

БИОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.384.8

**ЛИНОЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ДИНАМИКА  
РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ  
У ЛИЧИНОК КАМЧАТСКОГО КРАБА**

*PARALITHODES CAMTSCHATICUS (DECAPODA, LITHODIDAE)*

© 2015 г. Р. Р. Борисов, Д. С. Печёнкин, Н. В. Кряхова, Н. П. Ковачева

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
Москва, 107140

E-mail: borisovrr@mail.ru

Поступила в редакцию 08.10.2014 г.

Исследован личиночный цикл и динамика размерно-весовых показателей у камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на всех личиночных стадиях (зоа I–IV). Установлено, что в личиночном цикле преобладает предличиночный период (D), на который приходится более 60% времени. Динамика показателей сухой массы характеризуется равномерным ростом в период между линьками и снижением сухой массы особи после линьки. Сухая масса сбрасываемого экзuvia составляет от 20 до 30% от сухой массы особи. Личиночные процессы необходимо учитывать при оценке показателей роста в личиночный период при культивировании.

**Ключевые слова:** камчатский краб, *Paralithodes camtschaticus*, линька, рост, личиночное развитие.

ВВЕДЕНИЕ

Рост и развитие ракообразных являются дискретными или ступенчатыми процессами, что напрямую связано с последовательными линьками (Hartnoll, 2001). По мере их прохождения увеличивается размер особи, происходят кардинальные изменения в морфологии и поведении. Процессы линьки достаточно хорошо изучены у взрослых представителей десятиногих ракообразных (Drach, 1939; Skinner, 1962; Kurup, 1964; Drach, Tchernigovtzeff, 1967; Elorza, Dupré, 1996; Reynolds, 2002; Yamasaki-Granados et al., 2012), однако исследование планктонных личиночных стадий затруднено небольшими размерами объектов, тонкостью их покровов, а также скоротечностью прохождений отдельных стадий. По этим причинам работ по изучению линьки у личинок проведено сравнительно немного (Anger, 2001).

При культивировании ракообразных одним из важнейших этапов, обуславливающих эффективность дальнейшего содержания, является личиночный период, который характеризуется активным ростом и значительными морфологическими изменениями особей (Ковачева, 2008; Wickins, Lee, 2002). При этом нормальное прохождение личиночных процессов имеет огромное значение. Существующие работы по исследованию линьки у личинок десятиногих ракообразных (Hayd et al., 2008; Gueraoa et al., 2010) выполнены на видах, развитие которых происходит при высоких температурах воды, а промежутки между линьками малы. Тогда как результаты исследования личиночных процессов у личинок холодноводных видов десятиногих ракообразных на сегодняшний день в литературе отсутствуют.

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* — один из самых крупных пред-

ставителей десятиногих ракообразных. Этот вид является ключевым элементом донных экосистем и важным объектом промышленного рыболовства морей Дальнего Востока и Баренцева моря. Развитие камчатского краба начинается с планктонных стадий презоэа и зоэа I–IV (Eipelbaum et al., 2006). Линька со стадии зоэа IV на стадию глаукотоэ (мегалоп) сопровождается значительными изменениями в морфологии особи, связанными с переходом к бентосному образу жизни (Eipelbaum et al., 2006).

Камчатский краб — бореальный вид, развитие его личинок происходит при достаточно низких температурах, что обуславливает большую продолжительность отдельных стадий. При температуре 7–8°С, являющейся оптимальной для содержания краба в искусственных условиях, продолжительность отдельных личиночных стадий составляет 7–12 сут. (Ковачева и др., 2005), что значительно больше, чем у большинства тепловодных видов. Это позволяет рассматривать камчатского краба в качестве модельного объекта для исследования линьки и связанных с ней процессов (Борисов, Кряхова, 2014). Цель работы — исследование личиночного цикла и взаимосвязей процессов роста и линьки у личинок камчатского краба.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы выполнены в 2013 г. на экспериментальном бассейновом комплексе, расположенном на МБС «Запад» ИБМ ДВО РАН, в пос. Авангард, Приморье (зал. Восток, Японское море), спроектированном сотрудниками лаборатории марикультуры беспозвоночных ФГУП «ВНИРО» для выполнения работ по искусственному воспроизводству камчатского краба (Ковачева и др., 2012). Личинки камчатского краба получены от самок, выловленных из естественной среды. Разница между выходом из икры личинок, отобранных для проведения экспериментов, составляла не более 12 ч. Личинок размещали в емкость с объемом воды 400 л. Вода в выростную емкость подавалась из

морья после прохождения ею систем фильтрации и УФ-стерилизации. Температуру воды на протяжении эксперимента поддерживали в диапазоне 7–8°С. Соленость воды составляла 30–34‰. Личиночный цикл и размерно-весовые показатели исследованы для личинок камчатского краба всех четырех стадий зоэа. Продолжительность экспериментальных работ составила 35 сут.

Для исследования личиночного цикла один раз в 2 сут. из выростной емкости отбирали личинок на всех стадиях зоэа, за исключением стадии зоэа III, когда материал отбирали ежедневно, и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. С помощью микроскопа Nikon E-200 (увел. х200–400), оснащенного модулем для фотографии на основе камеры Nikon D90, у личинок обследовали и фотографировали тельсон, мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды I. Для каждой пробы обработана выборка из пяти особей.

Тонкие покровы личинок позволяют наблюдать изменения, происходящие в эпидермисе и кутикуле. Однако из-за малой структурированности покровов невозможно идентифицировать происходящие морфологические изменения с точностью, необходимой для использования классической схемы цикла линьки (Drach, 1939) и ее последующих вариантов (Skinner, 1962; Drach, Tchernigovtzeff, 1967), разработанных для взрослых особей с плотными покровами и многослойной структурой. По этой причине мы объединили некоторые подпериоды личиночного цикла, как это было сделано авторами, работавшими с личинками креветки *Macrobrachium amazonicum* (Hayd et al., 2008) и краба *Maja brachydactyla* (Gueraoa et al., 2010).

*Ранний послелиночный период (А)* наступает сразу после линьки, кутикула у особей тонкая и морщинистая, тело личинки полностью мягкое.

*Поздний послелиночный период (В)* — кутикула становится более жесткой, ткани эпидермиса начинают концентрироваться вдоль поверхности кутикулы.

*Межлиночный период (С)* — кутикула плотная, происходит постепенное сокращение лакунарных пространств и заметный рост тканей.

*Предлиночный период (D)* в свою очередь делится на следующие подэтапы:  $D_0$  — ранний предлиночный период, который характеризуется началом аполизиса — отделения эпидермальной матрицы от кутикулы;  $D_1$  — промежуточный предлиночный период, в это время появляются складки и инвагинации эпидермиса, необходимые для удлинения уже существующих и формирования новых щетинок и частей придатков тела;  $D_{2-4}$  — поздний предлиночный период, когда на поверхности эпидермиса щетинок и придатков тела появляется тонкая новая кутикула, а пространство между старой и новой кутикулой увеличивается.

*Линька (E)* — сбрасывание старых покровов.

Длина карапакса личинок стадий зоэа I—IV (от конца роострума до заднего края карапакса без учета шипов) измерена у 20 особей каждой стадии.

Для измерения сухой массы отобраны и зафиксированы в 4%-ном растворе формальдегида личинки стадий зоэа I—IV (сразу после линьки, в середине стадии, за 1 сут. до линьки) и линочные экзувии личинок. Полученный материал высушивали в сушильном шкафу СШ-3 на листе алюминиевой фольги до постоянной массы при температуре 60°C. Взвешивание проводили партиями по 15 (личинки) или 50 экз. (линочные экзувии) в трех повторностях на электронных весах Acculab ALC-210d4 с точностью до 0,001 мг.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

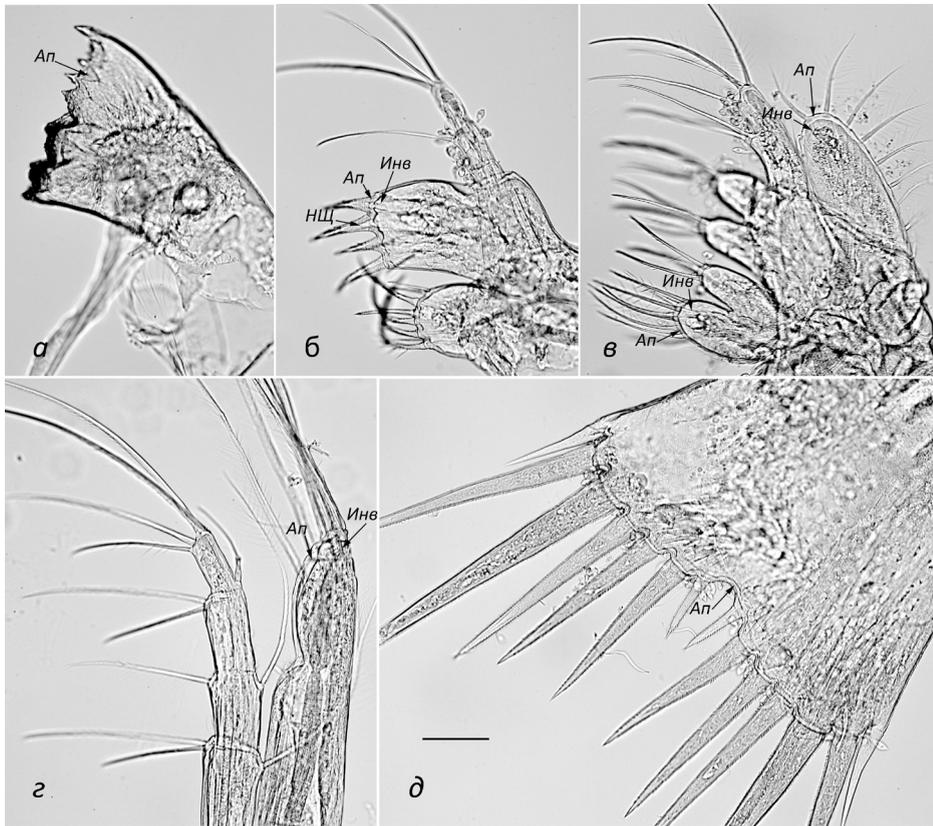
Проведенный сравнительный анализ полученных фотоматериалов показал, что для точной идентификации периодов линочного цикла лучше всего подходят части тела личинки с крупными конусовидными щетинками. Такие щетинки располагаются на тельсоне и верхней лопасти максиллулы (рис. 1). На этих частях тела личинок более отчетливо

заметны признаки, характеризующие периоды подготовки покровов к линьке, чем на других обследованных нами конечностях личинок. По этой причине в данной работе мы будем опираться в первую очередь на результаты, полученные при исследовании тельсона и верхней лопасти максиллулы личинок.

При сравнении состояния эпителиальных структур тельсона и максилл мы обратили внимание на то, что, по-видимому, на разных участках тела личинки новые покровы формируются неодновременно. На это указывает наблюдавшаяся в ряде случаев разница в идентификации стадий линочного цикла для тельсона и максилл, принадлежавших одной особи (рис. 1). Аполизис, образование новых структур и кутикулы сначала становятся заметными на мандибулах и максиллулах, а затем на других придатках тела личинки. К примеру, процессы формирования новых покровов тельсона соответствуют подпериоду  $D_0$ , тогда как на максиллулах они могут быть отнесены к концу подпериода  $D_1$  линочного цикла (рис. 1).

Чаще всего для идентификации периодов линочного цикла у личинок используют тельсон (Hayd et al., 2008; Guerao et al., 2010). Однако, как показали наши исследования, формирование новых покровов на максиллулах, возможно, начинается раньше и прослеживается четче, чем на тельсоне (рис. 1). Вместе с тем маленькие размеры и сложность изготовления препарата из максилл делают нецелесообразным использование их при контроле развития личинок в аквакультуре, но позволяют применять их при разработке методики и уточнения спорных вопросов идентификации периодов линочного цикла с использованием тельсона.

Следует отметить, что на стадии зоэа IV идентификация подпериодов D затруднена в связи с отсутствием развитых щетинок на максиллах и тельсоне у глаукотоз — следующей стадии жизненного цикла камчатского краба. Аналогичная ситуация была отмечена при исследовании личинок краба *Maja brachydactyla* (Guerao et al., 2010), в связи с чем авторы предлагали не выделять отдельно



**Рис. 1.** Зоэа III камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на 6–7-е сут. после линьки: а — мандибула, б — максиллула, в — максилла, г — максиллопеда первая, д — тельсон. Ап — аполизис, Инев — инвагинация эпидермиса, НЩ — формирование новой щетинки. Масштаб: 0,1 мм.

подпериоды  $D_1$  и  $D_2$ , различия между которыми во многом сводятся к процессу формирования новых щетинок.

Периоды А и Е в личинном цикле — это короткие временные промежутки от нескольких минут (линька) до нескольких часов, и они не прослеживались в обследованном материале. В связи с этим мы сосредоточили свое внимание на идентификации у личинок периодов В–D. В зависимости от продолжительности личиночной стадии менялась продолжительность периодов личинного цикла, однако соотношение их продолжительности существенно не изменялось (таблица). На всех личиночных стадиях наибольшую продолжительность имел период D (таблица), характеризующийся процессом аполизиса и следующим за ним формированием новой кутикулы и морфологических структур (рис. 2). В среднем его продолжительность составля-

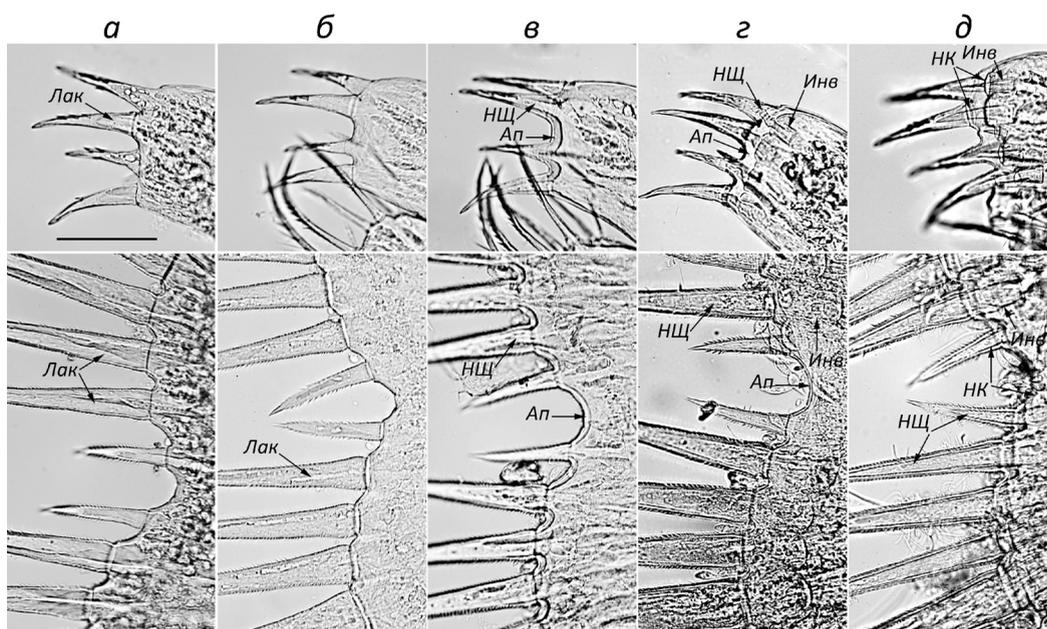
ла более 60% времени промежутка между линьками. Вторым по продолжительности был период С — около 30% (таблица).

Преобладание предличинного периода D в личинном цикле характерно и для личинок других видов десятиногих ракообразных (Hayd et al., 2008; Guerao et al., 2010), тогда как у взрослых особей десятиногих ракообразных с сильно кальцифицированными покровами наблюдается обратная картина. Большую часть времени между линьками занимает межличинный период С (Kurup, 1964; Elorza, Dupré, 1996; Reynolds, 2002; Yamasaki-Granados et al., 2012). Именно в это время особь наиболее активна (Reynolds, 2002), тогда как на поздних подпериодах периода D ракообразные чаще всего прекращают питаться (Karinen, Rice, 1974; Siegel, 1984; Duffy, Thiel, 2007). В период D происходит формирование новой кутикулы и ще-

Рост, продолжительность стадий и периодов линочного цикла у личинок камчатского краба

Стадия зоэа	Продолжительность стадии, сут.	Сумма градусо-дней, °С·сут.	Длина карапакса*, мм ( $\pm SD$ )	Продолжительность периодов линочного цикла, сут.		
				A-B	C	D
I	8–9	57–64	2,7 ( $\pm 0,1$ )	$\approx 1$	2–3	4–5
II	7–8	51–60	3,3 ( $\pm 0,09$ )	«	2–3	3–4
III	7–9	54–67	3,7 ( $\pm 0,08$ )	«	3	4–5
IV	10–12	82–98	3,9 ( $\pm 0,18$ )	«	4–5	6–7

**Примечание:** \*длина карапакса измерена от конца рострума до заднего края карапакса без учета шипов.



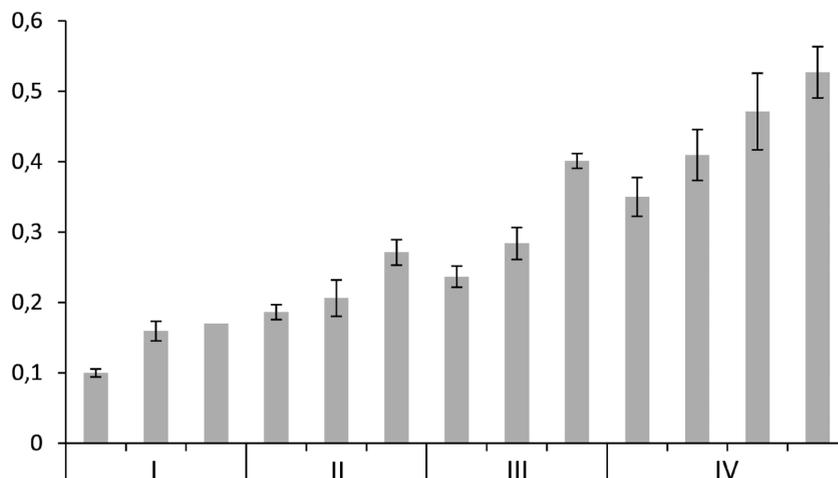
**Рис. 2.** Максиллулы и тельсон зоэа III камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*; стадии линочного цикла, сут. с момента линьки: а – В, 1-е; б – С, 3-е; в – Д<sub>0</sub>, 5-е; г – Д<sub>1</sub>, 7-е; д – Д<sub>2-4</sub>, 9-е. Лак – лакунарные пространства, НК – новая кутикула, остальные обозначения см. на рис. 1. Масштаб: 0,1 мм.

тинок, изменение старых и возникновение новых морфологических структур (щетинки, конечностей и т.д.). По-видимому, преобладание периода D характерно для этапов жизненного цикла, когда особь активно растет, а также претерпевает существенные морфологические изменения, как, например, на личиночных стадиях.

Данные по длине карапакса представлены в таблице. Длина карапакса зоэа

на первой стадии развития составляла 2,7 ( $SD \pm 0,1$ ) мм, а на последней, четвертой, – 3,9 ( $SD \pm 0,18$ ) мм. Средний прирост линейных размеров особей составил 44% от начального.

Средние показатели сухой массы особей за весь период личиночного развития увеличились в пять раз (рис. 3): с 0,099 мг в начале стадии зоэа I до 0,52 мг – в конце стадии зоэа IV. Рассматривая динамику су-



**Рис. 3.** Изменение сухой массы личинок камчатского краба (по оси ординат, мг) на разных личиночных стадиях зоеа (по оси абсцисс). Вертикальные линии — стандартное отклонение.

хой массы личинок (рис. 3), можно отметить, что прирост сухой массы за стадию был достаточно равномерен и в среднем составлял 25–35%. Однако после перехода на следующую стадию каждый раз наблюдалось снижение сухой массы особей. Это связано с тем, что личинка во время линьки сбрасывает экзувий (старые покровы), масса которого составляет значительную часть массы тела особи. Сухая масса экзувия составила при линьке с зоеа I на зоеа II 0,049 мг, линьке с зоеа II на зоеа III — 0,0704 мг, линьке с зоеа III на зоеа IV — 0,079 мг. Доля экзувия в общей массе тела личинки уменьшается по мере развития. Так, на стадии зоеа I она составляет 29%, на стадии зоеа II — 26%, на стадии зоеа III — 20% от сухой массы личинки. Это связано с тем, что объем и масса личинки увеличиваются быстрее, чем площадь поверхности ее тела.

Поскольку размеры тела личинок на протяжении одной стадии остаются постоянными, их можно использовать для оценки роста и развития личинок. Однако эти показатели не позволяют оценить рост на протяжении одной стадии. Сухая масса, наоборот, является хорошим показателем для оценки роста личинок на протяжении одной стадии, но при сравнении различных групп личинок

и личинок разных стадий корректно сравнивать между собой только особей, находящихся на одной и той же стадии личиночного цикла.

На личиночной стадии жизненного цикла камчатского краба в промежутках между линьками преобладает предличиночный период D, для которого характерно формирование новых покровов и структур. При этом динамика показателей сухой массы отличается равномерным ростом и заметным ее снижением во время линьки, что связано с утратой старых покровов. Данные факторы необходимо учитывать при оценке показателей роста в личиночный период, проводимой при культивировании видов.

Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам Института биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, в особенности руководителю центра аквакультуры и прибрежных биоресурсов С. И. Масленникову, за предоставленную возможность проведения исследований и помощь при выполнении работы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисов Р.Р., Кряхова Н.В. Динамика потребления пищи и ее связь с личиночными процессами у личинок и молоди кам-

- чатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda: Lithodidae) // Биология моря. 2014. Т. 40. № 2. С. 124–130.
- Ковачева Н.П. Аквакультура ракообразных отряда Decapoda: камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* и гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii*. М.: Изд-во ВНИРО, 2008. 239 с.
- Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Кряхова Н.В. и др. Достижения искусственного воспроизводства камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на Дальневосточном и Северном рыбохозяйственных бассейнах // Рыб. хоз-во. 2012. № 3. С. 63–66.
- Ковачева Н.П., Калинин А.В., Эпельбаум А.Б. и др. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). 1. Особенности раннего онтогенеза. Бионормативы и рекомендации по искусственному воспроизводству. М.: Изд-во ВНИРО, 2005. 76 с.
- Anger K. The biology of decapod crustacean larvae // Crustacean Issue. V. 14. Lisse: Balkema Publ., 2001. 405 p.
- Drach P. Mue et cycle d'intermue chez les crustaces decapodes // Annl. Inst. Oceanogr. Monaco. 1939. V. 19. P. 103–391.
- Drach P., Tchernigovtzeff C. Sur la methode de determination des stades d'intermue et son application generale aux crustaces // Vie Milieu. Ser. A, Biol. Marine. 1967. V. 18. P. 595–609.
- Duffy E.J., Thiel M. Evolutionary ecology of social and systems: Crustaceans as model organisms. Oxford: Univ. Press, 2007. 502 p.
- Elorza A., Dupré E. Determinación de los estados del ciclo de muda de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis* Milne Edwards, 1837) // Invest. Mar. Valparaíso. 1996. V. 24. P. 67–76.
- Epelbaum A.B., Borisov R.R., Kovatcheva N.P. Early development of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* from the Barents Sea reared in the laboratory: morphology and behavior // J. Mar. Biol. Ass. UK. 2006. V. 86. № 2. P. 317–333.
- Gueraoa G., Rotllanta G., Anger K. Characterization of larval moulting cycles in *Maja brachydactyla* (Brachyura, Majidae) reared in the laboratory // Aquaculture. 2010. V. 302. Iss. 1–2. P. 106–111.
- Hartnoll R.G. Growth in Crustacea – twenty years on // Hydrobiologia. 2001. V. 449. P. 111–122.
- Hayd L.A., Anger K., Valenti W.C. The moulting cycle of larval Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* reared in the laboratory // Nauplius. 2008. V. 16. № 2. P. 55–63.
- Karinen J.F., Rice S.D. Effects of prudhoe bay crude oli on molting tanner crabs, *Chionoecetes bairdi* // Mar. Fish. Rev. 1974. V. 36. P. 31–37.
- Kurup N.G. The intermolt cycle of an anomuran, *Petrolisthes cinctipes* Randall Crustacea-Decapoda // Biol. Bull. 1964. V. 127. P. 97–107.
- Reynolds J.D. Growth and reproduction // Biology of Freshwater Crayfish / Ed. Holdich D.M. Ch. 4. Oxford: Blackwell Sci., 2002. P. 635–670.
- Siegel P.K. Food-induced size-specific molt synchrony of the sand crab, *Emertina analoga* (Stimpson) // Biol. Bull. 1984. V. 167. P. 579–589.
- Skinner D.M. The structure and metabolism of a crustacean integumentary tissue during a molt cycle // Ibid. 1962. V. 123. P. 635–647.
- Wickins J.F., Lee D. O'C. Crustacean Farming Ranching and Culture. Oxford: Blackwell Sci., 2002. 446 p.
- Yamasaki-Granados S., Ruíz-Fregozo M., Vega-Villasante F. et al. Contributions to the biology of molting and growth of the longarm river prawn *Macrobrachium tenellum* (Decapoda: Paleamonidae) in Mexico // Arch. Biol. Sci. Belgrade. 2012. V. 64. Iss. 2. P. 651–658.

**MOLTING PROCESSES AND DYNAMICS OF SIZE AND WEIGHT IN THE  
LARVAE OF KING CRAB *PARALITHODES CAMTSCHATICUS*  
(DECAPODA, LITHODIDAE)**

© 2015 y. R. R. Borisov, D. S. Pechyonkin, N. V. Kryakhova, N. P. Kovacheva

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 107140*

Molting cycle and the dynamics of size and weight of all larval stages (zoea I-IV) of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* were studied. Premolt stage (D) dominates in molting cycle and accounts for over 60% of the time. Dynamics of indicators of dry mass were characterized by equable growth between molts. Dry weight of the individual decreased after molting. Dry exuvial weight was from 20 to 30% of dry individual weight. Molting processes need to be considered with assessing of the growth rate in the larval period.

*Keywords:* red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, moulting, growth, larvae.