

УДК 595.384.12:591.576.2

## ВЛИЯНИЕ ЦВЕТА ОКРУЖАЮЩЕГО ПРОСТРАНСТВА НА ОКРАСКУ МОЛОДИ КРЕВЕТКИ *MACROBRACHIUM ROSENBERGII*

© 2022 г. Р. Р. Борисов<sup>а</sup>, \*, И. Н. Никонова<sup>а</sup>, А. В. Паршин-Чудин<sup>а</sup>, Н. П. Ковачева<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
Россия 107140 Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

\*e-mail: borisovrr@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2021 г.

После доработки 15.06.2021 г.

Принята к публикации 23.07.2021 г.

Исследовано влияние на окраску молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* хроматических и яркостных характеристик окружающего пространства. В первом эксперименте креветок содержали 10 сут в емкостях с белым, серым, черным, зеленым, синим и красным фонами, во втором – 30 сут в емкостях с красным, серым и синим фонами. По окончании экспериментов в цветовом пространстве CIELab оценены показатели цвета на участках абдомена, бранхиостегита, рострума. При смене фона у молоди *M. rosenbergii* наблюдалось изменение яркостной составляющей элементов окраски. Максимально этот эффект был выражен на черном фоне. Хроматические показатели окраски также изменялись, что свидетельствует об участии цветового зрения в регулировании окраски. Изменение хроматических показателей окраски было менее выражено, и статистически значимыми были изменения только в более длительном эксперименте.

**Ключевые слова:** маскировка, изменение окраски, криптическая окраска, дизруптивная окраска, *Macrobrachium rosenbergii*

**DOI:** 10.31857/S0367059722010036

Изучение окраски животных затрагивает фундаментальные и прикладные аспекты, относящиеся к широкому кругу областей, включая поведенческую экологию и адаптацию к окружающей среде. Маскировка – ключевая функция окраски для большинства животных, имеющая решающее значение для выживания [1–7]. Чаще всего это достигается за счет криптической окраски, которая позволяет сливаться с фоном [3, 4]. Еще один вариант маскировки – дизруптивная окраска. Для нее характерно наличие контрастных пятен и полос, “разрушающих” контур тела, что делает особь менее заметной [1, 5, 8–10]. Дизруптивная окраска часто сочетается с криптической, т.е. пятна в окраске животного гармонируют с фоном [11–13]. Скрадывающая окраска основана на эффекте противотени: более освещенные участки животных окрашены темнее, а менее освещенные, напротив, – светлее. У многих планктонных и некоторых бентосных организмов прозрачность тела или его частей является важным элементом камуфляжа [8, 14].

Примером использования сочетания сразу нескольких вариантов маскировочной окраски может служить молодь креветки *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879). Молодь этого вида имеет зеленоватую или коричневато-серую окраску, иногда с синеватым оттенком. На карапаксе рас-

полагаются продольные нерегулярные синие полосы, а отдельные участки тела могут быть практически прозрачными. В формировании окраски креветок основная роль принадлежит красным хроматофорам звездчатого типа и клеткам гиподермы, которые могут окрашиваться в синий цвет [15].

Регуляция окраски у ракообразных осуществляется гормонами, в синтезе которых принимает участие синусовая железа, находящаяся в глазном стебельке [16–21]. В свою очередь на деятельность этой железы оказывает влияние информация, получаемая органами зрения. Многие десятилетия ракообразные под влиянием интенсивности освещения, а также яркости и хроматических характеристик окружающего биотопа могут менять окраску [9, 22–26 и др.]. Часто несколько факторов воздействуют на особь одновременно, что затрудняет оценку их влияния. При этом наиболее сложным является вопрос о влиянии хроматических характеристик окружающего пространства на окраску ракообразных. Проведенные в последнее время эксперименты [27–29] показали, что креветки *M. rosenbergii* имеют цветовое зрение и используют его при выборе пищи и убежищ. В связи с этим молодь креветки *M. rosenbergii* является интересным объектом для изучения механизмов и стратегий изменения окраски в зависимости от цветовых характеристик окружающего пространства. Цель

данного исследования — анализ влияния на окраску молоди креветки *M. rosenbergii* яркостных и хроматических характеристик окружающего пространства.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе работ выполнены два эксперимента. Все особи, задействованные в исследовании, получены от одной самки гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii*. При проведении экспериментов молодь содержали в прямоугольных емкостях (объем воды 5 л), на дно и три стенки которых с внутренней стороны были наклеены пластиковые фоны для предметной фотографии. До пересадки в экспериментальные емкости особей содержали в бассейне синего цвета (объем воды 500 л). Для освещения при содержании до и во время эксперимента использовали люминесцентные лампы Sun-Glo (производства Nagen, Япония), разработанные для аквариумистики и имитирующие спектр солнечного света — цветовая температура — 4200 К. Освещенность на дне экспериментальных емкостей составляла 400 лк. Режим освещения — 12 свет : 12 темнота. Кормление осуществляли два раза в сутки комбикормом TetraMin Granules (производства Tetra, Германия). Количество вносимого корма регулировали в зависимости от его потребления особями. Все емкости были подключены к единой системе биологической фильтрации. Температура содержания 27–28°C.

В первом эксперименте в емкостях размещали по 5 экз. молоди креветки. Использовали емкости шести цветов: белого, серого, черного, синего, зеленого, красного. Продолжительность эксперимента — 10 сут. Для каждого варианта эксперимента выполнено от пяти до семи повторностей. Общее количество особей для каждого варианта без учета особей, погибших в результате каннибализма, составило не менее 20 экз. По окончании эксперимента масса особей в среднем составила 0.87 ( $\pm 0.38$ ) г, длина — 34.2 ( $\pm 4.4$ ) мм.

Во втором эксперименте молодь размещали индивидуально в емкостях серого, синего и красного цветов. Продолжительность эксперимента — 30 сут. Выполнены 24 повторности для каждого варианта. За время проведения эксперимента все особи перелиняли от одного до трех раз (в среднем два раза). По окончании эксперимента масса особей в среднем составила 4.40 ( $\pm 1.20$ ) г, длина — 55.8 ( $\pm 4.8$ ) мм.

В последние сутки экспериментов, через 5 ч после включения освещения, креветок отлавливали из емкостей. При помощи планшетного сканера Epson Perfection 4990 (разрешение 1200 dpi) получены изображения креветок с латеральной стороны. Для предотвращения искажения цвета сканирование осуществляли без использования

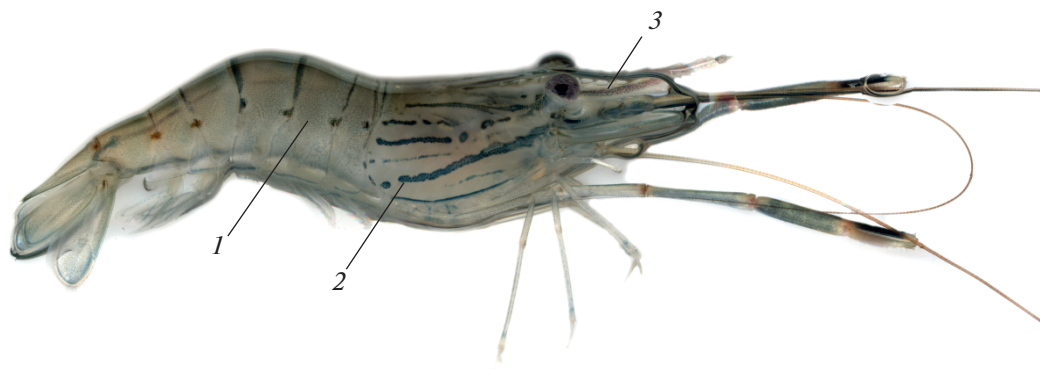
автоматических алгоритмов цветокоррекции, а в область сканирования помещали эталонный образец. Измеряли массу и длину тела (от глазной выемки до конца тельсона).

При анализе полученных изображений использовали программу Adobe Photoshop CS6. На всех изображениях выполняли коррекцию цвета по эталону, после чего в цветовом пространстве CIE Lab (CIE L\*a\*b\*) измеряли показатели, характеризующие окраску особи. Измерения проводили на латеральной части второго сегмента абдомена, синей полосе на карапаксе и первой трети рострума (рис. 1). В цветовом пространстве CIE Lab координатой *L* обозначена яркость, или светлота (изменяется от 0 до 100, т.е. от самого темного до самого светлого). Хроматическая составляющая в CIE Lab задана двумя декартовыми координатами *a* и *b*: первая обозначает положение цвета в диапазоне от зеленого до красного, вторая — от синего до желтого. Сходную методику оценки цвета особей с использованием цветового пространства CIE Lab применяли при изучении креветок *Penaeus monodon* [24], *Penaeus vannamei* [23] и омара *Homarus americanus* [30]. Мы также учитывали количество темных полос на бранхиостегите креветок.

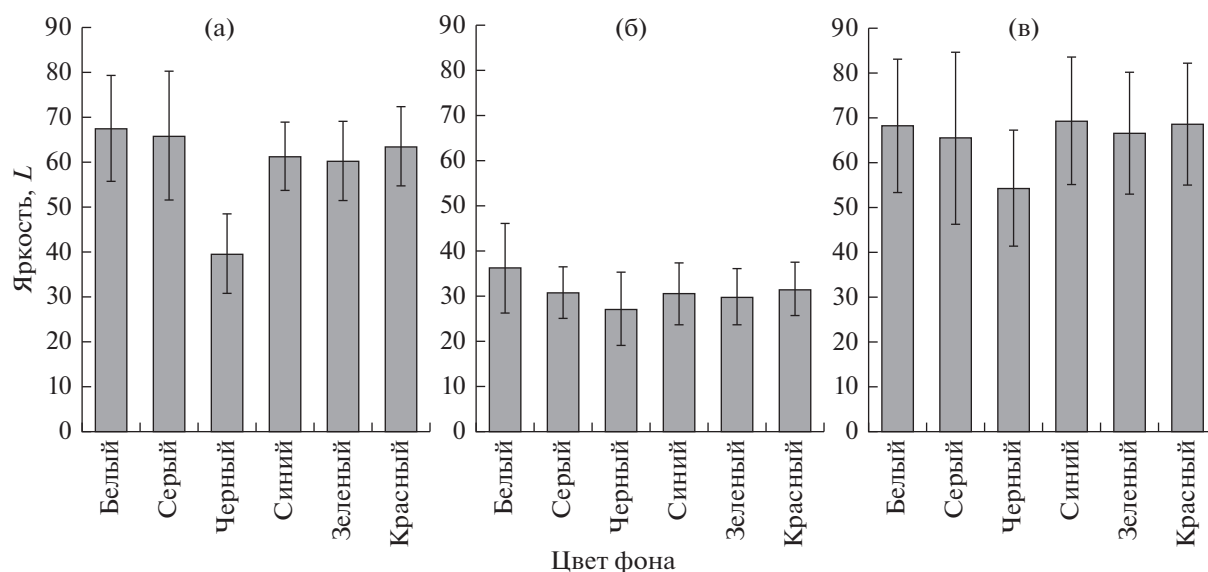
Статистическая обработка результатов выполнена в программе Statistica v.12. Влияние цвета фона и освещенности на окраску особей оценивали с помощью критерия Краскела-Уоллиса. При обнаружении статистически значимых различий между группами проводили апостериорные сравнения с помощью критерия Манна-Уитни. При проведении множественных сравнений критический уровень значимости рассчитывали по формуле  $p^* = 1 - 0.95^{1/n}$ , где *n* — количество проводимых сравнений. Для выявления различий между вариантами экспериментов применяли канонический дискриминантный анализ [31]. Использовали пошаговую процедуру отбора признаков. Этот метод позволяет выделить наиболее информативные признаки и их сочетания. Статистическую значимость обнаруженных различий оценивали при помощи лямбда-критерия Уилкса.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В первом эксперименте спустя 10 сут обнаружены статистически значимые отличия в окраске молоди креветок. Сильнее всего выделялись особи, содержащиеся на черном фоне: они были темнее по всем показателям, а самую светлую окраску имели особи, которые находились на белом фоне (рис. 2). В окраске абдомена у особей, содержащихся на черном фоне, преобладал синий оттенок, а рострум часто был окрашен в красный цвет (рис. 3). Усредненные показатели окраски (яркость — координата *L* и хроматическая составляющая — координаты *a* и *b*) абдомена и рострума молоди креветок, содержащейся на



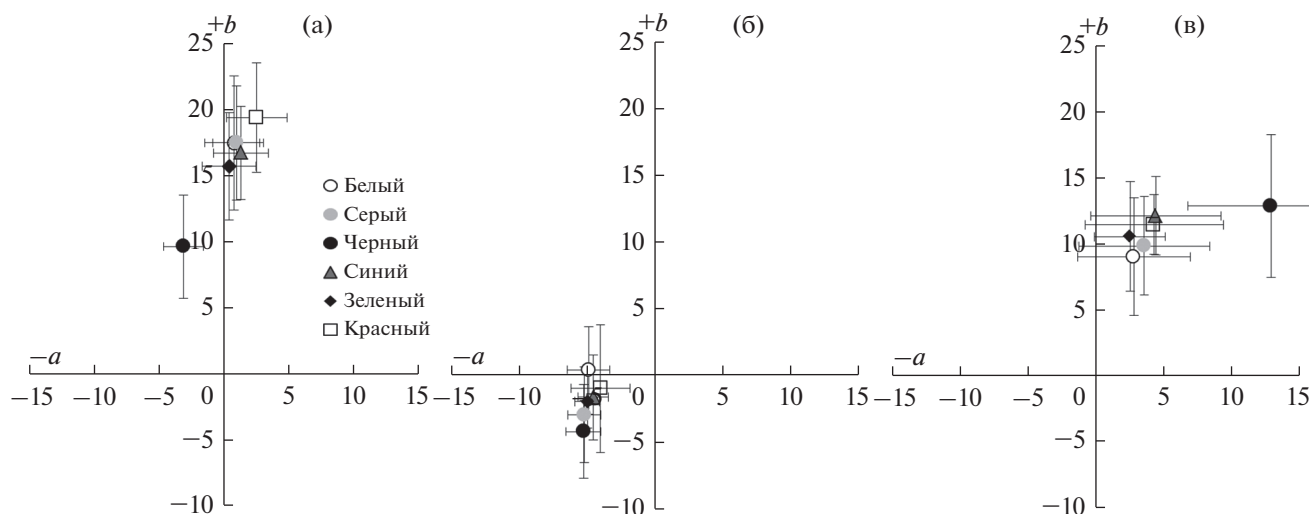
**Рис. 1.** Общий вид молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii*: 1–3 – точки измерения яркостных и хроматических показателей окраски: 1 – abdomen, 2 – полоса на карапаксе, 3 – рostrum.



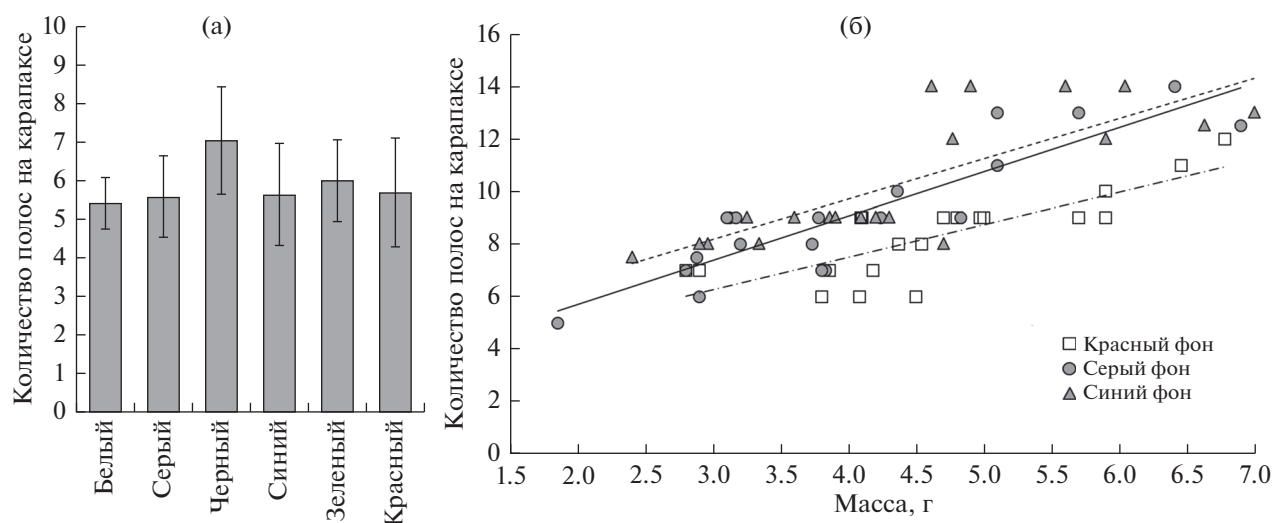
**Рис. 2.** Показатели яркости окраски (координата  $L$  в цветовом пространстве CIE Lab) у молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона в эксперименте продолжительностью 10 сут: а – abdomen; б – полоса на карапаксе; в – рostrum.

черном фоне, имели статистически значимые отличия от всех прочих вариантов эксперимента (см. рис. 2а, в; 3а, в). У креветок, содержащихся в емкостях с серым, синим, зеленым, красным и белым фонами, отмечены сходные показатели яркости окраски (см. рис. 2), а различия хроматической составляющей окраски (координат  $a$  и  $b$  в цветовом пространстве CIE Lab) между этими группами не были статистически значимыми (см. рис. 3). Следует отметить, что различия в яркостной и хроматической составляющих для abdomen и рostrума были выражены сильнее, чем те же показатели для полос на карапаксе. Статистически значимых отличий между группами по характеристикам цвета полос на карапаксе не выявлено, однако у особей из варианта с черным фоном число полос на карапаксе было больше (рис. 4), и они были четче выражены, чем у особей из прочих вариантов эксперимента.

При проведении дискриминантного анализа по комплексу признаков было выявлено, что большую часть различий описывают первые две дискриминантные функции (комбинации переменных): первая переменная учитывала 72% исходной изменчивости, вторая – 18%, а в целом они характеризовали 90% всей дисперсии. Наибольший вклад в различие выборок (рассчитывали по сумме значений стандартизированных коэффициентов первых двух дискриминантных функций) вносили данные, связанные с координатами  $L$  и  $a$  – цвета abdomen и рostrума. Статистически значимые различия по всему комплексу признаков отмечены для вариантов с черным и белым фонами (за исключением сочетаний белый–серый и белый–зеленый). В результате дискриминации четко обособился вариант эксперимента с черным фоном, тогда как все остальные варианты образовали плотную группу, что указы-



**Рис. 3.** Показатели хроматической составляющей (координаты  $a$  и  $b$  в цветовом пространстве CIE Lab) окраски у молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона в эксперименте продолжительностью 10 сут: а – abdomen; б – полоса на карапаксе; в – рострум.



**Рис. 4.** Количество полос на бранхиостегите молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона: а – в эксперименте продолжительностью 10 сут; б – в эксперименте продолжительностью 30 сут.

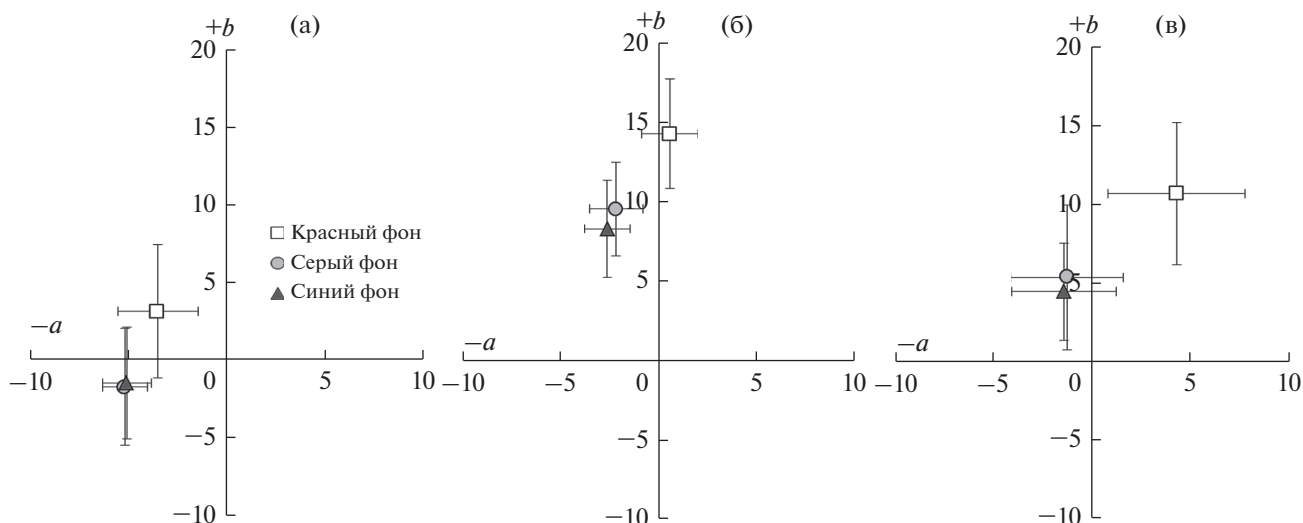
вает на превалирование значений яркостных составляющих окраски для разделения групп.

Во втором эксперименте спустя 30 сут отмечено наличие статистически значимых отличий по хроматическим (координаты  $a$  и  $b$  в цветовом пространстве CIE Lab) показателям окраски креветок, содержащихся на красном фоне, от особей, содержащихся на сером и синем фонах (рис. 5). Статистически значимыми отличия были для всех трех точек проведения измерений. Кроме того, молодь креветки на красном фоне оказалась светлее (рис. 6), а количество полос на карапаксе у нее было меньше (см. рис. 4б), однако эти различия не были статистически значимы. Отличия в хроматических и яркостных показателях

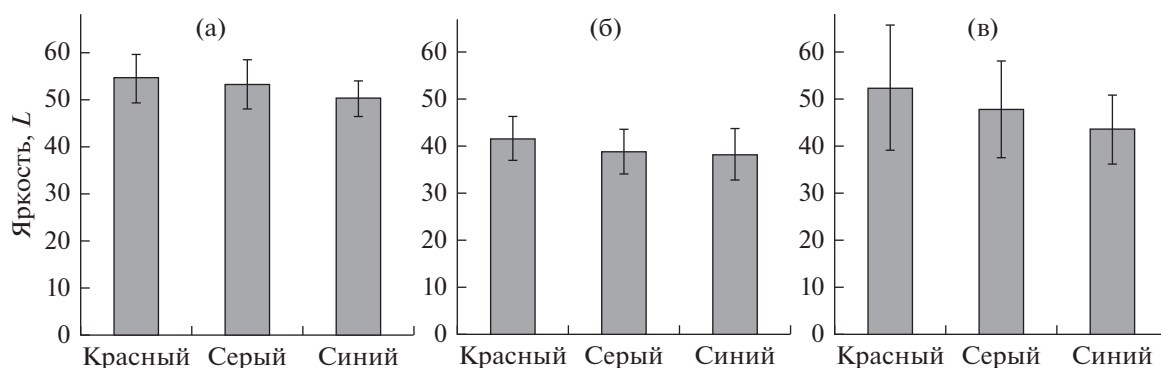
окраски особей, содержащихся на сером и синем фонах, также не были статистически значимы.

При проведении дискриминантного анализа по комплексу признаков было выявлено, что большую часть (96%) различий описывает первая дискриминантная функция. Наибольший вклад в различение выборок вносит хроматическая составляющая окраски абдомена и рострума. В результате дискриминации четко обособился вариант эксперимента при содержании на красном фоне – наблюдаемые различия были статистически значимы.

Морфологически яркость окраски в первую очередь зависела от окрашенных в синий цвет участков гиподермы. У особей с темной окраской наблюдалось увеличение площади, занятой участ-



**Рис. 5.** Показатели хроматической составляющей (координаты  $a$  и  $b$  в цветовом пространстве CIELab) окраски у молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона в эксперименте продолжительностью 10 сут: а – abdomen; б – полоса на карапаксе; в – рострум.



**Рис. 6.** Показатели яркости окраски (координата  $L$  в цветовом пространстве CIELab) у молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона в эксперименте продолжительностью 10 сут: а – abdomen; б – полоса на карапаксе; в – рострум.

ками гиподермы, окрашенными в синий цвет, в том числе рост числа полос на карапаксе. У особей, демонстрировавших более светлую окраску, напротив, площадь, занятая окрашенными в синий цвет участками гиподермы, была меньше.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Эффективность криптической окраски определяется ее соответствием окружающему особь пространству: окрашенные в светлые тона особи будут заметны на темном фоне, а темные – на светлом. Аналогичные проблемы возникают и в случае наличия цветового контраста между окраской особи и фоном. В меняющихся условиях среды камуфлирующие свойства окраски могут достигаться тремя основными способами: коррекцией окраски, перемещением особи в более подходящие биотопы, использованием компромиссного универсального варианта окраски, подходящего для широкого диапазона биотопов [7, 32, 33]. Меха-

низм изменения окраски в постоянно трансформирующихся условиях среды должен поддерживать эффективный баланс между скоростью изменения окраски и затратами на этот процесс. Создание высокоэффективного механизма требует существенных энергетических затрат и эволюционных ресурсов [34], поэтому лишь небольшое количество групп животных смогло сформировать системы, позволяющие очень быстро изменять окраску. Среди гидробионтов такими способностями обладают головоногие моллюски и некоторые виды рыб [35, 36]. У других видов животных распространенным является изменение окраски, связанное с сезонами или стадиями онтогенетического развития [1, 2, 34]. Для многих видов ракообразных характерна коррекция окраски при изменении фона. Чаще всего данный процесс растянут во времени и может занимать от нескольких часов до нескольких дней и даже месяцев [23, 24, 26, 30, 37]. В некоторых случаях это обусловлено наличием твердого и непро-

зрачного экзоскелета и связано с линочными процессами [13].

У молоди креветки *M. rosenbergii* эффект камуфляжа достигается за счет сочетания нескольких стратегий: “разрушающего” контур тела рисунка полос на карапаксе; общего тона окраски тела, который позволяет особи сливаться с окружающим фоном; прозрачности отдельных участков тела; более темной окраски спины и светлой брюшной стороны. Наши исследования продемонстрировали наличие у молоди *M. rosenbergii* механизмов, позволяющих изменять яркостные и хроматические характеристики окраски. Полученные нами в первом эксперименте результаты показали, что изменение в окраске молоди *M. rosenbergii* происходит в первую очередь для ее коррекции в соответствии с яркостными характеристиками окружающего биотопа. Использование черного фона привело к значимым изменениям окраски: окраска особей стала темнее и насыщеннее, при этом ее хроматические показатели не претерпели существенных изменений.

Результаты второго эксперимента демонстрируют наличие изменений хроматической составляющей окраски. Зафиксированные нами изменения окраски особей, находившихся на красном фоне, подтверждают литературные данные [27–29] о наличии цветного зрения у креветки *M. rosenbergii* и свидетельствуют о том, что оно задействовано в процессах адаптации криптической окраски особи. Однако отсутствие статистически значимых различий между группами, содержащимися в емкостях с фоном разного цвета, может свидетельствовать о том, что изменения яркостных характеристик окраски преобладают над изменениями хроматических составляющих окраски. Изменение окружающих условий сказывается в первую очередь на яркостных характеристиках окраски. Возможно, изменение яркости субстратов в естественных условиях происходит чаще, чем изменение их цвета.

Другим объяснением того, что у молоди креветки изменения яркостных характеристик окраски преобладают над изменениями ее хроматических составляющих, может быть то, что в общем паттерне окраски молоди преобладают дизруптивные элементы. Это подтверждают минимальные изменения хроматической составляющей полос на карапаксе. В результате сочетание криптической и дизруптивной окраски у молоди *M. rosenbergii* оказывается достаточно эффективным в широком цветовом диапазоне. Такой тип окраски особенно эффективен в зарослях, где часто предпочитает держаться молодь *M. rosenbergii* [38, 39]. Интересно, что изменение как яркостных, так и хроматических составляющих окраски сильнее всего проявляется на абдомене, который в меньшей степени участвует в создании рисунка у *M. rosenbergii*, что отличает ее от креветки-хамелеона *Hippolyte varians*, у которой изменение хроматиче-

ских составляющих окраски в зависимости от фона выражено очень ярко [34, 37].

Итак, наши эксперименты показали, что основной маскировки у молоди креветки *M. rosenbergii* является сочетание криптической и дизруптивной типов окраски, основной паттерн которых остается устойчивым в широком диапазоне условий. При смене фона происходит коррекция яркостной составляющей как элементов криптической, так и дизруптивной окраски. Хроматические составляющие окраски также изменяются, но для их устойчивого проявления требуется более длительный период времени. Изменение хроматических характеристик окраски свидетельствует об участии цветного зрения в регулировании окраски у молоди креветки *M. rosenbergii*.

Мы признательны коллективу отдела марикультуры беспозвоночных ФГБНУ “ВНИРО” за помощь в проведении экспериментов. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии”.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. В работе не содержится каких-либо исследований с участием людей.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Thayer G.H. Concealing-Coloration in the animal kingdom: an exposition of the laws of disguise through color and pattern: being a summary of Abbott H. Thayer's discoveries. New York: Macmillan, 1909. 469 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.57368>
2. Cott H.B. Adaptive coloration in animals. New York: Oxford University Press, 1940. 600 p.
3. Endler J.A. Disruptive and cryptic coloration // Proc. Roy. Soc. Lond. B. 2006. V. 273. P. 2425–2426. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3650>
4. Stevens M. Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration // Proc. Roy. Soc. B. 2007. V. 274. P. 1457–1464. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0220>
5. Stevens M., Merilaita S. Introduction. Animal camouflage: current issues and new perspectives // Phil. Trans. R. Soc. B. 2009. V. 364. P. 423–427. 0217. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008>
6. Darnell M.Z. Ecological physiology of the circadian pigmentation rhythm in the fiddler crab *Uca panacea* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2012. V. 426–427. P. 39–47. 014. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.05>
7. Price T., Green S., Troscianko J. et al. Background matching and disruptive coloration as habitat-specific strategies for camouflage // Sci. Rep. 2019. V. 9. №1:7840. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44349-2>
8. Carvalho L.N., Zuanon J., Sazima I. The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators // Neotrop. Ichthyol. 2006. № 4. P. 219–224. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252006000200008>

9. Tume R.K., Sikes A.L., Tabrett S. et al. Effect of background colour on the distribution of astaxanthin in black tiger prawn (*Penaeus monodon*): Effective method for improvement of cooked color // *Aquaculture*. 2009. V. 296. P. 129–135.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.08.006>
10. Stevens M., Merilaita S. Defining disruptive coloration and distinguishing its functions // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2009. V. 364. P. 481–488.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0216>
11. Stevens M., Cuthill I.C., Windsor A.M., Walker H.J. Disruptive contrast in animal camouflage // *Proc. R. Soc. B*. 2006. V. 273. P. 2433–2438.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3614>
12. Fraser S., Callahan A., Klassen D., Sherratt T.N. Empirical tests of the role of disruptive coloration in reducing detectability // *Proc. Biol. Sci. B*. 2007. V. 274. P. 1325–1331.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0153>
13. Stevens M. Color change, phenotypic plasticity, and camouflage // *Front. Ecol. Evol.* 2016. V. 4. № 51. P. 1–10. doi: 10.3389/fevo.2016.00051
14. Johnsen S. Hidden in Plain Sight: The Ecology and Physiology of Organismal Transparency // *Reference: Biological Bulletin*. 2001. V. 201. P. 301–318.  
<https://doi.org/10.2307/1543609>
15. Борисов Р.Р., Печенкин Д.С., Ковачева Н.П. Формирование окраски и товарный вид гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* // *Рыбное хозяйство*. 2016. № 3. С. 60–66.
16. Браун Ф.А. Хеморецепторы и изменение окраски // *Сравнительная физиология животных* / Под ред. Браун Ф.А. М.: Мир, 1978. Т. 3. С. 519–583.
17. Carlisle D.B., Knowles F.G.W. Endocrine control in crustaceans. Cambridge Univ. Press, 1959. 120 p.
18. Rao K.R. Pigmentary effectors // *The Biology of crustacea: integument, pigments and hormonal processes* / Eds. Bliss D.E., Mantel L.H. New York: Academic Press, 1985. P. 395–462.
19. Rao K.R. Crustacean pigmentary-effector hormones: chemistry and functions of RPCH, PDH, and related peptides // *Am. Zool.* 2001. V. 41. P. 364–379.
20. McNamara J.C., Milograna S.R. Adaptive color change and the molecular endocrinology of pigment translocation in crustacean chromatophores // *The Natural History of the Crustacea*. V. 4. Physiology / Eds. Chang E.S., Thiel M. Oxford University Press, 2015. P. 68–102.
21. Aréchiga-Palomera M.A., Vega-Villasante F., Montoya-Martínez C. et al. Background color effect on the pigmentation of prawn *Macrobrachium tenellum* // *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 2018. V. 46. № 3. P. 610–614.  
<https://doi.org/10.3856/vol46-issue3-fulltext-16>
22. Bauer R.T. Color patterns of the shrimps *Heptacarpus pictus* and *H. paludicola* (Caridea: Hippolytidae) // *Marine Biology*. 1981. V. 64. P. 141–152.
23. Parisenti J., Beirao J.L., Mourino F.N. Vieira effect of background color on shrimp pigmentation // *Boletim do Instituto de Pesca*. 2011. V. 37. № 2. P. 177–182.
24. Wade N.M., Anderson M., Sellars M.J. et al. Mechanisms of colour adaptation in the prawn *Penaeus monodon* // *J. Exp. Biol.* 2012. V. 215. № 2. P. 343–350.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.064592>
25. Stevens M., Lown A., Wood L. Color change and camouflage in juvenile shore crabs *Carcinus maenas* // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2014. V. 2:14. P. 1–14.  
<https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00014>
26. Díaz-Jiménez L., Hernández M., Pérez-Rostro C. The effect of background colour and lighting of the aquarium on the body pigmentation of the peppered shrimp *Lysmata wurdemanni* // *Aquaculture Res.* 2018. V. 49. P. 3508–3516.  
<https://doi.org/10.1111/are.13816>
27. Kawamura G., Bagarinao T.U., Yong A.S.K. Sensory systems and feeding behaviour of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, and the marine whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei* // *Borneo J. of Marine Science and Aquaculture*. 2017. V. 1. P. 80–91.
28. Kawamura G., Bagarinao T.U., Yong A.S.K. et al. Shelter colour preference of the postlarvae of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* // *Fish. Sci.* 2017. V. 83. P. 259–264.  
<https://doi.org/10.1007/s12562-017-1062-8>
29. Kawamura G., Bagarinao T.U., Yong A.S.K. et al. Limit of colour vision in dim light in larvae of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* // *Fisheries Science*. 2018. V. 84. № 4. P. 365–371.  
<https://doi.org/10.1007/s12562-018-1179-4>
30. Tlustý M.F., Metzler A., Huckabone S. et al. Morphological colour change in the american lobster (*Homarus americanus*) in response to background colour and UV light // *New. Zeal. J. Mar. Fresh.* 2009. V. 43. P. 247–255.  
<https://doi.org/10.1080/00288330909509998>
31. Тюрин В.В., Щеглов С.Н. Дискриминантный анализ в биологии. Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2015. 126 с.
32. Merilaita S., Tuomi J., Jormalainen V. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999. V. 67. P. 151–161.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01858.x>
33. Houston A.I., Stevens M., Cuthill I.C. Animal camouflage: compromise or specialise in a two patch-type environment? // *Behavioral Ecology*. 2007. V. 18. P. 769–775.  
<https://doi.org/10.2495/DNE-V4-N3-183-202>
34. Duarte R., Flores A., Stevens M. Camouflage through colour change: Mechanisms, adaptive value and ecological significance // *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 2017. V. 372. P. 20160342  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0342>
35. Mäthger L.M., Chiao C.C., Barbosa A. et al. Disruptive coloration elicited on controlled natural substrates in cuttlefish, *Sepia officinalis* // *J. Exp. Biol.* 2007. V. 210. P. 2657–2666.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.004382>
36. Smithers S., Wilson A., Stevens M. Rock pool gobies change their body pattern in response to background features // *Biol. J. Linn. Soc.* 2017. V. 121. P. 1–13.  
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw022>
37. Green S., Duarte R., Kellett E. et al. Colour change and behavioural choice facilitate chameleon prawn camouflage against different seaweed backgrounds // *Commun. Biol.* 2019. V. 230. № 2. P. 1–10.  
<https://doi.org/10.1038/s42003-019-0465-8>
38. New M.B., Valenti M.B., Tidwell J.H. et al. Freshwater prawns. Biology and farming. Wiley-Blackell, 2010. 544 p.
39. Ковачева Н.П., Жигин А.В., Борисов Р.Р. и др. Биология и культивирование гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1876). М.: Изд-во ВНИРО, 2015. 112 с.
40. Todd P.A., Qiu W., Chong K.Y. Ontogenetic shifts in carapace patterning and/or colouration in intertidal and subtidal brachyuran crabs // *Raffles B. Zool.* 2009. V. 57. P. 543–550.