

УДК 595.384.2(265.52)

**О ПРИРОДЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ ИКРЫ  
КАМЧАТСКОГО КРАБА (*PARALITHODES CAMTSCHATICUS*)**

*В.Б. Матюшкин (ПИИРО)*

**ON THE NATURE OF COLOR VARIATION OF EGGS  
IN RED KING KRAB (*PARALITHODES CAMTSCHATICUS*)**

*V.B. Matyushkin (PINRO)*

Variations in the color of the Red King Crab eggs at different stages of embryogenesis were analyzed in the Barents Sea. Analysis of data collected during a number of years as well as literature data showed that the egg color variations are typical for all stages of the Red King Crab embryogenesis. Early developmental stages of the red king crab eggs are more variable in their coloration than the later stages indicating that the egg color is determined mainly by the color of yolk stock. The latter apparently depends on individual physiologic parameters of females and may be genetically determined.

Известно, что кладки икры камчатского краба могут иметь различную окраску. Причиной этого явления считались изменения, происходящие в процессе эмбриогенеза. В соответствии с распространенными представлениями фиолетовая икра камчатского краба ассоциируется с ранними стадиями эмбриогенеза. Она характерна для весны и начала лета [Закс, 1936; Виноградов, 1941; Виноградов, 1945]. Между тем, исследования, проведенные в Баренцевом море, показали, что кладки икры камчатского краба фиолетовой окраски встречаются также в осенне-зимний период [Кузьмин, Гудимова, 2002; Моисеев и др., 2005; Моисеев, 2006; Вагин, Полонский, 2006]. Никакого приемлемого объяснения этого явления до настоящего времени не было предложено.

Имеются и иные труднообъяснимые с общепринятой точки зрения факты. Зачастую наружная икра камчатского краба имеет признаки, которые не указаны в современных методических пособиях и руководствах [Руководство..., 1979; Инструкции..., 2001; Левин, 2001; Павлов, 2003]. К примеру, встречается окраска икры, которую невозможно отнести ни к одной из категорий, указанных в перечисленных руководствах. Кроме того, осенью наблюдаются фиолетовые кладки с эмбрионами на стадии глазка, что в соответствии с принятой методикой невозможно по определению. Таким образом, наблюдаемые признаки часто не согласуются с общепринятыми взглядами относительно отдельных аспектов репродуктивной биологии камчатского краба. По-видимому, данная проблема отчасти связана с недостатком необходимых сведений по вопросам эмбрионального развития камчатского краба в Баренцевом море.

Может сложиться представление, что такая ситуация специфична для баренцевоморской популяции камчатского краба, имеющей особый статус искусственно созданной. Однако это не так. Анализ литературных источников показал, что данная проблема актуальна и для дальневосточного региона.

Перечисленные обстоятельства побудили обратиться к изучению причин изменчивости окраски икры камчатского краба, а также исследованию характера зависимости этого параметра от стадий эмбрионального развития.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

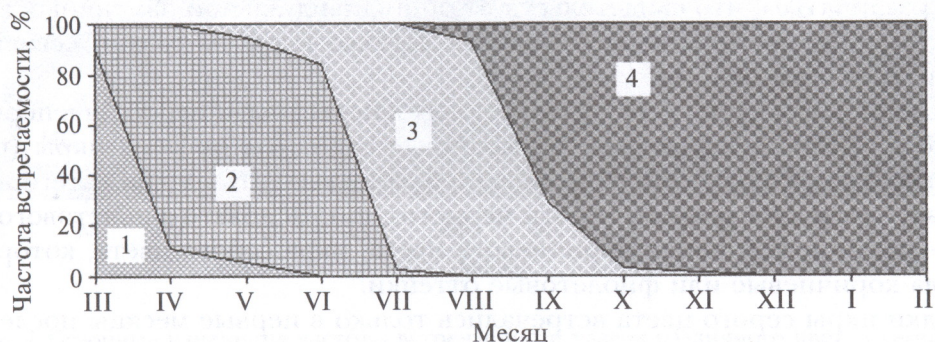
В работе использованы материалы, собранные в 2003–2007 гг. в прибрежных районах Западного Мурмана (Варангер-фьорд, Мотовский и Кольский заливы, губа Ура) и в открытой части Баренцева моря (Восточный Прибрежный район). В качестве орудий лова использовались крабовые ловушки различных модификаций. В 2007 г. были проведены наблюдения за развитием икры самок, содержащихся в морском садке в губе Ура с 18 марта по 15 июня.

Полевую обработку материала проводили по стандартной методике [Инструкции..., 2001]. Исследованы 1117 самок камчатского краба размером 97–170 мм с кладками наружной икры на различных стадиях эмбриогенеза. У них регистрировали цвет икры и стадию развития эмбрионов. Характерные варианты окраски икры и стадии развития фотографировали.

Стадии эмбрионального развития определяли при помощи бинокулярного микроскопа в соответствии с признаками, приведенными в работах Марукава [Marukawa, 1933] и Наканиши [Nakanishi, 1987]. Для этого использовали препараты живых или фиксированных жидкостью Буэна икринок.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В водах Западного Мурмана самки камчатского краба с новой икрой встречались начиная с февраля, массовый нерест происходил в марте – апреле. В марте в большинстве кладок наблюдалось дробление, но в некоторых из них уже отмечалось формирование зародышей. Первые зародыши на стадии V-образного эмбриона и на стадии науплиуса были отмечены в последних числах мая. В середине июня науплиусы наблюдались в 15% кладок. В июле и в августе преобладала стадия метанауплиуса. Первые единичные эмбрионы на стадии зоэа были отмечены в последних числах августа. В сентябре они уже составляли 71%, а в октябре немногим менее 98% (рис. 1).



**Рис. 1.** Сезонная динамика процентного соотношения кладок икры камчатского краба на различных стадиях эмбрионального развития в губе Ура в 2004–2007 гг. Стадии эмбриогенеза: 1 – дробление; 2 – формирование эмбриона; 3 – стадия науплиуса и метанауплиуса; 4 – стадия зоэа

**Figure 1.** Seasonal changes in the share of different developmental stages of eggs in the red king crab females in the Guba Ura inlet during 2004–2007. Stages of embryogenesis: 1 – cleavage; 2 – morphogenesis; 3 – nauplius and metanauplius stages; 4 – zoea

Отнерестившиеся самки с мягким после линьки карапаксом и еще не затвердевшими оболочками икринок в орудия лова попадают крайне редко. За весь пе-

риод наблюдений в нашем распоряжении оказалось только три таких особи. Первая с ярко-синей икрой была поймана в паре с самцом жаберной сетью. Другая, с икрой темно-оливкового цвета попала в промысловую ловушку, в которой она, видимо, перелиняла и отнерестилась. Третья самка отложила икру в садке, что позволило наблюдать за состоянием кладки на различных стадиях эмбрионального развития. На следующий день после нереста икра с еще не затвердевшими оболочками имела темно-коричневую окраску (рис. 2, А). В период дробления и формирования эмбриона икринки сохранили коричневый цвет, но приобрели более светлый оттенок (рис. 2, Б). Приведенные факты свидетельствуют о том, что окраска желтка икры камчатского краба подвержена индивидуальной изменчивости.

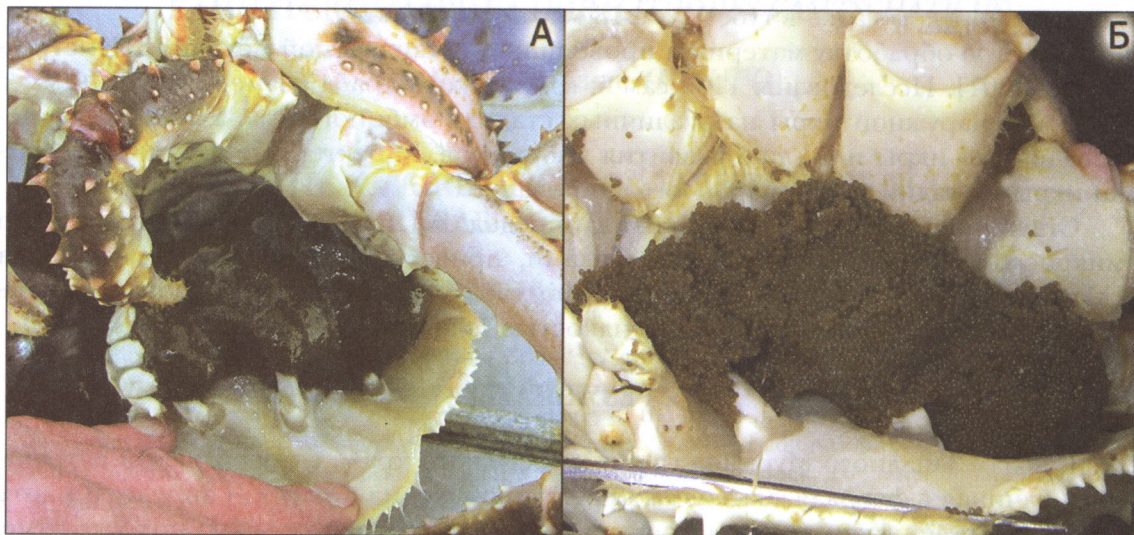


Рис. 2. Икра камчатского краба темно-коричневого цвета на следующий день после нереста (А), и та же кладка икры на стадии дробления через 15 дней после нереста (Б)

Figure 2. The egg red king crab female immediately after spawning (A) and 15 days later (B)

Таким образом, цвет свежееотложенной икры камчатского краба может значительно различаться, что свидетельствует об индивидуальной изменчивости окраски желтка. Кроме того, первоначальная окраска икры на стадии сегментации претерпевает изменения.

У самок камчатского краба, выловленных в нерестовый период и в первые месяцы после нереста, наблюдались различные варианты окраски икры (рис. 3). С некоторой долей условности их можно было разделить на три категории: фиолетовая – от очень темного (почти черного) до красновато-фиолетового цвета; бурая – различные оттенки коричневого цвета, икра серого цвета, которая часто имела коричневые или фиолетовые оттенки.

Кладки икры серого цвета встречались только в первые месяцы после нереста – с марта по июнь. При этом в марте-апреле преобладали кладки с отчетливо выраженной серой окраской, а затем стали встречаться кладки серовато-коричневого или серовато-фиолетового цвета. Максимальное количество серых кладок (34%) было отмечено в апреле. В мае-июне их доля снизилась до 10%. В общей сложности в период с марта по июнь кладки данной цветовой категории составляли в среднем 20%, а на долю фиолетовых и бурых кладок приходилось 53 и 27% соответственно (рис. 4).

Приведенные факты свидетельствуют о том, что серую окраску икра камчатского краба приобретает в период дробления. Происходит это, очевидно, из-за того, что на данной стадии развития содержимое икринки становится менее про-

зрачным, как бы замутненным и ее поверхность выглядит матовой. Подобное состояние икринок сохраняется и в период формирования зародыша. Затем икринки постепенно просветляются, и на стадии науплиуса эффект матовой поверхности у них почти полностью исчезает. При этом происходит изменение цвета икры и она приобретает, вероятно, свой первоначальный или близкий к нему цвет.

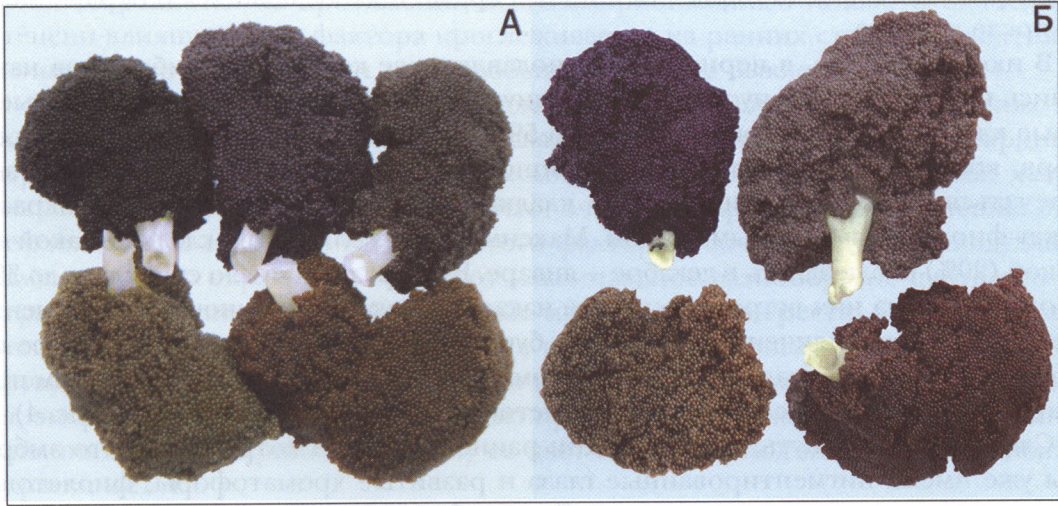


Рис. 3. Окраска икры камчатского краба в губе Ура в марте 2007 г. (А) и в апреле 2004 г. (Б)

Figure 3. Color variation of the red king crab eggs in the Guba Ura inlet in March, 2007 (A) and April, 2004 (B)

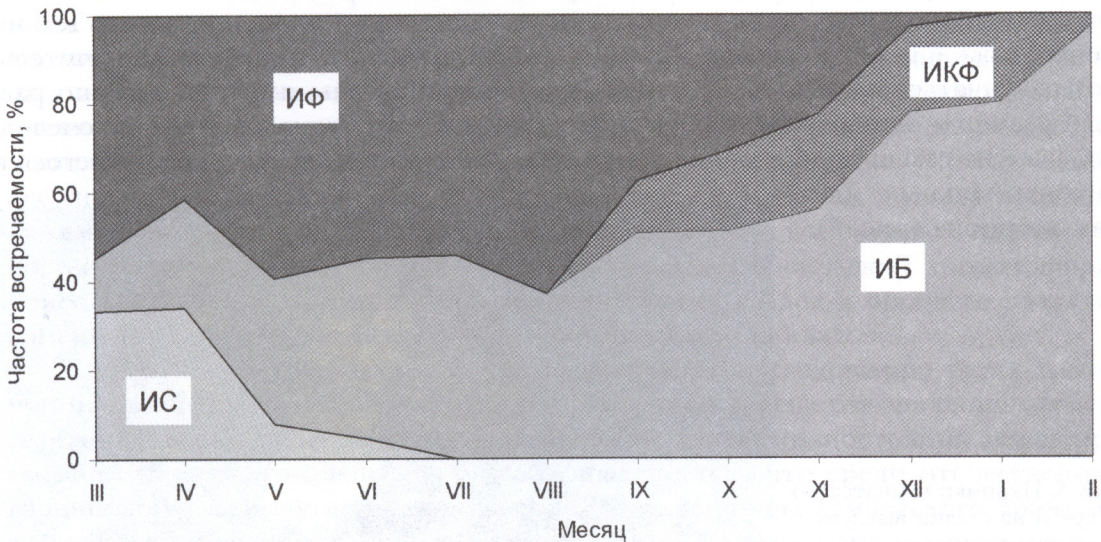


Рис. 4. Сезонные изменения частоты встречаемости кладок различного цвета у самок камчатского краба в прибрежье Западного Мурмана в 2003–2007 гг.: ИФ – икра фиолетовая, ИКФ – икра красновато-фиолетовая, ИБ – икра бурая, ИС – икра серая

Figure 4. Seasonal variations in shares of different developmental stages of eggs in the red king crab females in the Western Murman coastal sea between 2003–2007: ИФ – violet eggs, ИКФ – reddish-violet eggs, ИБ – brown eggs, ИС – gray eggs

Для того, чтобы уточнить характер изменений окраски икры, происходящих в этот период, 18 марта 2007 г. из уловов ловушек были отобраны и отсажены в садок 5 самок с серой икрой на стадии дробления. После 88 сут. содержания в садке две кладки приобрели буро-фиолетовую окраску, две другие – коричневый

цвет, одна — фиолетовый цвет. При этом в 4 кладках зародыши достигли стадии науплиуса, а в одной еще оставались на стадии формирования эмбриона. Результаты этих наблюдений подтверждают вывод о том, что на ранних стадиях развития цвет икры камчатского краба претерпевает значительные изменения. Кроме того, они позволяют объяснить причину исчезновения в летний период некоторых вариантов окраски икры камчатского краба, наблюдающихся в первые месяцы после нереста.

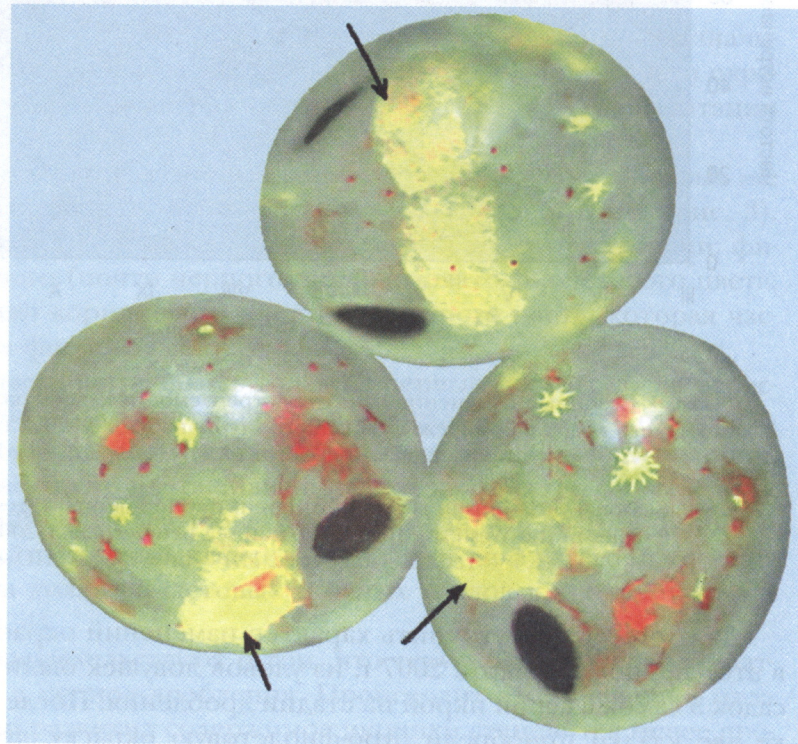
В июле и августе, в период, когда подавляющее количество эмбрионов находились на стадии науплиуса и метанауплиуса, наблюдались только фиолетовые и бурые кладки, доля которых составляла 59 и 41% соответственно. Начиная с сентября, когда значительная часть эмбрионов достигли стадии зоэа, у самок стали отмечаться красновато-фиолетовые кладки, имевшие промежуточную окраску между фиолетовым и бурым цветом. Максимальное количество кладок с такой окраской (20%) наблюдалось в декабре — январе. В феврале их число снизилось до 3%, но отдельные из них встречались даже накануне выклева личинок. Одновременно прослеживалось увеличение количества бурых кладок, доля которых в декабре составляла 78%, а в феврале, перед выклевом личинок — 97%. Синхронно с этим происходило снижение числа кладок с фиолетовой икрой (в соответствии с рис. 4).

Следует подчеркнуть, что на стадии ранней зоэа, несмотря на то, что эмбрионы уже имели пигментированные глаза и развитые хроматофоры, фиолетовая окраска кладки все еще сохранялась. В сентябре — октябре такие кладки составляли 21–23%, а в ноябре и декабре они были отмечены у 15 и 3% половозрелых самок соответственно.

По мере развития эмбрионов и расходования запаса желтка количество фиолетовых и красновато-фиолетовых кладок постепенно сокращалось, а коричневые кладки приобретали красновато-оранжевый оттенок, вследствие чего существовавшие ранее различия в окраске икры постепенно нивелировались. Тем не менее, даже в период выклева личинок кладки продолжали (хотя и незначительно) различаться окраской. На стадии выклева эмбрионы имеют примерно равный размер и одинаковую пигментацию, поэтому цвет икры в это время, очевидно, зависит главным образом от количества и окраски желтка, сохранившегося в энтодермальных клетках эмбриона (рис. 5).

**Рис. 5.** Икринки камчатского краба на стадии выклева личинок в апреле 2004 г. в губе Ура (стрелками показаны остатки желтка)

**Figure 5.** The eggs of red king crab at pre-hatching stages in April, 2004 in the Guba Ura. Arrows point to the residual yolk reserves



## ОБСУЖДЕНИЕ

На основании выполненных наблюдений можно заключить, что окраска икры камчатского краба определяется несколькими факторами. Очевидно, главным из них следует считать индивидуальную изменчивость в окраске желтка, поскольку он сохраняется на протяжении всего эмбрионального цикла. В наибольшей степени влияние этого фактора прослеживается на ранних стадиях развития и в меньшей степени на стадии зоза, особенно накануне выклева личинок.

Действие других факторов проявляется лишь на определенных стадиях эмбрионального развития. Один из них связан с изменением структуры икринки в период дробления. Вследствие процессов, происходящих в это время, желток оказывается под слоем бластомеров, что, очевидно, приводит к изменению оптических свойств икринки. Влияние этого фактора в сочетании с индивидуальной изменчивостью окраски желтка дают максимальное разнообразие цветового спектра икры камчатского краба в первые месяцы после нереста. Однако действие этого фактора непродолжительное и в период формирования эмбриона приобретает обратимый характер. На стадии науплиуса эмбрион и желток обособляются, эмбрион предельно мал, полностью прозрачен и не оказывает существенного влияния на цвет икринки. Поэтому ее цвет в этот период полностью зависит от окраски желтка.

Влияние следующего фактора проявляется на стадии зоза, когда у эмбриона появляются пигментные клетки. На этой стадии завершается формирование сложного глаза и образуются красные и золотистые хроматофоры, что приводит к изменению окраски икринки.

Однако происходит это не сразу, так как в начале стадии зоза желток занимает свыше 60% объема икринки, цветовой фон хроматофоров еще несоизмеримо мал в сравнении с фоном желтка, в особенности, если последний окрашен в яркие или темные тона. В дальнейшем, по мере роста эмбриона и расходования запаса желтка, роль хроматофоров в формировании общего цветового фона икринки постоянно возрастает, а роль желтка, напротив, снижается. Вследствие этого икра в конечном итоге приобретает красновато-оранжевую окраску. Наиболее сильно действие этого фактора проявляется в том случае, когда желток имеет темно-фиолетовый цвет. Если же желток окрашен в коричневый или светло-коричневый цвет, то контраст между его окраской и окраской хроматофоров менее заметен. По этой причине цвет коричневых кладок в процессе развития изменяется значительно меньше, чем цвет фиолетовых кладок.

В работах иностранных авторов, посвященных исследованию репродуктивной биологии камчатского краба, как правило, не придается значения окраске наружной икры. Отечественные исследователи, напротив, постоянно акцентируют внимание на этом аспекте. Это обусловлено тем, что среди отечественных карцинологов давно утвердилось мнение, что цвет икры камчатского краба может служить индикатором стадий эмбриогенеза. Впервые идея о существовании зависимости между цветом икры и продолжительностью ее инкубации была предложена И.Г. Заксом [1936]. В дальнейшем Л.Г. Виноградов [1945] развил эту мысль, связав цвет икры с конкретными стадиями эмбриогенеза. Однако Л.Г. Виноградов не имел для этого достаточных оснований, поскольку он не располагал данными относительно эмбрионального развития камчатского краба, а приведенные им ссылки на работу Марукава [Marukawa, 1933], являвшуюся в то время единственным источником информации по этому вопросу, были не вполне корректны. Тем не менее, взгляды Л.Г. Виноградова [1945] получили всеобщее признание и широкое распространение среди российских ученых и до настоящего времени используются при составлении различных методических руководств и пособий [Руководство..., 1979; Инструкции..., 2001; Левин, 2001; Павлов, 2003].

В представлении Л.Г. Виноградова [1945] икра камчатского краба на ранних стадиях развития (дробление, формирование зародыша, стадия науплиуса и метанауплиуса) имеет фиолетовый цвет, затем в середине лета (через 1–2 мес. после нереста) икра приобретает бурую окраску, которая свидетельствует о том, что эмбрионы уже достигли стадии зоза и у них появились хроматофоры.

Подобная точка зрения могла бы показаться обоснованной только лишь в том случае, если бы было подтверждено, что продолжительность эмбрионального развития камчатского краба до стадии зоза составляет 1–2 мес. Между тем, исследования Марукава [Marukawa, 1933] и последующие работы в этом направлении японских авторов [Matsuura, Takeshita, 1985; Nakanishi, 1985; Nakanishi, 1987] показывают, что продолжительность эмбрионального развития камчатского краба до стадии зоза составляет 5–6 мес. Кроме того, в многочисленных литературных источниках указывается, что глазки эмбрионов камчатского краба, являющиеся отличительным признаком стадии зоза [Marukawa, 1933; Matsuura, Takeshita, 1985], появляются только осенью. В соответствии с этим можно заключить, что в весне-летний период икра камчатского краба может находиться только на ранних стадиях развития. Наши собственные наблюдения за развитием икры камчатского краба в Баренцевом море полностью подтверждают этот вывод. В то же время, судя по многочисленным сообщениям, в морях Дальнего Востока бурая окраска кладок в летнее время представляет собой обычное явление [Закс, 1936; Виноградов, 1945; Низяев и др., 1992; Буяновский и др., 1999; Золотухина, 2002 и др.]. Поэтому, учитывая доводы, приведенные выше, можно заключить, что на ранних стадиях эмбриогенеза икра камчатского краба может иметь не только фиолетовую, но и бурую окраску.

Благодаря исследованиям последних лет, известно также, что в дальневосточных морях кладки икры камчатского краба остаются фиолетовыми до глубокой осени. Так, у берегов Сахалина они сохраняли такую окраску до сентября, а некоторые из них даже до ноября [Переладов и др., 1999]. У восточного побережья Камчатки в сентябре – начале октября самки с фиолетовой икрой составляли 38% [Милютин и др., 1999]. Имеются и другие сведения, подтверждающие, что фиолетовый цвет икры сохраняется в осенний период [Буяновский и др., 1999; Милютин, Вагин, 2005; Павлов, Тальберг, 2005; Понуровский, 2005]. Очевидно, что такое состояние икры камчатского краба в морях Дальнего Востока вполне типично для осеннего периода. Однако, в соответствии с представлениями Л.Г. Виноградова [1945], подобные случаи часто расцениваются как аномальные или даже как свидетельство существования осенненерестующей расы камчатского краба [Золотухина, Новомодный, 2001; Золотухина, 2002; Колпаков, Колпаков, 2004; Золотухина, 2006].

Между тем, нет ничего необычного в том, что икра камчатского краба остается фиолетовой до осени, поскольку именно в это время эмбрионы достигают стадии зоза и у них появляются хроматофоры, являющиеся одной из причин изменения окраски икры. К тому же, на стадии зоза кладки в течение некоторого времени сохраняют фиолетовую окраску, что подтверждается наблюдениями, сделанными еще в первой половине прошлого века на морской базе ЦПАС на острове Попова [Казаев, Плечкова, 1996].

Таким образом, изучение имеющихся в литературе сведений дает основания утверждать, что изменчивость окраски икры камчатского краба невозможно связывать только с одним фактором – появлением хроматофоров. Наши наблюдения показывают, что различия в окраске икры камчатского краба, в первую очередь, определяются индивидуальной изменчивостью в окраске желтка. Аналогичная точка зрения высказывалась еще в первой половине прошлого века [Marukawa, 1933].

Безусловно, цвет икры напрямую связан с окраской ооцитов. Яичники самок камчатского краба в процессе созревания проходят гамму окрасок от белого,

через желтый и коричневый к фиолетовому [Виноградов, 1945; Филина, 2003]. Известно, что цвет зрелых ооцитов может различаться. Согласно наблюдениям Л.Г. Виноградова [1945], накануне нереста яичники окрашены в фиолетовый или коричнево-фиолетовый цвет. У баренцевоморских самок, по устному сообщению Л.А. Филиной, в течение зимы и весной перед нерестом встречались зрелые ооциты коричневого цвета. Эти сведения могут служить подтверждением изменчивости окраски желтка в икришках камчатского краба.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных в Баренцевом море исследований можно выделить следующие периоды эмбрионального цикла камчатского краба: с февраля по март — сегментация икры; с апреля по июнь преобладает стадия формирования эмбриона; июнь — август — стадии науплиуса и метанауплиуса; с сентября до выклева личинок (март — июнь) — стадия зоэа.

Различия в окраске икры прослеживаются на протяжении всего эмбрионального цикла, но в наибольшей степени они заметны на ранних стадиях развития. Вариации окраски икры на ранних стадиях довольно значительные — от темно-фиолетового до светло-коричневого и серого цвета.

На стадии зоэа различия в окраске икры постепенно нивелируются по мере расходования запаса желтка, но все же они в незначительной мере сохраняются до выклева личинок.

Данные, полученные нами, позволяют сделать вывод о том, что вариации окраски икры камчатского краба, в первую очередь, зависят от индивидуальной изменчивости в окраске желтка, а влияние факторов, связанных с определенными стадиями эмбриогенеза, имеет второстепенное значение.

## ЛИТЕРАТУРА

Буяновский А.И., Вагин А.В., Поланский В.Е., Сидоров Л.К. 1999. О некоторых особенностях экологии камчатского и синего крабов в районе Северо-Западной Камчатки // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО. С. 126–142.

Вагин А.В., Поланский В.Е. 2006. Созревание наружной икры камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в районе Западного Мурмана осенью 2002–2005 гг. // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова): Тезисы докладов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 60–62.

Виноградов Л.Г. 1941. Камчатский краб. Владивосток: ТНИРХ. 94 с.

Виноградов Л.Г. 1945. Годичный цикл жизни и миграции краба в северной части западнокамчатского шельфа // Известия ТИНРО. Т. 19. С. 3–54.

Закс И.Г. 1936. Биология и промысел краба (*Paralithodes*) в Приморье // Вестник ДВФ АН СССР. Т. 18. С. 49–80.

Золотухина Л.С. 2002. Обзор исследований и новые взгляды на популяционную структуру камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в районе западной части Татарского пролива (Японское море) и у западной Камчатки. Статус пелагических и донных сообществ и условия их обитания в дальневосточных морях на рубеже XX и XXI столетий // Известия ТИНРО. Т. 130. С. 545–561.

Золотухина Л.С. 2006. Динамика плодовитости камчатского краба северо-западной части Татарского пролива // Известия ТИНРО. Т. 146. С. 183–197.

Золотухина Л.С., Новомодный Г.В. 2001. О массовом осеннем выклеве личинок камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius) в западной части Татарского пролива в 1999 г. // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России: Сборник научных трудов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 132–136.

Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. 2001. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 291 с.



- Казаев А.П., Плечкова Е.** 1996. К биологии камчатского краба и акклиматизации его в водах Баренцева моря // Аквакультура. Проблемы и достижения: Информпакет. М. ВНИЭРХ. Вып. 1–2. С. 3–19.
- Колпаков И.В., Колпаков Е.В.** 2004. Распределение и биологическое состояние камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в прибрежных водах северного Приморья в районе мыса Золотого в августе 2001 г. // Известия ТИНРО. Т. 139. С. 159–167.
- Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н.** 2002. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспектива промысла. Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН. 236 с.
- Левин В.С.** 2001. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица. 198 с.
- Милотин Д.М., Буяновский А.И., Сидоров Л.К.** 1999. Новое скопление камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*), обнаруженное в проливе Литке (Берингово море), его размерно-возрастная структура и некоторые аспекты биологии // Прибрежные гидробиологические исследования: Сборник научных трудов. М.: Изд-во ВНИРО. Т. 144. С. 143–154.
- Милотин Д.М., Вагин А.В.** 2005. Биология и распределение камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*, в Карагинском заливе (Берингово море) // Зоологический журнал. Т. 84, 5. С. 555–568.
- Моисеев С.И.** 2006. Некоторые особенности биологии камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова): Тезисы докладов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 101–104.
- Моисеев С.И., Вагин А.В., Полонский В.Е.** 2005. Характеристика осенних скоплений камчатского краба в Варангер-фиорде и тактика его промысла на ограниченном полигоне // Прибрежные гидробиологические исследования: Труды ВНИРО. М.: Изд-во ВНИРО. Т. 144. С. 194–211.
- Низяев С.А., Федосеев В.Я., Мясоедов В.И., Родин В.Е.** 1992. К формированию урожайности поколений камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на шельфе Западной Камчатки // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: Изд-во ВНИРО. С. 4–14.
- Павлов В.Я.** 2003. Жизнеописание камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1885). М.: Изд-во ВНИРО. 110 с.
- Павлов В.Я., Тальберг Н.Б.** 2005. Оценка физиологических изменений в популяциях промысловых крабов под воздействием промысла // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО. С. 78–90.
- Переладов М.В., Буяновский А.И., Милотин Д.М., Огурцов А.Ю., Мельников А.А.** 1999. Некоторые аспекты распределения и биологии камчатского и волосатого крабов в прибрежной зоне Юго-Западного Сахалина // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО. С. 75–108.
- Понуровский С.К.** 2005. Распределение и особенности биологии камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) в юго-восточной части Татарского пролива (юго-западное побережье острова Сахалин) // Материалы XIII Международной конференции по промысловой океанологии. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 231–232.
- Руководство** по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. 1979. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 60 с.
- Филина Е.А.** 2003. Гистологические исследования воспроизводительной системы камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море (издание 2-е, переработанное и дополненное). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 107–121.
- Marukawa H.** 1933. Biological and fishery research on Japanese King crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius) // J. Imp. Fish. Exp. St. Tokyo. Vol. 4. № 37. P. 1–200.
- Matsuura S., Takeshita K.** 1985. Development and decrease in number of eggs attached to pleopods of laboratory-reared king crabs, *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius) // Proc. Intern. King Crabs. Symp. Anchorage. Alaska. Univ. Alaska Sea Grant Rep. Rep. № 85–12. P. 155–166.
- Nakanishi T.** 1985. The effects of the environment on the survival rate, growth and respiration of eggs, larvae and post-larvae of king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // Proc. Intern. King Crabs. Symp. Anchorage. Alaska. Univ. Alaska Sea Grant Rep. Rep. № 85–12. P. 167–185.
- Nakanishi T.** 1987. Rearing condition of eggs, larvae and post-larvae of king crab // Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab. V. 37. P. 57–161.