2003. 110 с.
- Паршин-Чудин А.В., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. и др. Влияние солености на выживаемость камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на ранних стадиях онтогенеза // Экология. 2014. № 2. С. 154–156.
- Переладов М.В. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 103–119.
- Печенкин Д.С., Ковачева Н.П., Кряхова Н.В. и др. Содержание молоди камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в искусственных условиях: динамика темпов роста и смертности // Материалы IV Всерос. науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. 2013. С. 192–195.
- Родин В.Е. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. 1985. Т. 110. С. 86–97.
- Слизкин А., Сафонов С. Промысловые крабы прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский. 2000. 142 с.
- Стариков Ю.В., Спиридонов В.А., Наумов А.Д. и др. Первая находка и возможности формирования популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в Белом море (Crustacea Decapoda Lithodidae) // Рос. журн. биол. инвазий. 2015. № 1. С. 79–95.
- Стесько А.В. Распределение и состояние запаса камчатского краба в территориальных водах России в Баренцевом море // Вопр. рыболовства. 2015. № 2. С. 175–192.
- Тарвердиева М.И. Распределение и питание мальков камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. 1974. Т. 99. Вып. 5. С. 54–62.
- Тырин Д.В. Биотехнические основы содержания камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* и американского омара *Homarus americanus* в установках с замкнутым водоиспользованием // Автореф. дис. канд. сельскохоз. наук. М. 2011. 20 с.
- Эпельбаум А.Б. Афагия глаукотоз камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // VI Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО. 2002. С. 67–69.
- Abrunhosa F.A., Kittaka J.K. Functional morphology of mouthparts and foregut of the last zoea, glaucothoe and first juvenile of the king crabs *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* and *P. platypus* // Fish. Sci. 1997a. V. 63. № 6. P. 923–930.
- Abrunhosa F.A., Kittaka J.K. Morphological changes in the midgut, midgut gland and hindgut during the larval and postlarval development of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* // Fish. Sci. 1997b. V. 63. P. 746–754.
- Brodersen C.C., Rounds P.M., Babcock M.M. Diet influences cannibalism in laboratory-held juvenile red king crabs (*Paralithodes camtschaticus*) // Proc. Int. Symp. on King and Tanner Crabs (Anchorage, Alaska, 1989). Univ. Alaska Sea Grant Progr. Rept. 1989. № 90–04. P. 377–382.
- Daly B.J. Red King Crab Hatchery Culture and Ecological Requirements: Applications for Stock Enhancement. A dissertation presented to the Faculty of the University of Alaska Fairbanks in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree of Doctor of philosophy. Fairbanks, Alaska. 2012. 150 p. URL: https://scholarworks.alaska.edu/bitstream/handle/11122/9148/Daly_B_2012.pdf;jsessionid=0F01555-22E08645B9FFB6922E108A74E?sequence=1 (Accessed 18.01.2022).
- Daly B., Eckert G., Long W.C. Moulding the ideal crab: implications of phenotypic plasticity for crustacean stock enhancement // ICES J. Mar. Sci. V. 78. Iss. 1. 2021. P. 421–434.
- Daly B., Swingle J.S., Eckert G.L. Techniques for Culture of King Crab at the Alutiiq Pride Shellfish Hatchery, 2009 // Sci. Plans. 2008. 12 pp. URL: <https://seagrant.uaf.edu/research/projects/kingcrab/docs/science-plans/2009-larval-rearing.pdf> (Accessed 18.01.2022).
- Daly B., Swingle J.S., Eckert G.L. Effects of diet, stocking density, and substrate on survival and growth of hatchery-cultured red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) juveniles in Alaska, USA // Aquaculture. 2009. V. 293. P. 68–73.
- Daly B., Swingle J.S., Eckert G.L. Increasing hatchery production of juvenile red king crabs (*Paralithodes camtschaticus*) through size grading // Aquaculture. 2012. 364–365. P. 206–211.
- Drew C.B. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschaticus* // Can. J. Fish Aquatic Sci. 1990. V. 47. № 10. P. 1944–1958.
- Epelbaum A.B., Borisov R.R. Feeding behavior and functional morphology of the feeding appendages of red

- king crab *Paralithodes camtschaticus* larvae // Mar. Biol. Res. 2006. V. 2. № 2. P. 77–88.
- Epelbaum A.B., Borisov R.R., Kovatcheva N.P.* Early development of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* from the Barents Sea reared under laboratory conditions: morphology and behavior // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2006. V. 86. P. 317–333.
- Falk-Petersen J., Renaud P., Anisimova N.* Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea – A review // ICES J. Mar. Sci. 2011. V. 68. P. 479–488.
- Kittaka J., Stevens B.* Settlement by the glaucothoe of king crabs, genus *Paralithodes* // Fish. Sci. 2002. 68 (sup1.). P. 401–404.
- Kittaka J., Stevens B.G., Teshima S. et al.* Larval culture of the king crabs *Paralithodes camtschaticus* and *P. brevipes* // Crabs in cold water regions: Biology, management, and economics. Univ. Alaska Sea Grant. Anchorage, AK. 2002. P. 189–209.
- Kurata H.* Studies on the larvae and post-larvae of *Paralithodes camtschatica*. III. The influence of temperature and salinity on the survival and growth of larvae // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. 1960a. V. 21. P. 8–14.
- Kurata H.* Studies on the larva and post-larva of *Paralithodes camtschatica* II. Feeding habits of the zoea // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. 1960b. 21. P. 1–8.
- Livingston P.A., Ward A., Lang G.M., Yang M-S.* Groundfish food habits and predation on commercially important prey species in the eastern Bering Sea from 1987 to 1989. U.S. Dept. Commer. NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-11. Springfield. 1993. 192 p.
- Loher T., Armstrong D.* Effects of habitat complexity and relative larval supply on the establishment of early benthic phase red king crab (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815) populations in Auke Bay, Alaska // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2000. V. 245. № 1. P. 83–109.
- Loher T., Hill P.S., Harrington G., Cassano E.* Management of Bristol Bay red king crab: a critical intersections approach to fisheries management // Rev. Fish. Sci. 1998. V. 6. P. 169–251.
- Long W.C., Cumiskey P.A., Munk J.E.* How does stocking density affect enhancement success for hatchery-reared red king crab? // Can. J. Fish. Aqua. Sci. 2018. V. 75. P. 1940–1948.
- Long W.C., Swiney K.M., Foy R.J.* Effects of ocean acidification on the embryos and larvae of red king crab, *Paralithodes camtschaticus* // Mar. Pollut. Bull. 2013a. V. 69. P. 38–47.
- Long W.C., Swiney K.M., Harris C. et al.* Effects of ocean acidification on juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) and Tanner crab (*Chionoecetes bairdi*) growth, condition, calcification, and survival // PLoS One. 2013b. V. 8. № 4. e60959. <https://journals.plos.org/plosone/article/file?id=10.1371/journal.pone.0060959&type=printable> (Accessed 18.05.2022).
- Lyons C., Eckert G., Stoner A.W.* Influence of temperature and congener presence on habitat preference and fish predation in blue (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850) and red (*P. camtschaticus* Tilesius, 1815) king crabs (Anomura: Lithodidae) // J. Crust. Biol. 2016. V. 36. Iss. 1. P. 12–22.
- Nakanishi T.* The effects of the environment on the survival rate, growth and respiration of eggs, larvae and post-larvae of king crab (*Paralithodes camtschatica*) // Proc. Intern. king crab Sympos. Anchorage. Jpn. 1985. P. 167–185.
- Nakanishi T.* Rearing condition of eggs, larvae and post-larvae of king crab // Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab. 1987. V. 37. P. 57–161.
- Paul A.J., Paul J.M., Shoemaker P.A. et al.* Prey concentrations and feeding response in laboratory-reared stage-one zoeae of king crab, snow crab, and pink shrimp // Trans Am. Fish. Soc. 1979. V. 108. P. 440–443.
- Paul A.J., Paul J.M.* The effect of early starvation on later feeding success of king crab zoeae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1980. V. 44. P. 247–251.
- Pirtle J.L., Stoner A.W.* Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) early post-settlement habitat choice: structure, food, and ontogeny // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2010. V. 393. P. 130–137.
- Pirtle J.L., Eckert G.L., Stoner A.W.* Habitat structure influences the survival and predator-prey interactions of early juvenile red king crab *Paralithodes camtschaticus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2012. V. 465. P. 169–184.
- Powell G.C., Nickerson R.B.* Aggregations among juvenile king crabs (*Paralithodes camtschatica*, Tilesius) Kodiak, Alaska // Anim. Behav. 1965. V. 13. P. 374–380.
- Rice S.D., Brodersen C., Arasmith P.J.* Feeding rates, molting success, and survival of juvenile red king crabs at different temperatures // Proc. Intern. King Crab Sympos. Ed. by B. Melteff. University of Alaska Sea Grant Program. Anchorage, AK. U.S.A. 1985. P. 187–191.
- Shirley S.M., Shirley T.C.* Interannual variability in density, timing and survival of Alaskan red king crab *Paralithodes camtschatica* larvae // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1989. V. 54. P. 51–59.
- Stevens B.G.* Settlement, substrate preference, and survival of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) glaucothoe on natural substrata in the laboratory // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2003. V. 283. P. 63–78.
- Stevens B.G.* King crab cultivation and stock enhancement in Japan and the United States: a brief history // Alaska Crab Stock Enhancement and Rehabilitation: Workshop Proc. Alaska Sea Grant College Program AKSG-06-04. 2006. P. 23–31.
- Stevens B.G.* Hardening of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) shells after molting // J. Crust. Biol. 2009. V. 29. № 2. P. 157–160.
- Stevens B.G.* King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management. London: CRC Press. 2014. 636 p.
- Stevens B.G., Swiney K.M.* Post-settlement effects of habitat type and predator size on cannibalism of glaucothoe and juveniles of red king crab *Paralithodes camtschaticus* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. V. 312. P. 1–11.
- Stevens B.G., Persselin S., Matweyou J.* Survival of blue king crab *Paralithodes platypus* Brandt, 1850, larvae in cultivation: effects of diet, temperature and rearing // Aqua. Res. 2008. V. 39. P. 390–397.
- Stillman J.H., Fay S.A., Ahmad S.M. et al.* Transcriptomic response to decreased pH in adult, larval and juvenile red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, and interactive effects of pH and temperature on juveniles // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2020. V. 100. P. 251–265.

- Stone R.P., O'Clair C.E., Shirley T.C. Aggregating behavior of ovigerous female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*), in Auke Bay, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 750–758.
- Stoner A.W. Habitat-mediated survival of newly settled red king crab in the presence of a predatory fish: Role of habitat complexity and heterogeneity // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2009. V. 382. P. 54–60.
- Stoner A.W., Copeman L.A., Ottmar M.L. Molting, growth, and energetics of newly-settled blue king crab: Effects of temperature and comparisons with red king crab // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2013. V. 442. P. 10–21.
- Stoner A.W., Ottmar M.L., Copeman L.A. Temperature effects on the molting, growth, and lipid composition of newly-settled red king crab, *Paralithodes camtschaticus* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2010. V. 393. P. 138–147.
- Swiney K.M., Long W.C., Foy R.J. Decreased pH and increased temperatures affect young-of-the-year red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // ICES J. Mar. Sci. 2017. V. 74. P. 1191–1200.
- Swingle J.S., Daly B., Hetrick J. Temperature effects on larval survival, larval period, and health of hatchery-reared red king crab, *Paralithodes camtschaticus* // Aquaculture. 2013. V. 384–387. P. 13–18.
- Thomas R.E., Rice S.D. Salinity tolerance of adult and juvenile red king crabs *Paralithodes camtschatica* // Comp. Biochem. and Physiol. 1992. V. 103. P. 433–437.

Issues of Artificial Propagation of the Red King Crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815)

T. A. Gevorgyan^{a, b}, S. I. Maslennikov^{a, c}, and G. F. Shchukina^c

^a*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

^b*Far Eastern Federal University, Vladivostok 690922, Russia*

^c*Marine Biotechnopark, Vladivostok 690105, Russia*

The red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) is a commercially valuable species highly demanded in the market. The history of red king crab fishery is also a history of overharvesting crises. The modern approach to sustainable bioresource management suggests various measures including artificial breeding to compensate for the unstable natural recruitment. In this review, the issues of artificial propagation of the red king crab are analyzed: catching and keeping of egg-bearing females until larval hatch, rearing of larvae at different developmental stages, and obtaining and release of juveniles into the natural habitat. The biotechnology for keeping and rearing red king crab larvae to the juvenile stage is discussed: water temperature, salinity, and stocking density of larvae, as well as the issues of assessment of rearing efficiency until crabs reach sexual maturity and are recruited to the commercial stock. To provide successful propagation and recruitment to the natural population, the procedure for releasing juveniles needs optimization taking into account specifics of the natural biotic environment.

Keywords: red king crab, artificial propagation, biological resource management