

УДК 595.384

РЕАКЦИЯ ХРОМАТОФОРОВ РАННИХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ
КАМЧАТСКОГО КРАБА (*PARALITHODES CAMTSCHATICUS*)
НА ОСВЕЩЕННОСТЬ И ТЕМПЕРАТУРУ

Р.Р. Борисов, Е.С. Чертопруд (ВНИРО)

CHROMATOPHORE'S RESPONSE TO ILLUMINATION
AND TEMPERATURE IN THE EARLY LIFE HISTORY STAGES
OF THE RED KING CRAB *PARALITHODES CAMTSCHATICUS*

R.R. Borisov, E.S. Chertoprud (VNIRO)

Chromatophores of early life history stages of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) were investigated in aquarium condition. All planktonic stages of the red king crab were found to have yellow light-reflecting star-shaped chromatophores, which can expand when an animal is exposed to the bright light and contract after a long stay in the darkness. Adaptational importance of light-induced chromatophore's response is discussed. Most probably, expansion of chromatophores may protect larva from direct UV radiation. As the size of yellow chromatophores depends primarily on illumination, these structures can not be used as indicators of physiological condition of the early stages of crabs (glaucothoe and larvae).

ВВЕДЕНИЕ

Одним из факторов, определяющих цвет планктонных личинок десятиногих ракообразных (отр. Decapoda), являются хроматофоры, имеющие желтую, красную, оранжевую, черную и белую окраску [McNamara, Moreyra, 1983; Wear, 1968]. Часто пигменты являются светоотражающими, дихроматическими, то есть имеют два характерных цвета, например, переходят из черного в желто-зеленый или красный [Wear, 1968]. Расположение и число хроматофоров у личинок отр. Decapoda видоспецифично [Wear, 1970].

Значение хроматофоров в процессе жизнедеятельности планктонных стадий развития десятиногих ракообразных до конца не ясно. Основная гипотеза заключается в том, что светоотражающие пигменты хроматофоров предохраняют организм, экранируя ультрафиолетовое излучение [Miner et al., 2000]. При этом ярко окрашенные формы меньше подвержены воздействию солнечной радиации и выдерживают большую интенсивность облучения, чем прозрачные [Morgan, Christ, 1996]. На свету хроматофор расширяется и пигментные зерна распространяются по всему его объему, заполняя разветвленные дендриты клеток, покрывая личинку звездчатой сетью прожилок. В темноте пигмент стягивается в центр сжатого хроматофора и организмы становятся более светлым. Однако хроматофоры реагируют расширением не только на увеличение количества УФ, но и на простое повышение яркости видимого спектра света [Miner et al., 2000]. Это ставит под сомнение узкое адаптивное значение хроматофоров как экрана от солнечной радиации. Поэтому выдвигаются дополнительные предположения, что

хроматофоры играют роль при терморегуляции и маскировке личинок [Miner et al., 2000]. Отчасти их подтверждает то, что перераспределение пигментов и изменение размера хроматофора могут вызывать изменения температуры и солености [Diwan, Nagabhushanam, 1974; Vinuesa et al., 1985].

К настоящему времени о строении и функционировании системы хроматофоров у личинок десятиногих ракообразных накоплено относительно мало информации. При этом большинство данных относится к личинкам п/отр. Caridea и Brachyura [Wear, 1970; McNamara, Moreyга, 1983; Morgan, Christ, 1996; Miner et al., 2000 и др.], но работы посвящены изучению хроматофоров личинок крабов п/отр. Anomura отсутствуют.

Цель настоящей работы описать расположение и морфологию хроматофоров ранних стадий развития камчатского краба и исследовать реакцию хроматофоров на изменение освещенности и температуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены в аквариальной лаборатории воспроизводства ракообразных ВНИРО. Материалом послужили: икра, личинки (зоа I–IV), послеличинки (глаукотоэ) и мальки камчатского краба, полученные от самок, отловленных на акватории Баренцева моря. Выращивание всех стадий проводили в условиях естественного светового дня при температуре воды 5–7 °С.

В экспериментах особей отсаживали в стеклянные цилиндры объемом 100 мл или чашки Петри диаметром 5 см. Стеклянные цилиндры помещали в термостатическую емкость с температурой воды 6 °С. Чашки Петри наполняли водой 6 °С и оставляли в помещении, что обеспечивало плавный подъем температуры до 19–20 °С (для икры и личинок пребывание в течение одного–двух часов при этой температуре не является летальным).

В экспериментах для освещения использовали галогеновый оптоволоконный осветитель мощностью 150 Вт, дающий белый свет интенсивностью 1.1×10^{13} квант $\text{см}^{-2} \text{с}^{-1}$, — это значение попадает в диапазон освещенности верхнего горизонта воды (0–15 м) в естественной среде обитания ранних стадий развития камчатского краба [Shirley, Shirley, 1988]. Для изоляции от света емкости помещали в светонепроницаемые полиэтиленовые пакеты.

Эксперименты проводили на икре (незадолго до выклева), личиночных стадиях (зоа I и III), послеличинках (глаукотоэ). Всего на 172 особях выполнено 10 вариантов экспериментов с различными сочетаниями освещенности, температуры и жизненной стадии (табл. 1).

Таблица 1. Варианты экспериментов

Table 1. Different schemes of experiments

Жизненная стадия	Освещенность	Температура, °С	Количество особей, экз.
Икра	Яркий свет	6	33
Икра	Яркий свет	Повышалась с 6 до 19	24
Икра	Темнота	Повышалась с 6 до 19	26
Икра	Темнота	6	15
Зоа I	Яркий свет	6	20
Зоа I	Темнота	6	10
Зоа I (контроль)	Темнота	6	11
Зоа III	Яркий свет	6	16
Глаукотоэ	Яркий свет	6	11
Глаукотоэ (контроль)	Темнота	6	6

При составлении морфологического описания и оценке развития хромотофоров использовали бинокулярный микроскоп МБС-10 и макрофотографии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологические исследования

Уже за месяц до вылупления эмбрионы имеют хорошо развитые хромотофоры двух типов: хромотофоры первого типа, содержащие желтый блестящий (отражающий свет) пигмент, который при контрольном освещении выглядит черным, и хромотофоры второго типа, содержащие пигмент красного цвета. По способности отражать свет, форме и цвету хромотофоры первого типа соответствуют описанию гуанофоров (иридицитов) у рыб [Микулин, 2000]. Гуанофоры придают рыбам металлический блеск и серебристую окраску. В состав гуанофоров входят кристаллы гуанина. Окраска и форма хромотофоров второго типа больше всего соответствуют эритрофорам у рыб, имеющим преимущественно красный цвет и звездчатую форму [Микулин, 2000]. В эритрофорах преобладающими пигментами являются каротиноиды, растворенные в жирах. В своей работе мы не проводили исследований состава пигментов хромотофоров камчатского краба, поэтому, чтобы избежать возможной ошибки, мы будем называть хромотофоры первого типа желтыми, а хромотофоры второго типа красными.

Форма желтых хромотофоров меняется от небольших плотных шариков до звездчатой с сильно разветвленными отростками. По размеру и форме были выделены три стадии выраженности хромотофоров (рис. 1).

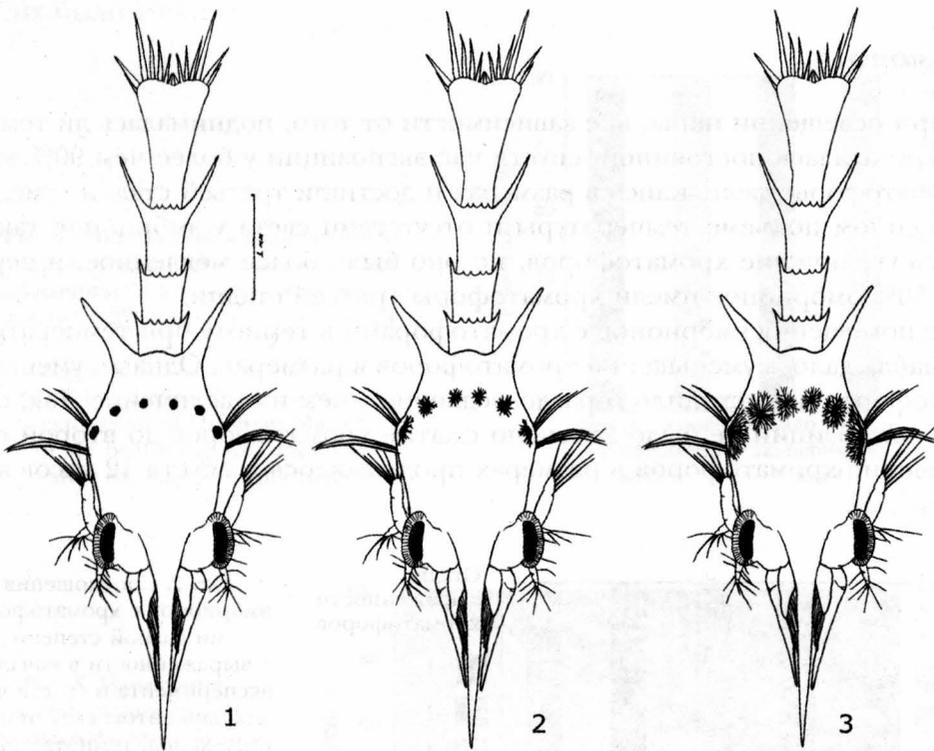


Рис. 1. Три стадии выраженности хромотофоров у зоа II камчатского краба: 1 – хромотофоры минимального размера в виде плотных маленьких шариков; 2 – хромотофоры звездчатой формы с небольшими отростками; 3 – хромотофоры с длинными сильно разветвленными отростками (вплоть до образования сплошной паутины)

Figure 1. Three grades of expression of chromatophores in zoea II of the red king crab: 1 – chromatophores are small, in shape of tiny dense spheres; 2 – chromatophores are star-like, with small radial appendages; 3 – chromatophores with long branched appendages, sometimes transforming into a net-like web

Желтые хроматофоры располагаются на строго определенных участках тела личинки. Шесть наиболее крупных — ближе к заднему краю карапакса и по одному на базальных члениках максиллипед (I–III), иногда хроматофоры могут отсутствовать на части максиллипед, чаще всего на максиллипедах III. При взгляде на плывущую личинку кажется, что ее опоясывает блестящий желтый пояс. На боку карапакса, в месте расположения самого крупного хроматофора, имеется заметная выпуклость.

На стадии глаукотоз остаются шесть желтых хроматофоров, расположенных ближе к заднему краю карапакса, при этом они занимают меньшую площадь, чем у личинок.

У мальков на карапаксе видны лишь остатки желтых хроматофоров, однако и они вскоре исчезают под становящимся непрозрачным карапаксом.

Красные хроматофоры, часто имеющие звездчатую форму, разбросаны по всему телу личинки. Они в значительной мере определяют ее красновато-рыжую окраску. Их размер и форма, видимо, во многом зависят от физиологического состояния личинки. Проведенные нами наблюдения показали, что слабые личинки имеют более сжатые красные хроматофоры, что, в том числе, приводит к обесцвечиванию личинок. При фиксации формалином красные хроматофоры сжимаются и выглядят как звездочки, с короткими отростками.

В данной работе мы не ставили своей целью подробно исследовать красные хроматофоры, сосредоточив свое внимание на желтых хроматофорах, обладающих интересной способностью изменять свой размер. В дальнейшем планируется продолжить исследования хроматофоров ранних стадий онтогенеза камчатского краба.

Эксперименты

Икра. При освещении икры, вне зависимости от того, поднималась ли температура или оставалась постоянной, спустя час экспозиции у более чем 90% эмбрионов хроматофоры увеличились в размерах и достигли третьей стадии (рис. 2). При постепенном подъеме температуры и отсутствии света у эмбрионов также наблюдалось увеличение хроматофоров, но оно было более медленное, и через час только 50% эмбрионов имели хроматофоры третьей стадии.

В случае помещения эмбрионов с хроматофорами в темноту при температуре 6 °С у них наблюдалось уменьшение хроматофоров в размерах. Однако, уменьшение хроматофоров происходило гораздо медленнее, чем их увеличение. Так, спустя 90 мин. экспозиции не было замечено сжатие хроматофоров до второй стадии, уменьшение хроматофоров в размерах продолжалось и спустя 12 часов экспозиции (рис. 3).

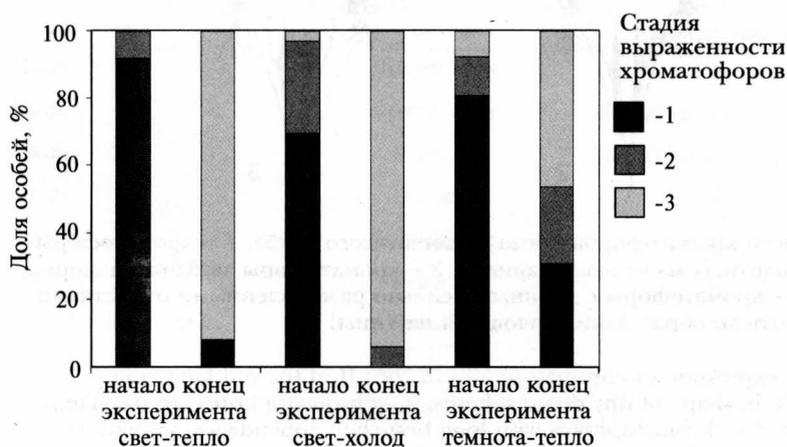
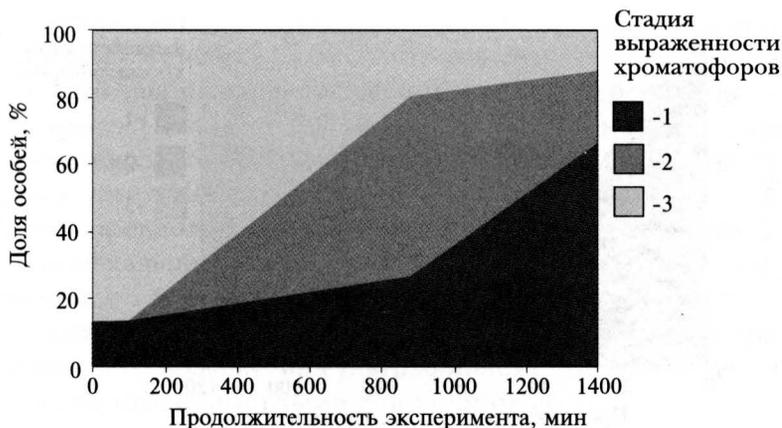


Рис. 2. Соотношения эмбрионов с хроматофорами разной степени выраженности в начале эксперимента и спустя час, для вариантов: свет-тепло, свет-холод, темнота-тепло

Figure 2. Ratios between embryos with different expression of chromatophores in the beginning of experiments and one hour after its start. The experiment schemes are: light-warmth; light-cold; darkness-warmth

Рис. 3. Изменение соотношения эмбрионов с хроматофорами разной степени выраженности в темноте при температуре воды +6 °С

Figure 3. Changes in ratios of embryos with different expression of chromatophores in the darkness and water temperature +6 °С



Зоэа. При освещении ярким светом и постоянной температуре как у зоэа I, так и у зоэа III происходило более быстрое, чем у эмбрионов, расширение хроматофоров, и уже спустя 30 мин. от 90% до 100% личинок имели хроматофоры третьей стадии (рис. 4).

В темноте при температуре 6 °С у зоэа I наблюдалось постепенное сжатие хроматофоров (рис. 5). Однако, также как и в случае с эмбрионами, оно происходило гораздо медленнее, чем их расширение.

Глаукотоз. При освещении ярким светом и постоянной температуре у глаукотоз хроматофоры расширялись (рис. 6), но медленнее, чем у зоэа I и зоэа III. Спустя 30 мин. только 45% глаукотоз имели хроматофоры третьей стадии, а через час их было 70%.

Рис. 4. Соотношения доли личинок с хроматофорами разной степени выраженности в начале эксперимента и спустя 30 мин. у зоэа I и зоэа III

Figure 4. Ratios between larvae (zoea I and zoea II) with different expression of chromatophores in the beginning and one hour after the start of experiment

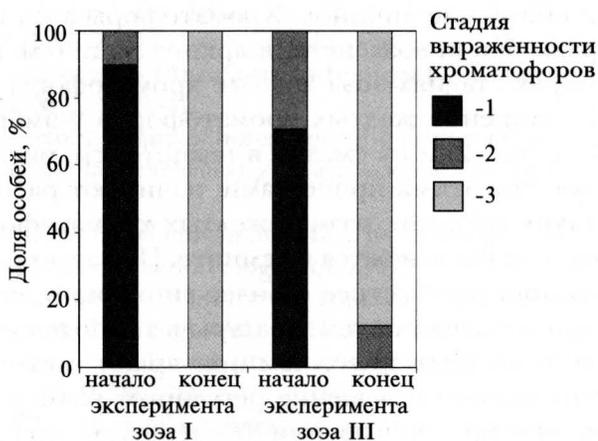
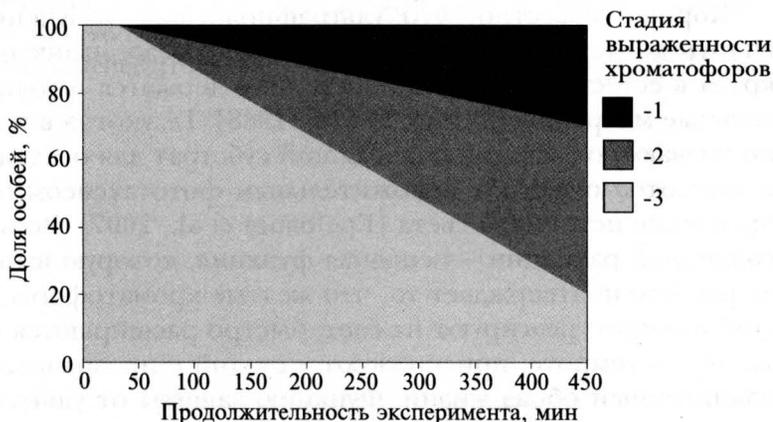


Рис. 5. Изменение соотношения зоэа I с хроматофорами разной степени выраженности в темноте при температуре воды +6 °С

Figure 5. Changes in ratio of zoea I with different expression of chromatophores in the darkness under water temperature +6 °С



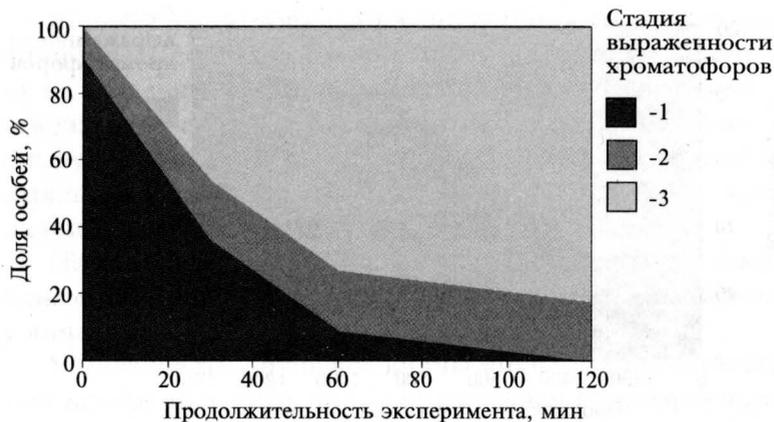


Рис. 6. Изменение соотношения глаукотоз с хроматофорами разной степени выраженности на свету при температуре воды +6 °С

Figure 6. Changes in ratio of glaucothoe with different expression of chromatophores in the light under water temperature +6 °C

В контрольных группах, когда зоэа I и глаукотоз с хроматофорами первой стадии содержали в темноте при температуре 6 °С, изменения размеров хроматофоров после 30 минут экспозиции обнаружено не было.

Экспериментов с нагревом воды на личинках и глаукотоз не проводили, полагая, что реакция хроматофоров будет сходной с таковой у эмбрионов в икре.

ОБСУЖДЕНИЕ

Желтые хроматофоры у камчатского краба появляются на последних стадиях эмбрионального развития и исчезают на стадии малька. На всех стадиях зоэа расположение и форма желтых хроматофоров практически совпадают, не меняется и поведение личинок. Хроматофоры зоэа I и III с одинаковой скоростью расширяются при воздействии яркого света (см. рис. 4). Поэтому, вероятно, на всех четырех стадиях зоэа желтые хроматофоры будут одинаково реагировать на свет. Расширение желтых хроматофоров у эмбрионов в икре при ярком освещении (см. рис. 2) и их сжатие в темноте (см. рис. 3) показывает, что механизмы, управляющие этими процессами, начинают работать задолго до вылупления личинок. Таким образом, размер желтых хроматофоров на всех стадиях увеличивается на свету и уменьшается в темноте. При этом расширение хроматофоров происходит на порядок быстрее и более синхронно, чем их сжатие в темноте. Тот факт, что при повышении температуры в темноте процесс расширения хроматофоров шел заметно медленнее, чем при ярком свете и температуре 6 °С, свидетельствует, что именно освещение регулирует размер хроматофоров. Расширение хроматофоров при повышении температуры может зависеть от физиологических процессов в организме и быть ответом на стрессовое воздействие, например, повышение температуры, более чем на 10 °С.

Хорошо известно, что ультрафиолетовое излучение может отрицательно, вплоть до летального эффекта, влиять на зоопланктон. Личинки камчатского краба в естественной среде постоянно держатся в толще воды, совершая вертикальные миграции [Shirley, Shirley, 1988]. Глаукотоз в начале стадии также активно плавают, отыскивая подходящий субстрат для оседания. Кроме того, личинки и глаукотоз обладают положительным фототаксисом и активно движутся в направлении источника света [Epelbaum et al., 2007]. Возможно, именно защита от солнечной радиации — основная функция, которую выполняют желтые хроматофоры. Это подтверждает то, что желтые хроматофоры: содержат светоотражающий пигмент; реагируют на свет; быстро расширяются на свету и медленно сжимаются в темноте; присутствуют у стадий с прозрачными покровами, ведущими планктонный образ жизни. Функцию защиты от ультрафиолета для хроматофоров предполагают Минер с соавторами [Miner et al., 2000], изучавшие мегалоп

двух видов крабов, а также Морган и Христ [Morgan, Christ, 1996], исследовавшие личинок четырех тропических крабов. Кроме того, известно, что меланофоры и гуанофоры у личинок рыб защищают нервную систему и внутренние органы от воздействия ультрафиолета [Микулин, 2000]. На первой мальковой стадии краб впервые переходит к полностью бентосному образу жизни, возможно, именно поэтому у мальков происходит обызвествление карапакса, отсутствовавшее у глаукотэ и личинок. Можно предположить, что переход к бентосному образу жизни и появление в карапаксе кальция делают защиту от ультрафиолета с помощью хроматофоров не нужной.

Возможно, пигмент, отражающий свет в желтых хроматофорах личинок краба, не только защищает личинок от воздействия ультрафиолета, но, в отличие от черного пигмента, делает их не столь заметными для хищников.

Поскольку размер желтых хроматофоров у личинок и глаукотэ в первую очередь зависит от интенсивности освещения и может изменяться даже в процессе осмотра особи под бинокляром с ярким осветителем, его нельзя использовать при оценке физиологического состояния особей. Возможно, для этой цели подойдут красные хроматофоры, для которых отмечено изменение размера у истощенных или погибших особей. Однако это требует более детального их исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Микулин А.Е. 2000. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. М.: Изд-во ВНИРО. 232 с.

Diwan A.D., Nagabhushanam R. 1974. Physiology of the black and red chromatophores of the freshwater crab, *Barytelphusa cunicularis* // J. Zool. Soc. India. Vol. 26. № 1-2. P. 87-97.

Epelbaum A.B., Borisov R.R., Kovatcheva N.P. 2007. Ontogeny of light response in the early life history of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Anomura: Lithodidae) // Mar. and Freshwater Behaviour and Physiology. Vol. 40. № 1. P. 33-42.

McNamara J.C., Moreyra G.S. 1983. Ultrastructure chromatophores from the fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) and *Uca uruguayensis* (Nobili) (Decapoda, Brachyura) // Crustaceana. Vol. 44. Part 3. P. 301-310.

Miner B.G., Morgan S.G., Hoffman J.R. 2000. Postlarval chromatophores as an adaptation to ultraviolet radiation // J. Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 249. № 2. P. 235-248.

Morgan S.G., Christ J.H. 1996. Survival of marine larvae under the countervailing selective pressures of photodamage and predation. Limnol. Oceanogr. Vol. 41 № 3. P. 498-504.

Shirley S., Shirley T. 1988. Behavior of red king crab larvae: phototaxis, geotaxis and rheotaxis // Marine Behavior and Physiology. Vol. 13. P. 369-388.

Vinuesa J.H., Ferrari L., Lombardo R.J. 1985. Effect of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*) // Marine biology. Vol. 95. № 1. P. 83-87.

Wear R.G. 1968. Family Ocyrodidae. First stage zoea larva of *Hemiplax hirtipes* (Jacquinot, 1853) // J. Marine Freshwater Res. Vol. 2. № 1. P. 698-707.

Wear R.G. 1970. Zoea larvae hatched from crabs of the family Grapsidae // J. Marine Freshwater Res. Vol. 4. № 1. P. 3-35.