

УДК 595,384.16

На правах рукописи

Борисов Ростислав Русланович

Морфо-функциональная организация, постэмбриональное развитие
Pontastacus leptodactylus (Eschscholtz, 1823) (Decapoda, Astacidae) и его
трофические связи в бассейнах Верхней Волги и Мсты.

Специальность 03.00.08 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 2001

Работа выполнена на кафедре систематики, сравнительной анатомии и экологии беспозвоночных животных Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова и во Всероссийском научно-исследовательском институте ирригационного рыбоводства (ВНИИР) Российской сельскохозяйственной академии наук.

Научные руководители:

кандидат биологических наук
кандидат биологических наук

Извекова Эвелина Ивановна
Александрова Елена Николаевна

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
кандидат биологических наук

Павлов Виктор Яковлевич
Чертопруд Михаил Витальевич

Ведущая организация: Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства (КаспНИРХ), г. Астрахань

Защита состоится «26» ноября 2001 г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: 119899, Москва, ПСП, В-234, Воробьевы Горы, МГУ, Биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан «26» октября 2001 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

кандидат биологических наук

Л.И. Барсова



Актуальность исследования. Речные раки - одни из самых крупных беспозвоночных, обитающих в пресноводных водоемах. На территории Европейской части России наиболее широко распространен длиннопалый рак *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823), имеющий ряд форм и подвидов. В мире ограниченное число видов раков, к которым относится и *P. leptodactylus*, имеет коммерческое значение.

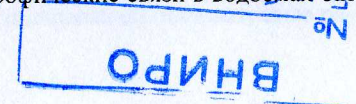
Широта распространения и хозяйственная ценность речных раков обусловили древность первых упоминаний о них, так и активно ведущиеся сейчас работы по изучению особенностей их биологии, а также сделали их одними из самых известных беспозвоночных пресных вод, по крайней мере, на территории Европы.

Одной из важнейших задач современной зоологии является всестороннее монографическое описание вида. Это в полной мере относится к речным ракам. На сегодняшний день они не только объект промысла и разведения. Речные раки уже давно, особенно после выполненной в 19 веке работы Т. Гексли (Huxley, 1878), стали одним из видов, традиционно используемых в учебных курсах по зоологии беспозвоночных. В современных биологических исследованиях речных раков используют как модельный объект в работах по нейрофизиологии и биохимии, а чувствительность к изменениям внешней среды позволяет использовать их в ставших в последнее время очень актуальными работах по биомониторингу. В этой связи актуальными становятся исследования самых различных аспектов жизнедеятельности речных раков, в том числе и наиболее обычного для нашей территории вида *P. leptodactylus*. Любые дополнительные детали, обнаруженные в ходе этих исследований, могут быть важными штрихами к общему портрету вида. Тем более что этот вид постепенно вытесняет широкопалого рака *Astacus astacus*, на котором были выполнены большинство зоологических работ конца 19- начала 20 века.

Конечности членистоногих формируют внешний облик, внутреннюю организацию, ими обусловлена тагматизация. Большинство основных функций, свойственных организму, в особенности у ракообразных, связаны с конечностями. Так, на них располагаются органы дыхания, чувств (хемо- и механорецепторы,статоцисты), с помощью них осуществляется сбор и обработка пищи, движение, груминг, оплодотворение, забота о потомстве и т.д. Это делает необходимым уделять особое внимание при изучении представителей ракообразных, в частности речных раков, морфологии, функционированию и развитию их конечностей. Особое внимание следует уделить организации и функционированию пищеводобывательного и дыхательного аппаратов, как выполняющих основные функции живого организма.

Возможность заселять водоемы разного типа, крупные размеры, способность образовывать популяции с высокой численностью, использование их как объекта аквакультуры, а также опасность, нависшая над речными раками вследствие антропогенного загрязнения водоемов, сделали актуальными работы, ставящими своей целью определение места, занимаемого речными раками в экосистемах пресноводных водоемов, и понимание их роли в процессах, происходящих в водоемах. Важной частью этих исследований является изучение трофических связей речных раков в естественных условиях.

Цель работы: Изучить морфо-функциональную организацию, постэмбриональное развитие *P. leptodactylus*, а также исследовать его трофические связи в водоемах бассейнов Верхней Волги и Мсты.



При этом ставились следующие задачи:

- 1- Изучить формирование и функционирование дыхательного аппарата на разных стадиях постэмбрионального развития.
- 2- Исследовать вододвигательную функцию конечностей длиннопалого рака.
- 3- Изучить строение, функционирование и постэмбриональное развитие пищеводобывательного аппарата.
- 4- Найти надежный способ определения ранних стадий развития длиннопалого рака.
- 5- Исследовать питание личинок длиннопалого рака на первых стадиях постэмбрионального развития.
- 6- Изучить питание длиннопалого рака в нескольких различающихся между собой водоемах бассейнов Верхней Волги и Мсты.

Научная новизна. У длиннопалого рака *P. leptodactylus* подробно исследовано строение дыхательного аппарата (и его щетиночного вооружения), а также взаимодействие его частей, обеспечивающее эффективное функционирование дыхательной системы: создание тока воды, распределение тока воды внутри бранхиальной камеры, защита бранхиальной камеры от загрязнения. При этом впервые наблюдались токи воды в жаберной полости личинок I-ой стадии. Впервые подробно изучено постэмбриональное развитие дыхательного аппарата личинок длиннопалого рака *P. leptodactylus*, в том числе жаберного аппарата (артробранхийев, подобранхийев, плевробранхийев и эпиподияльных листков) и щетиночного вооружения частей дыхательного аппарата.

Исследована структура токов воды вне рака, вызванных работой скафогнатида и экзоподитов максиллипод.

Рассмотрено взаимодействие ротовых конечностей при захвате и обработке пищи, подробно описано их щетиночное вооружение.

Определены морфологические признаки конечностей, характеризующие ранние стадии постэмбрионального развития длиннопалого рака *P. leptodactylus*, в том числе впервые для речных раков подробно рассмотрен процесс формирования хвостового веера.

Практическое значение. Полученные в ходе работы новые данные по строению, функционированию и развитию конечностей и дыхательного аппарата длиннопалого рака представляют интерес для исследователей как пресноводных, так и морских десятиногих ракообразных, могут быть использованы в учебном процессе. Создан определитель ранних стадий развития молоди длиннопалого рака, который может быть применен при работах по ее выращиванию. На основе научных видеосъемок, выполненных в процессе диссертационной работы, и с использованием полученных в ходе работы данных сделано три видеофильма ("Речной рак – постэмбриональное развитие", "Токи воды, создаваемые речным раком, и устройство жаберной полости" и "Питание речного рака"), которые используются в курсах "Фауна континентальных водоемов" и "Хозяйственное значение водных беспозвоночных" для студентов кафедры систематики, сравнительной анатомии и экологии беспозвоночных животных биологического факультета МГУ.

Результаты изучения питания личинок длиннопалого рака на первых стадиях развития учитываются при создании технологии выращивания молоди длиннопалого рака, а данные по питанию взрослых особей длиннопалого рака могут быть использованы при его содержании и выращивании, а также при формировании оптимальных для рака биоценозов в искусственных водоемах.

Апробация. Основные положения диссертационной работы докладывались: на международной научно-практической конференции "Проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах в условиях перехода к рыночным отношениям" (Минск, 1998), на научной конференции "Водные организмы и экосистемы" (Москва, 1999), на международном региональном совещании астакологов (Астрахань, 1999), на международном симпозиуме "Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре" (Адлер, 1999), на семинарах кафедры систематики, сравнительной анатомии и экологии беспозвоночных животных МГУ (1999; 2000), на заседании межведомственной ихтиологической комиссии, посвященном аквакультуре ракообразных (Москва, 2001).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 8 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Рукопись содержит 146 страниц машинописного текста и 55 страниц иллюстраций. Список литературы включает 225 названий, из них 128 на иностранных языках.

Глава 1. Материал и методика.

Характеристика водоемов. Сбор материала для настоящей работы осуществлялся в 1997-1999 годах в Тверской области (р. Пуйга, оз. Пудоро, оз. Шишово, оз. Мошники, оз. Тубосс и экспериментальное рачное хозяйство рыбхоза "Пуйга" Вышневолоцкого р-на, расположенные в бассейне р. Мсты) и в Московской области (карьер в бассейне р. Сестры (Солнечногорский р-н) и рыбоводный пруд на территории ВНИИР (п. Храпуново)). Приводится краткая характеристика этих водоемов.

Для определения кормовой базы в водоемах и изучения пищевых предпочтений рака были отобраны количественные и качественные пробы бентоса и планктона. В этой главе изложены краткие результаты проведенных исследований, а в приложении даны списки видов обнаруженных беспозвоночных.

Наиболее отличался от других водоемов карьер, в котором следует отметить присутствие моллюска *Dreissena polymorpha* и водоросли *Chara sp.*

Систематическое положение исследованных раков. Приведено подробное описание раков из исследованных популяций, так как раки из карьера в бассейне р. Сестры и раки из водоемов Тверской обл. отличались друг от друга по многим признакам.

В целом, раков водоемов Тверской обл. и карьера можно отнести к группе длиннопалых раков, объединяемых С.Я. Бродским (1981) в вид *Pontastacus leptodactylus*.

Материал и методики, использованные для проведения морфофункционального анализа и изучения постэмбрионального развития. Для исследования морфологического строения конечностей использовались половозрелые ра-

ки, выловленные из вышеперечисленных водоемов. На этом материале проводилось изучение взаимного расположения, строения и щетиночного вооружения конечностей и других частей тела, имеющих отношение к захвату, обработке пищи и дыханию.

Для изучения морфологических изменений конечностей раков в постэмбриональный период были отобраны рачки на разных стадиях развития (из числа молоди раков, выращивавшейся в рыбхозе «Пуйга»). От самок, выловленных из рыбоводного пруда, расположенного на территории ВНИИР, была взята икра на разных стадиях развития.

У рачков разных стадий наблюдали изменения в морфологии и щетиночном вооружении конечностей, при необходимости проводили зарисовку, измерение длины члеников и подсчет числа щетинок. Вплоть до наступления половозрелости были прослежены морфологические изменения, происходящие в строении жаберного (число жаберных лепестков на жабрах, форма эпиподитов и их положение в жаберной камере, развитие бронхиостегитных щетинок и сетобранхий и т.д.) и мужского полового (форма гоноподов I и II) аппаратов.

Материал исследовали методами световой микроскопии.

Изучалось поведение раков, а также функции конечностей и придатков тела раков, принимающих участие в захвате и обработке пищи, формировании токов воды, дыхании. Для наблюдений использовались аквариумы с грунтом и укрытиями, а также специальные аквариумы без грунта, прозрачные стенки и дно которых позволяли осуществлять видеосъемку.

Наблюдения за функционированием ротовых конечностей проводили на раках разного возраста, которым предлагались различные пищевые объекты.

Для визуализации токов воды, индуцируемых раком, применялись частицы, взвешенные в воде, и тушь.

Для наблюдений и видеосъемок токов воды внутри жаберной полости использовали личинок 1-ой стадии, поскольку они имеют полупрозрачные покровы. В некоторых случаях для наблюдений за деятельностью дыхательного аппарата у взрослых раков удалялись различные части бронхиостегита.

В общей сложности было снято 30 часов видеоматериалов, использованных для более точной интерпретации результатов проведенных наблюдений.

Материал и методики, использованные при изучении питания раков. С целью изучения питания были отобраны 316 экз. раков разного возраста из нескольких водоемов.

Пойманных половозрелых раков умерщвляли, помещая на короткое время в кипяток, затем извлекали желудки и фиксировали их формалином, личинок и раков в возрасте одного года фиксировали целиком. Содержимое желудков просматривалось с использованием бинокля и микроскопа, определялись: степень наполнения желудка, процентное соотношение пищевых компонентов и, по возможности, видовая принадлежность съеденных животных и растений.

Для определения круга возможных пищевых объектов личинок раков первых стадий, была проведена серия экспериментов, в которых личинкам 2-ой и 3-ей стадии, предварительно выдержанным без пищи 1-2 дня, предлагались беспозвоночные различных видов и размеров и отмечалось, насколько успешно они поедались личинками.

Наблюдения за только что перелинявшими личинками 3-ей стадии позволили определить промежуток времени, через который после линьки личинка может питаться.

Список сокращений: *al*- антенула; *all*- антенна; *mand*- мандибула; *mxI,II*- максиллы I,II; *mxrI-III*- максиллипеды I-III (ногочелюсти); *pl-V*- переподы I-V (грудные ноги).

Глава 2. История изучения.

В главе кратко описана история изучения речных раков и приведены ссылки на некоторые наиболее крупные обзоры, руководства и монографии, посвященные речным ракам. Отмечается, что среди конечностей речного рака наиболее полно были изучены *pl*, несущие крупные клешни, и конечности, связанные с движением – *plI-V*, плеоподы и уropоды, а также *al* и *all*, выполняющие рецепторные функции. По этой причине мы не рассматриваем эти конечности в нашей работе и лишь вкратце останавливаемся на их постэмбриональном развитии (см. главу 3) и на роли клешнеобразных конечностей в процессе сбора и обработки пищи (см. главу 5).

Глава 3. Постэмбриональное развитие.

Так же как и большинство пресноводных декапод, речные раки не имеют планктонной личинки, а из яйца выходит более или менее сформировавшийся рачок.

В работах по постэмбриональному развитию личинок рака, в основном, рассматриваются изменения формы и соотношений частей тела, увеличение веса и длины личинок, изменения, происходящие с конечностями (переподами, гоноподами, *al*) лишь на первых двух – трех стадиях развития, а для *P. leptodactylus* данные по постэмбриональному развитию вообще немногочисленны и фрагментарны.

Приведены описания наиболее заметных морфологических изменений в строении конечностей личинок первых 6 стадий, которые могут помочь в определении личиночных стадий молоди *P. leptodactylus* (более подробно постэмбриональное развитие ротовых конечностей и частей конечностей, связанных с дыханием, рассмотрено в главах 4 и 5).

Наши исследования показали, что для определения первых трех стадий развития личинок следует использовать форму хвостового веера, а следующих трех – степень развития гоноподов I и II самцов и изменение количества члеников в *al*.

Все наиболее значительные морфологические изменения, которые претерпевают личинки рака после выплывания, происходят в течение первых двух личиночных стадий. Исключение составляют структуры, связанные с полом, которые заметно отстают в своем развитии. Точное определение пола личинок возможно с 4-ой стадии, однако только с 6-ой стадии (стадия сеголетка) можно уверенно определить пол рачков без использования бинокля, окончательно же гоноподы самцов приобретают характерную для них форму лишь в два года.

Отдельно следует остановиться на развитии хвостового веера. Закладка уropод начинается еще до выплывания личинок, на стадии «глазка» (рис. 1,А). Однако вид, характерный для взрослых раков, хвостовая лопасть приобретает лишь после 2-ой линьки, а в течение 1-ой и 2-ой стадий развитие уropод происходит внутри единой хвостовой лопасти, включающей тельсон и уropоды (рис. 1,Б-Г). Основой хвостовой лопасти на этих стадиях является тельсон, который заметно отличается по форме от тельсона взрослых раков, и изменение его формы происходит в течение 2-ой стадии.

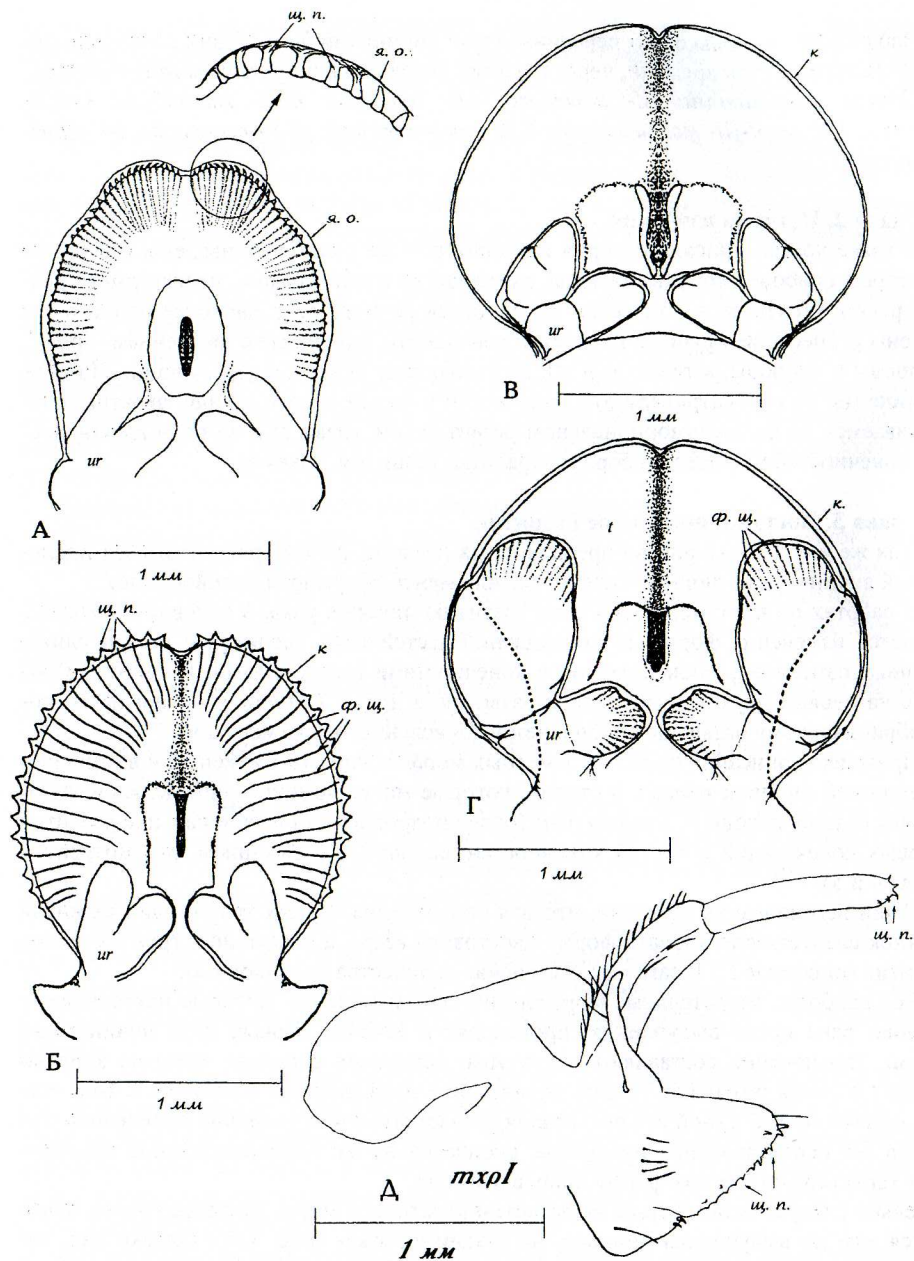


Рис. 1. Формирование тельсона и уropод внутри хвостовой лопасти. Хвостовая лопасть (вид снизу): А-эмбриона рака при вылуплении; Б-личинки 1-ой стадии; В-личинки начала 2-ой стадии; Г-личинки конца 2-ой стадии. Д-левая $mxrI$ личинки 1-ой стадии.

ур – зачатки uropод; я. о. – яйцевая оболочка; ш. п. – щетиночные предшественники; к – кутикула; ф. ш. формирующиеся щетинки, т – тельсон.

Хвостовая лопасть в начале 1-ой стадии играет важную роль в прикреплении личинки к самке. Терминальные щетиночные предшественники еще до вылупления личинки прочно прикреплены к внутренней эмбриональной оболочке (рис. 1, А), на которой рачок повисает после вылупления и которая прикреплена к другим оболочкам яйца.

Другими важными приспособлениями, позволяющими личинкам 1-ой стадии удерживаться на самке, являются: специализированные крючки на концах членков клешенок конечностей (особенно rI), изогнутая ножницеобразная форма дактило- и проподита rI , относительно более длинный дактилоподит и более короткий карпоподит rII и $rIII$.

Глава 4. Дыхательный и вододвигательный аппараты.

Приведен обзор основных литературных источников, затрагивающих вопросы газообмена, морфологии и постэмбрионального развития структур, связанных с дыханием, у речных раков. Отмечается, что морфология дыхательного аппарата речных рака была изучена достаточно давно, но сейчас существует необходимость повторного и более подробного описания его морфологического строения. Кроме того, практически остается не изученным формирование дыхательного аппарата в постэмбриональный период.

Жаберная камера рака разделена на пребранхиальную и бранхиальную камеры.

Пребранхиальная камера по своей форме повторяет изгиб цервикальной борозды, с одного бока и сверху образована стенкой тела, а с другого бока – бранхиостегитом. Нижняя часть пребранхиальной камеры, в основном, образована эпиподитом и базальным членком экзоподита $mxrI$. Кроме того, в формировании пребранхиальной камеры участвуют базальные части $mxrI$, mxI , $mxII$ и mnd . В пребранхиальной камере находится скафогагид, который создает ток воды через жаберную полость. Вода в пребранхиальную камеру поступает из дорзального канала бранхиальной камеры и выходит ниже aII в районе прикрепления бранхиостегита к телу. Для создания тока воды особенно важна целостность пребранхиальной камеры и плотное прилегание скафогагида к ее стенкам. Поскольку значительная часть пребранхиальной камеры образована частями ротовых конечностей, которые движутся во время захвата и обработки пищи, важную роль в образовании стенок пребранхиальной камеры играют два типа щетинок, расположенных на этих конечностях. Это – хохлатые (многочисленные длинные сетулы направлены в разных направлениях и расположены по всей длине щетинки) и хохлато-перистые (многочисленные длинные сетулы преимущественно собраны в два ряда и чаще всего расположены в одной плоскости) щетинки (рис. 2, А-Б). Хохлатые щетинки расположены на обращенных в пребранхиальную камеру частях щупика $mxII$, щупика и базиподита mxI , а также по краю скафогагида, вблизи его основания. Они заполняют пространство между конечностями. Кайма из хохлато-перистых щетинок служит продолжением плоскости конечности, и, благодаря часто расположенным сетулам, создает достаточное сопротивление воде. Эти щетинки размещаются на базальном членке экзоподита и латеральном крае эндоподита (щупика) $mxrI$, которые продолжают плоскость, образуемую эпиподитом. Почти по всему краю скафогагида идет кайма из хохлато-перистых щетинок, но они несут более часто расположенные сетулы, чем на других конечностях. Их функцией является достижение плотного соприкосновения скафогагида со стенками

пребранхиальной камеры во время его работы, а также увеличение его функциональной площади.

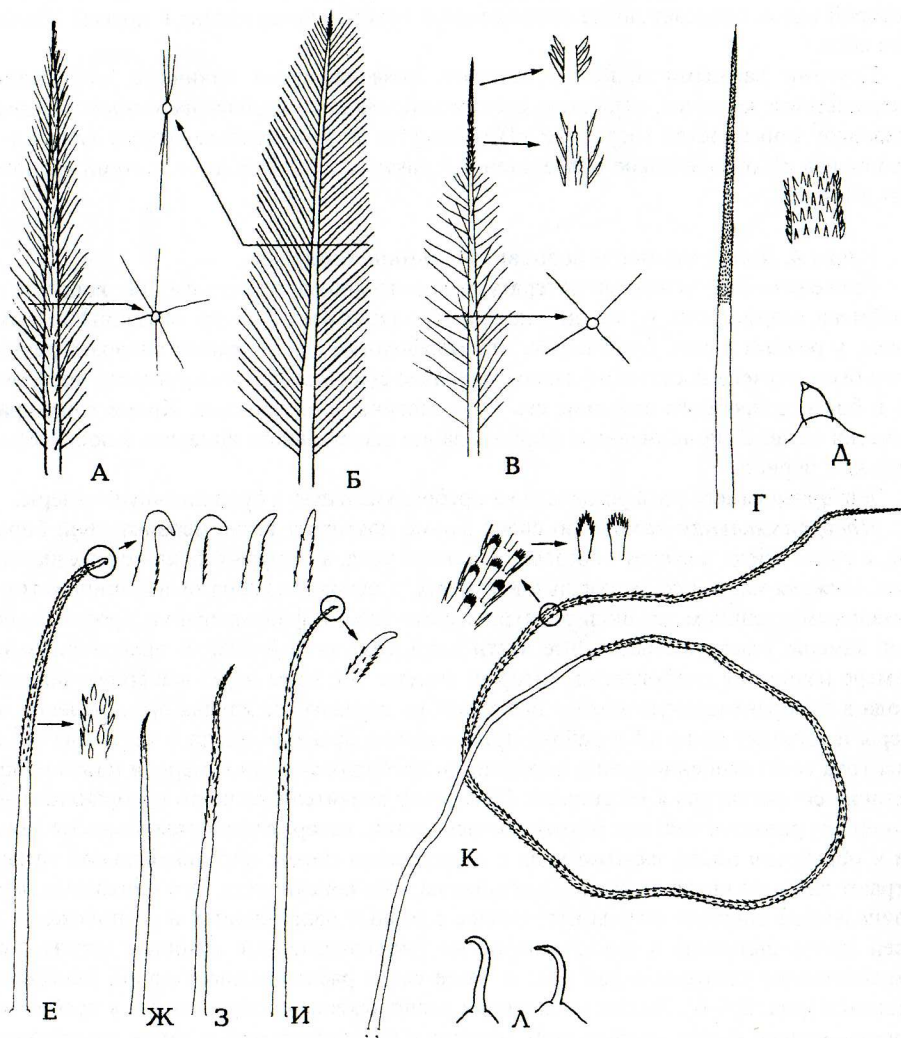


Рис.2. Типы щетинок: А- хохлатые; Б- хохлато-перистые; В- перисто-зубчатые; Г- многозубчатые скафогнатидные и Д- их предшественник у личинки 1-ой стадии; Е- branхиостегитные: Ж- на 1-ой, З- 2-ой, И- 6-ой стадиях; К- сетобранхии; Л- крючковидные.

Функцию чистки выполняют, в основном, следующие типы щетинок: многозубчатые скафогнатидные щетинки (мощные, длинные, несущие многочисленные короткие остроконечные зубовидные чешуйки, равномерно расположенные по всей

окружности крепкого, прямого ствола выше кольцевого перехвата) (рис. 2,Г); 4-6 щетинок этого типа расположены на заднем конце скафогнатиды, при движении которого они, перемещаясь, очищают переднюю часть дорзального канала и вход в пребранхиальную камеру; мелкие крючковидные щетинки (рис. 2,Л), расположенные на поверхности эпиподита $mxrI$; слабопильчатые щетинки, расположенные на mxI (близкие по строению к пильчатым щетинкам: два ряда зубовидных сетул, расположенных буквой U, ближе к кольцевому перехвату переходят в несколько рядов мелких остроконечных чешуек).

Бранхиальная камера образована branхиостегитом и стенкой тела, а от пребранхиальной камеры ее ограничивает листок эпиподита и базальный членик экзоподита $mxrI$. *P. leptodactylus* имеет 11 пар артробранхий, 6 пар подобранхий, к которым прирастают эпиподиальные листки, 1 пару развитых и 3 пары редуцированных плевробранхий. Главную роль в формировании токов воды в бранхиальной камере играют эпиподиальные листки. Во-первых, они делят бранхиальную камеру на 7 отсеков (рис. 3), и вода, проникая в бранхиальную камеру, равномерно распределяется между ними. Во-вторых, эпиподиальные листки в образованных ими отсеках за счет своей формы и складок на поверхности формируют токи, эффективно омывающие жабры. Из 7 жаберных отсеков 5 центральных имеют одинаковый набор жабр (подобранхий и 2 артробранхий), а в первом и последнем расположено меньшее число жабр (в переднем отсеке - 1 подобранхий и 1 артробранхий, а в заднем - только 1 плевробранхий). Эпиподиальные листки придают жаберным отсекам изогнутую форму, что позволяет более эффективно использовать пространство бранхиальной камеры. Концы эпиподиальных листков формируют дорзальный канал в верхней части бранхиальной камеры, в который попадает вода из жаберных отсеков и отводится в пребранхиальную камеру. В канале отсутствуют жаберные нити, и скорость воды в нем наибольшая для бранхиальной камеры. Половинки листка эпиподита отогнуты назад, а сами эпиподиальные листки располагаются в жаберной камере, как бы вкладываясь друг в друга, в результате чего жаберные отсеки имеют форму буквы V (рис. 3). По-видимому, это позволяет за счет многочисленных складок эпиподиального листка лучше распределяться потокам воды внутри жаберного отсека, а жабрам - располагаться таким образом, чтобы не мешать друг другу. Край эпиподиального листка утолщен и прилегает к стенке тела и branхиостегиту.

Основание подобранхия и эпиподиального листка имеет вид пластинки с плотной склеротизированной кутикулой, расположенной в одной плоскости с наружной половиной эпиподиального листка. От ее положения относительно branхиостегита и коксоподита следующей конечности зависит место проникновения воды в жаберную камеру. Там, где пластинка крепится к коксоподиту, имеется мягкое сочленение, при движении конечности вперед или назад благодаря нему подобранхий не перекручивается, а лишь движется вниз или вверх. Важно отметить, что подобранхии $mxrII$, которые не выполняют направленных вперед или назад движений большой амплитуды, не имеют такого сочленения с коксоподитом.

Основной объем бранхиальной камеры занят жаберными нитями (рис. 3), в расположении которых можно выделить несколько закономерностей: жаберные нити соседних жабр не бывают направлены друг к другу; жаберные нити не покидают пределов отсеков, в которых расположены несущие их жабра; жаберные нити не направлены к гладкой поверхности стенки тела. Жаберные нити влияют на распреде-

ление токов воды в бронхиальной камере, что было особенно хорошо заметно во время наших наблюдений на личинках I-ой стадии, у которых отсутствуют складки на листках эпиподитов.

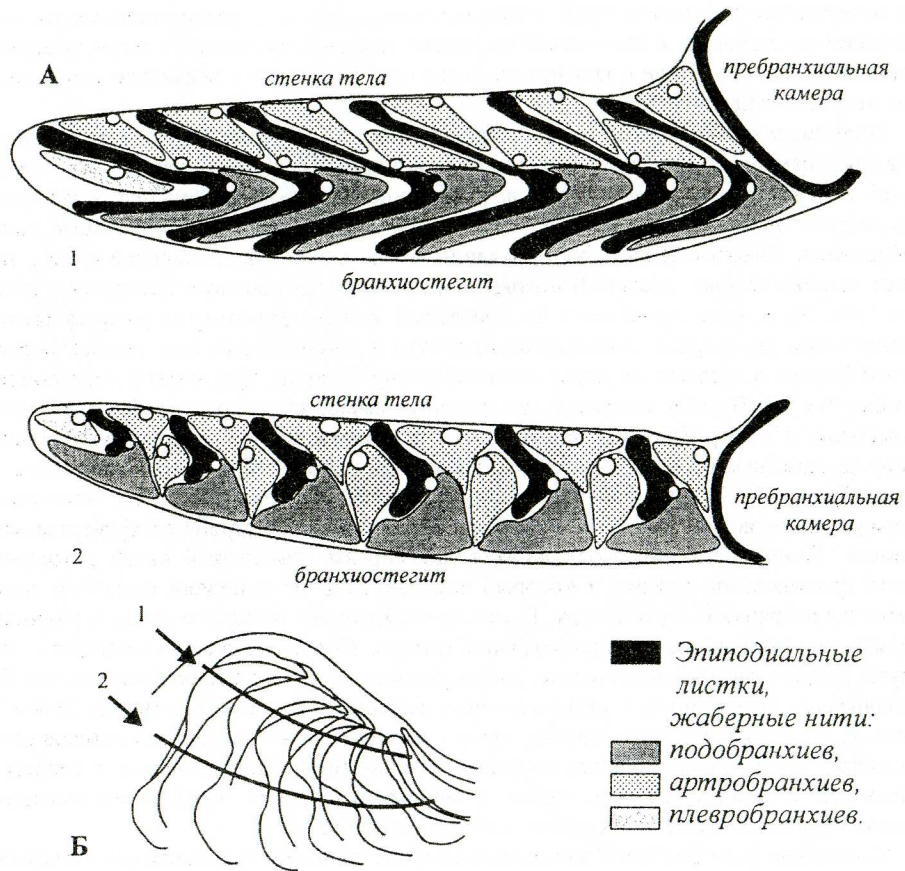


Рис. 3. Схема строения бронхиальной камеры в разрезе.
А-сечения через бронхиальную камеру;
Б-места прохождения сечений.

Вода в жаберную полость поступает через щелевидные пространства между коксоподитами $mxrI-III$ и $pl-V$, а так же между ними и краем бронхиостегита. Таким образом, поток воды, поступающей в бронхиальную камеру, сразу оказывается разделен на несколько (7) частей.

Предотвращение загрязнения жаберной поверхности осуществляется за счет фильтра на входе респираторных токов в бронхиальную камеру, пассивной чистки жаберной поверхности и удаления загрязнения вместе со старой кутикулой во время линьки.

Фильтр образован щетинками, расположенными по краю структур, формирующих просветы, через которые вода проникает в бронхиальную камеру: край бронхиостегита, коксоподиты конечностей, пластинки подобранхия. Подавляющее их большинство принадлежит к перисто-зубчатым щетинкам (рис. 2,В), большая часть стебля (выше и ниже кольца) которых несет длинные сетулы, торчащие в разных направлениях, постепенно, к вершине щетинки, они становятся короче и переходят в 2-4 ряда коротких чешуек. Число сетул и чешуек, плотность их расположения и длина части щетинки, несущей короткие чешуйки, может сильно варьировать. Соседние щетинки, перекрываясь своими сетулами, направлены либо навстречу току воды, или под углом к нему, препятствуют проникновению в жаберную камеру посторонних частиц.

Пассивная чистка осуществляется за счет перемещения поверхности жабр относительно специализированных щетинок или специализированных щетинок относительно жаберной поверхности. Это перемещение возникает при движении коксоподитов конечностей, к которым крепится часть жабр и специализированных щетинок. Подобранхии и листки эпиподитов во время движения конечностей перемещаются вверх и вниз в жаберной полости и двигаются относительно менее подвижных артробранхий, жабр соседних отсеков, поверхности бронхиостегита. Во время движения конечности движутся и щетинки, расположенные на коксоподитах конечностей.

Мы наблюдали движения "покачивания" переопод раков, не связанные с хождением и поиском пищи, по всей видимости, тоже связанные с чисткой жабр.

Сетобранхии (достигают у взрослых особей более 1 см в длину), нитевидные, слегка закрученные щетинки, несущие выше кольцевого перехвата пальчатые чешуйки (рис. 2,К). Они отходят пучками от коксоподитов $mxrIII$ и $pl-V$. Пучок сетобранхий сразу же разделяется на две части: часть щетинок направляется к жабрам (артробранхиям, а у $pl-V$ - к плевробранхиям) соответствующего жаберного отсека, а большая часть сетобранхий проходит под листком расположенного впереди эпиподита и направляется к жабрам этого отсека. Сетобранхии присутствуют во всех жаберных отсеках и, несмотря на то, что коксоподиты $mxrII$ не несут сетобранхий, в их жаберном отсеке присутствуют сетобранхии $mxrIII$. Сетобранхии лежат между жабрами и оплетают их жаберные нити. При движении конечностей перемещаются и сетобранхии, крупные перчатковидные чешуйки которых скребут поверхность жабр, удаляя частички загрязнения.

Сетобранхии чистят, в основном, артробранхии и внутреннюю часть подобранхия, за чистку верхней части подобранхий ответственны бронхиостегитные щетинки. Эти щетинки покрывают всю внутреннюю поверхность бронхиостегита, за исключением той части, которая расположена над пребранхиальной камерой и дорзальным каналом. Щетинки достаточно крупные, их дистальная часть несет многочисленные вытянуто-листовидные чешуйки, расположенные по всей окружности щетинки, а кончик щетинки очень часто загнут в виде крючка (рис. 2,Е). Во время движения подобранхий они скребут и очищают их жаберные нити.

На самых разных частях жаберного аппарата располагаются мелкие крючковидные щетинки (рис. 2,Л). Они имеются на эпиподальных листках, где располагаются по краю и на складках пластинки, эпиподите $mxrI$, на стволах артробранхий и даже на некоторых редуцированных плевробранхиях. Щетинки загнуты крючком по направлению вершины жабры или несущего их эпиподита. По нашему мнению, функ-

ция чистки жабр и других частей дыхательного аппарата для этих щетинок является основной.

Основания подобранхив, имеющие вид пластинок, несут направленные к соседним жабрам слабопильчатые щетинки, которые участвуют в их чистке.

На частях коксоподитов, обращенных к бранхиостегиту, присутствуют пильчатые щетинки (зубовидные сетулы располагаются двумя рядами выше кольцевого перегиба таким образом, что поперечный срез имеет вид буквы U). Они чистят щетинки, расположенные по краю бранхиостегита.

Постэмбриональное развитие дыхательного аппарата. Дыхательный аппарат личинок 1-ой стадии имеет практически все главные функциональные части. Пребранхиальная камера ограничена от бранхиальной камеры развитым листком эпиподита и базальным членником экзоподита $mxrI$, несущим по краю, обращенному к бранхиостегиту, ряд хохлато-перистых щетинок. Скафогнатид имеет характерную для него форму и несет по краю плотную кайму из хохлато-перистых щетинок. Личинки имеют полный комплект жабр, включая даже редуцированные плевробранхии. Эпиподальные листки несут на своей поверхности маленькие загнутые щетинки - предшественники крючковидных щетинок и перисто-зубчатые щетинки, расположенные по краю пластинки в основании подобранхива. Бранхиальная камера разделена на 7 жаберных отсеков, а в верхней ее части имеется дорзальный канал. От внешней среды жаберную полость отделяет бранхиостегит, несущий по краю щетинки, которые вместе со щетинками пластинок в основании подобранхива формируют фильтр на входе в бранхиальную камеру. Внутренняя поверхность бранхиостегита несет щетинки, несколько отличающиеся от бранхиостегитных щетинок взрослых особей (например, они не имеют крючка на конце) (рис. 2, Ж).

О важности щетинок для процесса дыхания свидетельствует их присутствие уже на 1-ой стадии, в то время как части конечностей и тела, не связанные с дыханием несут лишь щетиночные предшественники или единичные щетинки.

Щетинки личинок 1-ой стадии еще не всегда похожи на щетинки взрослых особей, но уже можно определить, к какому типу щетинок они будут относиться. Однако на 1-ой стадии отсутствуют три типа щетинок, связанных с дыханием и выполняющих чистящую функцию. Это сетобранхии и многозубчатые щетинки скафогнатиды, на их месте расположены лишь щетиночные предшественники (рис. 2, Д), а также слабопильчатые щетинки. Недоразвито щетиночное вооружение и на некоторых других частях конечностей, связанных с дыханием, например, коксоподиты $mxrII$, $mxrIII$ и $pl-V$ несут лишь единичные щетинки.

На 1-ой стадии жабры по своему внешнему виду отличаются от жабр взрослых особей. Эпиподальные листки лишены складок и менее изогнуты, это сказывается на пропорциях жаберных отсеков. Жабры несут в 10 раз меньше жаберных нитей, чем у взрослых особей, но ряды жаберных нитей располагаются таким образом, что напоминают форму жабр взрослых особей. Исключение составляет плевробранхий отсек rV , имеющий на месте жаберных нитей лишь небольшие бугорки.

К резким изменениям в строении жаберной полости после 1-ой линьки можно отнести появление сетобранхив и многозубчатых щетинок скафогнатиды. Большинство же изменений, происходящих с частями дыхательного аппарата, не носят резкого характера. С каждой линькой число щетинок на разных частях дыхательного аппарата немного увеличивается, а по своему строению они становятся все больше похожи

на щетинки взрослых раков (рис. 2, Е-И). После 2-ой линьки происходит первое значительное увеличение числа жаберных нитей и появляются первые складки на листках эпиподитов всех подобранхивов, кроме подобранхива rIV . В дальнейшем число жаберных нитей и складок на поверхности эпиподальных листков будет увеличиваться после каждой линьки. С каждой линькой листки эпиподитов становятся все более и более изогнутыми, и окончательно пропорции, присущие жаберным отсекам взрослых раков, формируются после 4 - 5-ой линьки. Число складок на поверхности эпиподальных листков достигает числа, характерного для взрослых раков, после 7 - 8-ой линьки, тогда же и жабры приобретают форму, характерную для взрослых особей.

Токи воды, создаваемые конечностями.

Колесательные движения скафогнатидов создают дыхательные токи воды. Вода в бранхиальную камеру попадает через щелевидные пространства между коксоподитами $mxrII$, $mxrIII$, $pl-V$ и краем бранхиостегита. Затем вода проходит по жаберным отсекам, омывая жабры, в общий дорзальный канал, из которого попадает в пребранхиальную камеру. Из пребранхиальной камеры вода выбрасывается в районе прикрепления бранхиостегита к телу. Выходящая струя воды направлена параллельно оси тела. Сила, с которой выбрасывается вода, позволяет распространиться току на расстояние, равное или несколько превышающее длину тела рака.

Колесательные движения бичевидных придатков экзоподитов трех пар максиллипед (по нашим наблюдениям они могут совершать до 10-15 ударов в секунду), снабженных по краю мощными оперенными щетинками (ствол щетинки несет длинные сетулы, расположенные почти в одной плоскости и лишь слегка отклоненные в направлении удара), создают токи воды, значительно более мощные, нежели токи, создаваемые скафогнатидами, они распространяются на расстояние, более чем в три раза превышающее длину тела особи. Токи направлены вперед под некоторым углом к оси тела, часто параллельно расположению aII . В зависимости от того, работают ли экзоподиты обеих сторон или только одной, какое положение занимает туловище рака, как располагаются базальные членики экзоподитов, какова амплитуда и частота биения бичевидных придатков, изменяется направление и сила токов воды.

Во время наших наблюдений за раками мы часто отмечали работу экзоподитов, которая никак не могла быть связана только с питанием или дыханием. Из чего можно заключить, что эти токи воды выполняют и другие функции. Ниже мы приводим перечень функций, которые в той или иной степени могут выполнять токи, создаваемые экзоподитами максиллипед, составленный на основе результатов наших наблюдений и мнений, выраженных некоторыми авторами.

Токи, создаваемые экзоподитами максиллипед:

1. Облегчают и увеличивают эффективность дыхания за счет: обновления воды, окружающей тело рака; создания тока воды (вентиляция) в норе; увеличения скорости токов воды из жаберной полости; снижения давления воды на выходе из жаберной полости во время движения рака (Павлов, 2000 - для других декапод; наши наблюдения).
2. Способствуют хемоориентации рака в водоеме (Breithaupt, 1998; Павлов, 2000 - для других декапод).
3. Способствуют удалению продуктов азотного обмена (Bodd et al., 1978).

4. Способствуют удалению ненужных пищевых частиц во время питания (Tomas, 1970; Barker, Gibson, 1977; наши наблюдения).
5. Захватывают и приносят к ротовым конечностям мелкие пищевые объекты (Bodd et al., 1978; Holdich, Reeve, 1988; наши наблюдения).

На 1-ой стадии оперенные щетинки отсутствуют, а на их месте находятся несколько шиповидных щетиночных предшественников, но рачки иногда совершают экзоподитами колебательные движения. Щетинки появляются на 2-ой стадии, в дальнейшем число их понемногу увеличивается.

Токи воды, создаваемые плеоподами, направлены назад и являются, пожалуй, самыми мощными. Они используются во время движения: для сохранения равновесия и как дополнительная помощь ходильным ногам. Самки, совершая колебательные движения плеоподами, улучшают снабжение кислородом икры и личинок 1-ой стадии, которых они вынашивают на плеоподах. Токи воды, создаваемые плеоподами, также могут быть использованы для смены воды вокруг тела рака и вентиляции в норе.

Глава 5. Пищедобывающий и пищеобрабатывающий аппараты.

Приведен обзор основных литературных источников, затрагивающих вопросы морфологии, функционирования и постэмбрионального развития пищедобывающего и пищеобрабатывающего аппаратов. Отмечается, что для *P. leptodactylus* отсутствует подробное описание типов щетинок и их расположения на ротовых конечностях. Вопрос о функциях, выполняемых ротовыми конечностями как у речных раков, так и у других представителей декапод, рассматривался в работах многих авторов, но нам показалось необходимым провести свои собственные исследования, чтобы дополнить уже имеющуюся информацию по этому вопросу.

Приведены подробные описания строения щетинок, их расположения на ротовых конечностях, а также взаимного расположения ротовых конечностей. Их сопоставление с данными, полученными во время наблюдений за работой конечностей при обработке различных типов пищи, позволили сделать заключение относительно функций, выполняемых некоторыми типами щетинок и конечностями при сборе и обработке пищи.

Функции щетинок, расположенных на ротовых конечностях.

Щетинки не могут совершать самостоятельные движения, поэтому мы, говоря о функциях щетинок, часто имеем в виду то, какую функцию выполняют конечности с их помощью.

Ворсистые щетинки (рис. 4,А) (мощные, выше кольцевого перехвата несут многочисленные сетулы, распределенные по всей окружности щетинки (эти сетулы короче и шире, чем у хохлатых щетинок, но заметно длиннее, чем у чешуйконосных щетинок, а по их краю имеются хорошо заметные зазубрины)) расположены на дистальном членике шупика *mxI*, на вершине коксоподита *mxI* и базальной лопасти коксоподита *mxII*. То, что эти щетинки во всех случаях направлены ко рту, а щетинки, расположенные на коксоподите *mxI*, даже заходят в пищевод, а также движения, которые совершают несущие их конечности во время питания (например, шупик *mxI* движется между *mxI* и верхней губой и проталкивает пищу в рот) — свидетельствует о том, что их основной функцией является продвижение пищи в направлении ротового отверстия и далее в пищевод.

Пильчатые щетинки (рис. 4,Б) (выше кольцевого перехвата несут два ряда коротких мощных зубчиков, расположенных под углом друг к другу, образуя букву U) достаточно широко распространены на конечностях рака и наиболее многочисленны на *mxIII*. Во многих случаях место расположения пильчатых, а также близких к ним по строению слабопильчатых щетинок, позволяет заключить, что основной их функцией является участие в чистке каких-либо поверхностей или покрывающих их щетинок. Также нельзя отрицать их роль в удержании пищевых объектов.

Чувствительные щетинки (рис. 4,В), к которым мы относим все щетинки, у которых вершина тупо срезана, канал и пора хорошо заметны, с одной стороны вершина разделена на пальцевидные выросты, расположенные полукругом, а часто чуть ниже вершины можно видеть тонкие сетулы (сенсиллы). Некоторые авторы указывают на наличие хеморецепторов на ротовых конечностях раков (Hodgson, 1958; Thomas, 1970; Ameyaw-Akumfi, 1977; Huner, Barr, 1991). Нам кажется, что хеморецепторные свойства следует приписывать щетинкам, верхушки которых имеют описанное выше строение. Эти щетинки сосредоточены на дистальных частях конечностей и могут иметь достаточно разнообразное вторичное вооружение, но в большинстве случаев это короткие чешуйковидные сетулы или зубчики, собранные в ряды и бороздки. Отдельно следует упомянуть щетинки, расположенные на базиподите *mxII*. Они имеют верхушки, напоминающие по своему строению верхушки чувствительных щетинок, и, вместе с тем, эти щетинки более мощные, что указывает на выполнение ими механических функций.

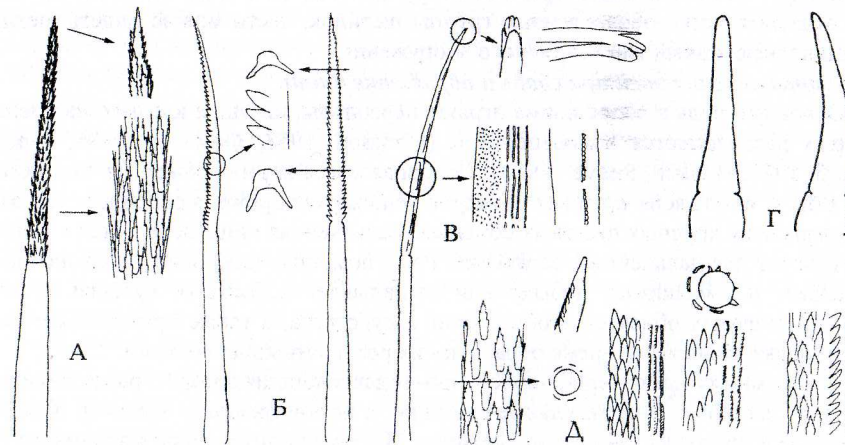


Рис. 4. Типы щетинок, расположенных на ротовых конечностях: А- ворсистые; Б- пильчатые; В-чувствительные; Г- остроконечные; Д- чешуйконосные и разнообразие их вторичного вооружения.

Остроконечные щетинки (рис. 4,Г) (стройные, сильно кутикулизованные, слегка загнутые, поверхность их гладкая или с двумя рядами очень маленьких зубчиков, кольцевой перехват хорошо заметен, дистальная часть щетинки в несколько раз больше проксимальной) располагаются на дактилоподите *mxIII* и на внутреннем

крае коксоподита mxI . Внешний вид этих щетинок свидетельствует о выполнении этими щетинками механических функций по удержанию и перетиранию пищи. Несколько рядов этих щетинок на внутреннем крае коксоподита mxI дополняют механическую обработку пищи, производимую mnd , а остроконечные щетинки дактилоподита $mxrII$, в основном, участвуют в манипуляциях, проталкивании и удержании пищевого объекта.

Хохлатые и перисто-зубчатые щетинки (рис. 2, А-В) особенно многочисленны на базальных члениках ротовых конечностей. Так же как и на участках, связанных с дыхательной системой рака, они, в первую очередь, образуют фильтры, уменьшая потери и обеспечивая концентрацию пищевых частиц. В то же время, некоторые перисто-зубчатые щетинки участвуют в продвижении пищи к ротовому отверстию. При этом щетинки, которые несут большие механические нагрузки, имеют более длинный участок (от верхушки), несущий укороченные и зубовидные сетулы

Шиповидные щетинки, расположенные на коксоподите mxI , участвуют в механической обработке пищи.

Функции щетинок прочих типов, несущих, как правило, различные чешуйковидные или чешуйковидные и зубовидные сетулы (рис. 4, Д), нам сложно однозначно охарактеризовать. Однако мы считаем, что чаще всего они связаны с выполнением различных механических функций, таких как захват пищевого объекта, его удержание, манипуляции с ним, а также они предотвращают потерю частиц пищи во время ее механической обработки.

Следует отметить, что вторичное вооружение щетинок далеко не всегда позволяет выделить четко обособленные группы щетинок, часто можно видеть щетинки, имеющие переходный тип вторичного вооружения.

Работа конечностей при сборе и обработке пищи.

Основную роль в сборе корма играют переоподы, несущие клешни, на члениках которых располагаются хеморецепторы (Hodgson, 1958; Фомичев, 1986; Амеуав-Акумфи, 1977; Holdich, Reeve, 1988). Основная масса корма собирается при помощи rII и $rIII$; rI из-за своих крупных размеров используется реже, в основном, для захвата и удержания крупных пищевых объектов. Захваченная пища передается к ротовым конечностям для дальнейшей обработки. Рак с помощью клешнеобразных конечностей сдавливает и умерщвляет добычу или отщипывает небольшие кусочки от очень больших пищевых объектов и обрастаний с субстрата, а также придерживает крупные пищевые объекты во время обработки их ротовыми конечностями.

По наружному краю меро-, карпо-, про- и дактилоподита $mxrIII$ располагаются, в основном, длинные чувствительные щетинки, а по внутреннему краю - в основном, пильчатые и другие механические щетинки. На ишиоподите вдоль зубовидного гребня располагается густая бахрома из длинных механических щетинок (с многочисленными чешуйковидными сетулами).

Главной функцией пильчатых щетинок $mxrIII$ является груминг aI и aII , они также используются при удержании добычи. Груминг же глаз осуществляют клешенки rII и $rIII$.

Важную роль в удержании и разрывании пищи играет зубчатый гребень ишиоподита $mxrIII$. Крупный пищевой объект зажимается mnd , $mxrIII$ поднимаются ближе к mnd и зубчатыми гребнями ишиоподитов также зажимают его. После этого $mxrIII$ движутся вниз, не разжимая ишиоподитов. Если кусок пищи отрывается, то,

пока $mxrIII$ продолжают двигаться вниз, прочие ротовые конечности работают, направляя пищу в рот, при этом $mxrIII$ продолжают удерживать пищевой объект и вновь подносят его к другим ротовым конечностям.

Практически при получении любого пищевого объекта ротовыми конечностями, в начале его обработки $mxrIII$ складываются в районе карподита, закрывая все прочие ротовые конечности, что предотвращает потерю пищевого объекта или его частей. Часто при этом можно наблюдать, как длинные щетинки, расположенные на конце дактилоподитов $mxrIII$, заходят между другими ротовыми конечностями, проталкивая и направляя пищевой объект ко рту и mnd . Кроме того, $mxrIII$ участвуют в манипулировании крупными пищевыми объектами, помогая поворачивать их в наиболее удобное положение.

Чувствительные щетинки на $mxrIII$, по-видимому, выполняют рецепторную, в том числе хеморецепторную, функции. В этой связи интересно, что $mxrIII$ способны захватывать пищевые объекты из толщи воды или с поверхности грунта, например, личинки рака активно ловят планктонных ракообразных, используя $mxrIII$.

Благодаря наличию токов воды, которые способны создавать экзоподиты максиллипед (см. главу 4), возможен способ питания, который можно назвать "комбинированным". Пищевые частицы, захваченные токами воды, пронесются мимо $mxrIII$, которые ловят их, совершая хватательные движения. Эти токи достаточно мощные, и уже у личинок 2-ой стадии они способны захватывать мелких планктонных ракообразных, а у более взрослых (например у 15-месячных) - и таких крупных, как, например, дафнии. Но, несмотря на присутствие токов воды, фильтрацией этот способ питания назвать нельзя, поскольку, во-первых, отсутствует специализированный фильтр, а, во-вторых, значительная доля пищи активно выхватывается из токов воды $mxrIII$. Нам кажется логичным рассматривать описанный выше способ захвата пищи как сочетающий в себе элементы фильтрационного и грасперного способов питания. Изучение состава пищи, обнаруженной в желудках раков, а также наблюдения за раками, содержащимися в аквариумах, показали, что описанный выше способ питания имеет вспомогательный характер по сравнению с активным поиском и захватом пищи.

Наибольшую амплитуду имеют движения $mxrII$ из стороны в сторону, при которых они часто движутся не синхронно, а поочередно, а их движения вниз-вверх заметно ограничены в сравнении с $mxrIII$.

$MxrII$ имеют крупный мероподит, который по внутреннему краю несет бахрому из длинных пильчатых, чешуйконосных и пильчато-чешуйконосных, а также более коротких чувствительных щетинок. Мероподит и щетинки, расположенные на нем, прикрывая прочие ротовые конечности, предотвращают потерю мелких пищевых частиц и способствуют удержанию пищевого объекта.

$MxrII$ имеют Г-образную форму за счет того, что ось конечности в районе карподита изгибается под прямым углом. Остроконечные щетинки, расположенные на дактилоподите, и пильчатые щетинки, расположенные на дистальном крае проподита, используются при манипуляциях с пищевым объектом (для проталкивания его в направлении ротового отверстия, переворачивания, удержания, передачи его обратно к $mxrIII$), его механической обработки, удаления ненужных пищевых частиц, а пильчатые щетинки, возможно, дополнительно чистят ряды щетинок других ротовых конечностей. На дактило- и проподите располагаются также чувствительные щетинки.

MxрII и mxрIII довольно далеко отстоят от прочих конечностей, что дает им возможность свободно манипулировать с пищевыми объектами, тогда как mxрI, mxI, mxII и mnd образуют компактную группу.

MxрI выполняют функцию нижней губы. Их сильно уплощенные и слабо разделенные базиподит и коксоподит, закрывая более активные ротовые конечности, предотвращают потерю пищевых частиц и обеспечивают, тем самым, свободу действий более активным mxI, mxII и mnd.

Щетинки, расположенные на базиподите, участвует в удержании пищевого объекта, его продвижении дальше к мандибулам и, в незначительной мере, в его механической обработке. На базиподите также расположены чувствительные щетинки, видимо, выполняющие хеморецепторную функцию.

Расположенные на коксоподите и на основании базиподита mxрI хохлатые и перисто-зубчатые щетинки образуют плотный фильтр, препятствующий потере мелких пищевых частиц. Часть щетинок, расположенных на коксоподите, направлена к ротовому отверстию, и участвуют в продвижении пищи ко рту, при этом наиболее длинные из них несут сетулы, подобные сетулам ворсистых щетинок.

Изогнутые в направлении рта проксимальные лопасти mxI и mxII выполняют функцию продвижения пищи ко рту и в пищевод. Важную роль при этом, по-видимому, играют расположенные на них ворсистые щетинки. Ворсистые щетинки коксоподита mxI больше чем наполовину своей длины заходят в пищевод. Хохлатые и перисто-зубчатые щетинки, расположенные на проксимальных лопастях mxI и mxII, исключают потерю и обеспечивают концентрацию и продвижение мелких пищевых частиц в предротовой камере.

На дистальных лопастях mxII расположены щетинки, выполняющие как механическую (удержание, продвижение ко рту, измельчение пищевого объекта), так и, возможно, хеморецепторную функции.

Базиподит mxI вооружен короткими, мощными, остроконечными щетинками. Эти щетинки направлены навстречу друг другу и явно выполняют механическую обработку пищи (измельчение, разрывание и т.д.). Возможно, они также продвигают пищу ко рту. Дистальные лопасти mxI движутся синхронно навстречу друг другу.

Между mxI и mnd находится пара парагнат (производных нижней губы), снабженных по краю перисто-зубчатыми щетинками, и тесно прилегающих к mnd.

Mnd играют основную роль при размельчении, откусывании и раздавливании пищи, а также вместе с mxрIII участвуют в ее разрывании. При жевании режущая кромка левой mnd заходит под правую, за счет чего обеспечивается смыкание жевательных поверхностей. Когда mnd размыкаются, шупики mnd, двигаясь между внутренней поверхностью mnd и мускулистой верхней губой проталкивают пищу в направлении ротового отверстия. Большое значение при этом имеет щетиночное вооружение дистального членика, состоящее из многочисленных ворсистых щетинок.

Особенно важна работа mnd при питании моллюсками, раковины которых или давятся ими, или, у более крупных, с их помощью постепенно обкусывается край раковины.

Мускулистая верхняя губа соединена с пищеводом и ограничивает ротовой отдел сверху. Двигаясь между mnd, она проталкивает пищу в пищевод.

Несмотря на мощное вооружение ротовых конечностей, часто, если размеры пищевого объекта позволяют проглотить его целиком, действия ротовых конечностей

сводятся к его умерщвлению и легкому сдавливанию, а дальнейшая механическая обработка пищи производится с помощью желудочной мельницы. Можно предположить, что такая слабая механическая обработка пищи ротовыми конечностями способствует сохранению жидкой части содержимого личинок насекомых.

Сравнение строения и щетиночного вооружения ротовых конечностей у изученного нами *P. leptodactylus* с данными, приведенными В. Томасом (Thomas, 1970) для *Procambarus clarkii*, показало наличие некоторых различий, но в целом строение ротовых аппаратов этих двух видов раков сходно, что может свидетельствовать о едином плане строения и функционирования ротового аппарата, по крайней мере, европейских видов раков.

Ротовой аппарат *P. leptodactylus* можно охарактеризовать как достаточно универсальный, что позволяет ему использовать самые разнообразные источники корма.

Отсутствие специализации пищедобывающего и пищеобрабатывающего аппаратов под определенный тип пищи и высокая способность к манипуляциям с разновеликими пищевыми объектами за счет клешнеобразных переопод и ротовых конечностей позволили речным ракам использовать самые разнообразные источники пищи, имеющиеся в водоемах.

Постэмбриональное развитие ротовых конечностей. На 1-ой личиночной стадии ротовые конечности заметно недоразвиты и отличаются от конечностей взрослых особей: практически полным отсутствием щетинок (имеющиеся щетинки, в основном, сосредоточены на частях конечностей, связанных с выполнением дыхательной функции), на месте будущих щетинок часто имеются щетиночные предшественники, имеющие вид небольших конических выростов кутикулы (рис. 1,Д); пропорциями и формой (они имеют менее четкие, размытые очертания); мягкими покровами, так mnd и ишиоподиты mxрIII не имеют склеротизированных зубцов и выглядят недоразвитыми. Однако, в целом форма и сегментация ротовых конечностей на 1-ой стадии соответствует таковой у взрослых раков.

После линьки на 2-ую стадию ротовые конечности приобретают вид, характерный для взрослых особей. Появляются многочисленные щетинки, mnd становятся жесткими, по внутреннему краю ишиоподита и мероподита mxрIII появляется мощное зубчатое вооружение. Отсутствуют лишь щетинки, которые, по всей видимости, не играют важной роли в обработке пищи. Начиная со 2-ой стадии, ротовые конечности могут выполнять свойственные им функции по добыче и обработке пищи. Дальнейшие изменения в строении ротовых конечностей происходят постепенно и выражаются в увеличении их размеров, числа щетинок, зубцов и т.д. Не наблюдалось резкого изменения числа или смены типов щетинок на каких-либо участках конечностей. Однако, увеличение числа щетинок на отдельных участках конечностей, выделенных нами, происходило разными темпами.

Глава 6. Трофические связи.

Приведен обзор основных литературных источников, посвященных изучению питания взрослых раков и их молоди (видов, обитающих на территории Европейской части России) и роли речных раков в экосистемах водоемов.

Основные результаты изучения содержимого желудков отобранных раков и их личинок приведены в таблице 1.

В целом раков из водоемов Тверской области можно назвать детрито-зоофагами.

Из животных взрослые раки из р. Пуйги больше всего потребляли в пищу личинок хирономид (чаще всего *Procladius sp.* и *Microtendipes pedellus*), личинок ручейников (чаще всего *Polycentropus flavomaculatus* и *Phryganea bipunctata*), мшанок (в основном статобласты) *Plumatella sp.*, моллюсков (в основном мелких двустворчатых) и личинок вислоккрылок.

Большую часть животной пищи взрослых раков, отловленных из зимовального пруда рыбхоза «Пуйга», составляли личинки насекомых, среди которых преобладали личинки хирономид (в основном *Einfeldia pagana*).

Таблица 1.

Соотношение пищевых компонентов (%) в желудках исследованных раков.

Место отлова	Магистральный канал		оз. Тубосс	Зимовальный пруд и магистральный канал	Водоемы Тверской обл.	Карьер в бас. р. Сестры
	2-ая стадия	начало 3-ей стадии				
Возраст			Середина 2-ой стадии	13 месяцев	половозрелые	половозрелые
Изучено особей (экз.)	77	9	20	37	100	88
Наполнение желудков	43	81	25	57	21	24
Растительный детрит	9,9	7,7		4,8	56,4	27,1
Растения	6,2	1,2		4,9	2,7	36,8
Животные (без учета моллюсков)	40,9	10,4	93,2	62,1	18,5	13
Моллюски				5,1	1,4	8
Неорганические остатки	7,5	1,4	6,8	3,1	7,5	12,5
Экзувии	8,6	79,3		20	13,5	2,6
Яйцевые оболочки	26,9					

В пище раков в возрасте одного года, выловленных из зимовального пруда, преобладали личинки хирономид (чаще всего встречались *Polypedilum nubeculosum*, *Procladius sp.*, *Endochironomus tendens*, *Psectrocladius psilopterus*, *M. pedellus*), а также личинки поденки *Caenis macrura* и ручейника *Athripsodes cinereus*, а у выловленных из магистрального канала преобладали личинки ручейников *Neureclipsis bimaculata* и *Molanna angustata*, личинки вислоккрылок, а личинки хирономид (чаще всего встречались *M. pedellus* и *Limnochironomus nervosus*) составляли меньшую долю, чем в рационе раков из зимовального пруда.

В целом раков из карьера можно назвать фито-, детрито-, зоофагами.

У взрослых раков из карьера основным компонентом животной пищи была *Dreissena polymorpha* (встречаемость - 68%), среди других беспозвоночных встречались личинки хирономид (*P. nubeculosum* (самый массовый вид), *Cryptochironomus defectus*, *L. nervosus*, *Cricotopus algarum*, *Tanytarsus sp.* и др.), имаго жуков, личинки мокрецов, личинки ручейников, придонные рачки *Chydoridae* и *Ostracoda*. Среди растительной пищи преобладала *Chara sp.*

Личинки 2-ой стадии активно поедали яйцевые оболочки и экзувии, которые могли составлять большую часть содержимого желудка. Среди съеденных беспозвоноч-

ных почти половину составляли различные планктонные ракообразные, из которых чаще всего в желудках встречались *Polyphemus pediculus* и рачки из сем. *Chydoridae*. Из других беспозвоночных в желудках личинок были обнаружены личинки хирономид, олигохеты, водяные клещи, статобласты мшанок и др. Растительный компонент в питании был представлен небольшим количеством нитчатых и одноклеточных зеленых водорослей.

В шести из исследованных экзувиев, внутри сохранившейся кутикулярной выстилки желудка, были найдены остатки пищи. В проведенных нами экспериментах личинки раков уже через час после 2-ой линьки начинали поедать планктонных рачков *P. pediculus*.

Почти половину животной пищи личинок 2-ой стадии из оз. Тубосс составляли планктонные ракообразные, также встречались личинки хирономид, олигохеты, клещи.

В проведенных экспериментах по изучению спектра возможных пищевых объектов личинок 2-ой и 3-ей стадий они поедали большую часть из предложенных беспозвоночных. Ограничения в выборе объекта были связаны с его размерами и твердостью покровов. Так, в пищу не использовались крупные личинки насекомых и большая часть моллюсков. Преимущество среди предложенных кормовых объектов имели крупные планктонные ракообразные и личинки хирономид.

Наши исследования еще раз подтвердили, что личинки на 1-ой стадии питаются исключительно за счет запасов желтка, сосредоточенного в головогрудки. На 2-ой стадии личинки уже могут самостоятельно питаться, и первой их пищей становятся яйцевые оболочки и экзувии личинок 1-ой стадии, которые они активно поедают, пока находятся на самке. На 2-ой стадии личинки предпочитали животную пищу (в основном планктонных ракообразных и мелких личинок хирономид). Растения и детрит в это время имели второстепенное значение.

Таким образом, имелись значительные отличия рационов между разными возрастными группами раков, обитающих в одном водоеме, а также наблюдались различия рационов внутри одних возрастных групп, что может быть связано с сезонными явлениями в жизни раков - линьками и периодом подготовки к размножению и зимовке осенью. Нами также была отмечена высокая индивидуальная изменчивость состава рациона у исследованных раков.

Сопоставление результатов обработки бентосных проб с видовым составом найденных в желудках раков беспозвоночных свидетельствует о том, что в пищу использовались преимущественно наиболее массовые виды, встречавшиеся в водоеме. Отличия видового состава беспозвоночных, обнаруженных в желудках раков из разных водоемов, в значительной степени были связаны с различиями в видовом составе бентоса этих водоемов.

Раки всех возрастных групп достаточно активно поедают сброшенные экзувии, и таким образом значительная часть веществ, находящихся в них, вновь возвращается в популяцию, подвергаясь вторичной переработке.

Раки, активно поедая дрейссену, оказывают влияние на ее популяцию, однако, как показали наблюдения за раками в аквариальных условиях, для них остаются недоступны крупные особи и моллюски в скоплениях (друзах). Это, а также высокая плодовитость дрейссены, делают маловероятным полное уничтожение или существенное сокращение численности ее популяции в водоеме за счет выедания речными раками.

Полученные результаты, а также литературные данные, свидетельствуют о том, что *P. leptodactylus* является всеядным животным, имеющим широкий пищевой спектр. Это дает ему возможность, заселяя различные водоемы, использовать в них наиболее богатые пищевые ресурсы.

Всеядность вовсе не исключает отсутствия у раков пищевых предпочтений. Мы склоняемся к мнению, высказанному В. Момонтом (Momon, 1995), что раки демонстрируют склонность к животной пище. Среди животных, по нашему мнению, *P. leptodactylus* предпочитает личинок насекомых (личинки хирономид, ручейников и др.), обитающих на поверхности грунта, и мелких моллюсков, особенно двустворчатых. Из растительных кормов, так же как и большинство авторов, мы считаем излюбленным кормом раков хару.

Будучи крупными всеядными животными и потребляя широкий спектр пищевых объектов, речные раки занимают уникальное положение в экосистеме. Фактически, они находятся одновременно на нескольких пищевых уровнях и, в случае создания ими популяций с высокой плотностью, могут являться ключевыми трансформаторами энергии.

Выводы.

1. На 1-ой стадии щетинки присутствуют лишь на частях конечностей и тела, связанных с выполнением дыхательной функции.
2. Дыхательная система хорошо развита уже на 1-ой стадии, а после 1-ой линьки появляются отсутствовавшие ранее типы щетинок.
3. Защита дыхательного аппарата от загрязнения обеспечивается фильтром из перисто-зубчатых и хохлато-перистых щетинок; пассивной чисткой, в которой участвуют специализированные щетинки: сетобранхии, многозубчатые щетинки скафогастида, бранхиостегитные, слабопильчатые и крючковидные.
4. Хохлато-перистые и хохлатые щетинки увеличивают площадь скафогастида и обеспечивают его плотное соприкосновение со стенками пребранхиальной камеры.
5. Распределение токов воды в бранхиальной камере осуществляется, в основном, за счет эпиподальных листков. Имеет значение и положение коксоподитов конечностей и жаберных нитей.
6. Закладка уropод начинается еще до вылупления личинок и продолжается в течение 1-ой и 2-ой стадий внутри единой хвостовой лопасти, включающей тельсон и уropоды.
7. Для определения первых трех стадий развития личинок следует использовать форму хвостового веера, а следующих трех – степень развития гоноподов I и II самцов и изменение количества члеников в аI.
8. Ротовые конечности и их щетиночное вооружение приобретают вид, характерный для взрослых раков, после 1-ой линьки, в дальнейшем постепенно увеличиваются размеры конечностей и число щетинок.
9. У личинок перерыв в питании, связанный с линькой, значительно короче, чем у взрослых особей (личинки питаются почти до самой линьки и уже спустя час после линьки могут снова питаться).

10. Выделены группы ротовых конечностей в соответствии с выполняемыми ими функциями. Определены функции основных типов щетинок: ворсистые – продвижение пищи ко рту; пильчатые – груминг и удержание пищевых объектов; чувствительные – в первую очередь, рецепторная функция; остроконечные – удержание, манипуляция и механическая обработка пищи; хохлатые и перисто-зубчатые – предотвращение потери пищи, часть перистозубчатых щетинок участвует в продвижении пищи; шиповидные – механическая обработка пищи; щетинки других типов участвуют в захвате, удержании и предотвращении потери пищи.
11. Пищедобывающий и пищевобрабатывающий аппараты *P. leptodactylus* не являются узкоспециализированными, что наряду с другими особенностями речных раков, позволяет ему использовать разнообразные источники пищи, и одновременно находиться на нескольких трофических уровнях.
12. В исследованных водоемах раки выбирали наиболее массовые из доступных для них кормов. В их рационах преобладали детрит и животная пища, а в карьере бассейна р. Сестры более 35% составляли растения. Наиболее предпочтительными для раков *P. leptodactylus* из животных кормов являлись личинки насекомых (хирономиды, ручейники и др.), обитающие на поверхности грунта, и мелкие моллюски (особенно двустворчатые), а из растительных – хара.

Список публикаций по теме диссертации

Александрова Е.Н, Борисов Р.Р., 1999. Изучение изменчивости и результаты таксономического анализа речных раков из бассейнов Верхней и Средней Волги и реки Мсты // Междунар. региональное совещание астакологов, 2-6 августа, Астрахань. С. 5-6.

Александрова Е.Н., Борисов Р.Р., 2000. Морфометрический и таксономический анализ длиннопалого рака *Pontastacus leptodactylus* (Esch.) из водоемов Валдайской возвышенности, Верхней и Средней Волги в связи с выбором исходного материала для селекционной и племенной работы // Рыбн. хоз-во. ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура: Информационный пакет. Вып.2. С. 4-29.

Борисов Р.Р., 1998. К вопросу о питании длиннопалого рака // Матер. Междунар. Научн.-практич. Конференции «Проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах в условиях перехода к рыночным отношениям».-Минск, БИТ «Хата». С. 265-268.

Борисов Р.Р., 1999. Определение стадий развития и пола у личинок длиннопалого рака в первое лето жизни // Рыбн. хоз-во. ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура: Информационный пакет. Вып. 1. С. 18-31.

Борисов Р.Р., 1999. Питание речного рака в реке, пруду и песчаном карьере // Материалы научной конференции «Водные организмы и экосистемы». М.: «Диалог МГУ». С. 22.

Борисов Р.Р., 1999. Особенности питания личинок ранних стадий длиннопалого рака при выращивании в садках // Материалы докладов на втором международном симпозиуме «Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре». Адлер, С. 129.

* - Сер. Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов: аналитическая и реферативная информация.

Борисов Р.Р. 2000 К вопросу о состоянии популяций речных раков в водоемах центральной России // Рыбн. хоз-во. ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура: Информационный пакет. Вып. 2. С. 29-31.

Борисов Р.Р., 2001. Особенности строения и развития дыхательного аппарата длиннопалого рака в постэмбриональный период // Рыбохозяйственное использование водоемов комплексного назначения. Ч. II. М.: ФГНУ «Росинформагротех». С. 148-155.

