На правах рукописи

Кряхова Наталия Владимировна

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ПИТАНИЯ ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

03.02.10 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

21 НОЯ 2013

005538458

Москва – 2013

Работа выполнена в Федеральном государственном унитарном предприятии «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГУП «ВНИРО»)

Научный руководитель:	доктор биологических наук **Ковачева Николина Петкова** ФГУП «ВНИРО»
Официальные оппоненты:	доктор биологических наук **Микодина Екатерина Викторовна** главный научный сотрудник ФГУП «ВНИРО»
	кандидат биологических наук **Ржавский Александр Владимирович** старший научный сотрудник Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН)
Ведущая организация:	Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова

Защита состоится «13» декабря 2013 г. в 11 ч. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 307.004.01 при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО») по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д.17.

Факс: 8 (499) 264-91-76, электронный адрес: sedova@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО

Автореферат разослан «11» ноября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета:
кандидат биологических наук М.А. Седова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В раннем онтогенезе десятиногие ракообразные претерпевают целый комплекс изменений, касающихся морфологии, образа жизни, места обитания и типа питания. Многие процессы, происходящие в развитии ракообразных, связаны с линькой, непосредственно после которой происходит изменение размера особи, а также ее морфологии и поведения. Линька также влияет на питание, например, в период линьки особи не питаются (Кун, Микулич, 1954; Низяев, 1991; Dennell, 1960; Harpaz et al., 1987; Gimenez et al., 2002). Важным элементом онтогенеза десятиногих ракообразных является наличие непитающихся стадий (Storch, Anger, 1983; Heales et al., 1996; Greenway, Raghaven, 1998; T, 2007; Takeuchi, Murakami, 2007). Большое количество работ посвящено изучению пищевого поведения, качественного и количественного состава рациона ракообразных (Тарвердиева, 1978; Anger, Dietrich, 1984; New, Valenti, 2000). Однако в большинстве случаев они не затрагивают изменений этих аспектов в раннем онтогенезе и рассмотрены отдельно друг от друга.

Камчатский краб и гигантская пресноводная креветка имеют сходный жизненный цикл, включающий планктонную личиночную стадию (зоэа) (Uno, Kwon, 1969; Paul et al., 1979; Хмелева и др., 1997; Kovatcheva et al., 2006; Ковачева, 2008). Спектр кормовых объектов обоих видов на стадии зоэа схож и представлен фито- и зоопланктоном. При этом между этими двумя видами существует много различий. Камчатский краб – бореальный морской вид (Левин, 2001; Павлов, 2003; Ковачева, 2005), а взрослые особи гигантской пресноводной креветки обитают в тропических пресноводных водоемах (Kwon, 1982; Хмелева и др., 1997; New, Valenti, 2000). Помимо ареала обитания, размера и различного отношения к условиям среды эти виды различаются также по количеству и продолжительности личиночных стадий, наличию послеличинки, продолжительности эмбрионального периода и другим параметрам. Таким образом, использование этих двух видов в качестве модельных объектов позволит выявить общие закономерности в динамике

питания десятиногих ракообразных в раннем онтогенезе и усовершенствовать методы их кормления в процессе культивирования.

Цель работы – выявить основные закономерности динамики питания на ранних стадиях развития десятиногих ракообразных.

Для достижения данной цели поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить роль лецитотрофного питания в развитии гигантской пресноводной креветки и камчатского краба.
2. Подобрать оптимальные корма для культивирования камчатского краба на ранних стадиях развития.
3. Определить величину суточного рациона камчатского краба на ранних стадиях развития.
4. Изучить продолжительность переваривания корма у камчатского краба и гигантской пресноводной креветки на ранних стадиях развития.
5. Исследовать динамику потребления пищи и ее связь с линочным циклом для камчатского краба и гигантской пресноводной креветки на ранних стадиях развития.

Научная новизна.

Установлена величина среднесуточного рациона у молоди первых трех стадий камчатского краба.

Впервые определена продолжительность переваривания пищи у личинок и молоди камчатского краба и гигантской пресноводной креветки.

Впервые изучена динамика суточных рационов личинок и молоди камчатского краба на различных этапах линочного цикла.

Выявлены основные закономерности динамики питания десятиногих ракообразных на ранних стадиях и определены обуславливающие их факторы.

Положения, выносимые на защиту:

- динамика питания камчатского краба и гигантской пресноводной креветки в раннем онтогенезе включает в себя элементы как поступательные – плавное изменение рациона в период между линьками, - так и ступенчатые – прекращение питания во время линьки, лецитотрофное питание и развитие за счет накопленных ресурсов на отдельных стадиях онтогенеза, изменение питания при переходе на новую стадию жизненного цикла

- обеспечение личинок камчатского краба суточным рационом с энергетической ценностью для зоэа первых четырех стадий – 0,36, 0,56, 0,58 и 0,75 кал на особь при двух-трех разовой частоте кормления позволяет достичь высокой выживаемости в условиях культивирования.

Практическое значение. Определен оптимальный корм для камчатского краба на ранних стадиях развития при культивировании в искусственных условиях.

По результатам диссертационной работы разработаны рекомендации по кормлению личинок и молоди десятиногих ракообразных. Данные рекомендации апробированы при искусственном воспроизводстве камчатского краба в бассейновых комплексах ООО «Дальние Зеленцы» Мурманской области, морской биологической станции «Запад» Института Биологии Моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, п. Авангард, залив «Восток» Японского моря, а также в условиях аквариальной ВНИРО при выращивании гигантской пресноводной креветки и камчатского краба.

На основе полученных данных по динамике потребления корма разработан общий подход к кормлению десятиногих ракообразных на ранних стадиях развития, который может быть использован при разработке стратегии кормления.

Апробация. Основные положения диссертационной работы доложены на Международной конференции «Морские прибрежные экосистемы, водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки (Москва, 2005), Международной конференции «Современное состояние популяции крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами» (Мурманск, 2006), Международной конференции «Aquaculture Europe» (Флоренция, 2006), на симпозиуме «Larvi'09 - Fish and Shelfish Larviculture» (Бельгия, 2009); VIII Международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных (Светлогорск, 2010), IV Международной научно-практической конференции «Морские прибрежные экосистемы, водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Южно-Сахалинск, 2011), Международной научно-практической конференции «Аквакультура Европы и Азии: реалии, перспективы и сотрудничество» (Тюмень, 2011).

Публикации. На основе материалов диссертационной работы опубликовано 8 работ, в том числе 5 работ в списке ВАКа, и 1 патент РФ.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в сборе и анализе литературных данных; планировании и постановке экспериментов; сборе проб для морфологии и определения весовых и размерных характеристик исследуемых объектов, а также анализа линочного цикла на бассейновых комплексах в Мурманской области и Приморье; участвовал в разработке рекомендаций, написании статей и тезисов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, практических рекомендаций и списка литературы. Рукопись состоит из 122 страниц и включает 8 таблиц и 38 рисунков. Список литературы состоит из 189 источников, из них 130 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает огромную благодарность своему научному руководителю, зав. лабораторией марикультуры беспозвоночных ФГУП ВНИРО, д.б.н. Н.П. Ковачевой за ценные консультации, рекомендации и постоянную помощь в работе; всем сотрудникам лаборатории марикультуры беспозвоночных ФГУП ВНИРО, в особенности Р.Р. Борисову за важные помощь в сборе и обработке материала. Кроме того, автор выражает глубокую признательность сотрудникам ООО «Дальние Зеленцы», МБС «Запад» и ИБМ ДВО РАН, в особенности С.И. Масленникову за содействие в проведении исследований, а также своим близким и друзьям, без поддержки которых выполнение этой работы было бы невозможно.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обоснована актуальность темы диссертации, ее научная новизна и практическая значимость, определены основные направления исследований, сформулированы цель и задачи, а также положения, выносимые на защиту.

Глава 1. Обзор литературы. В главе дана характеристика исследуемых видов: камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) и гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (De Man), рассмотрено строение пищеварительного тракта, а также механизм линьки

десятиногих ракообразных. Обобщены сведения о лецитотрофном питании у десятиногих ракообразных. Приведены данные о величине суточных рационов гигантской пресноводной креветки в личиночный период, а также кормовой спектр этого вида на всех этапах жизненного цикла. Отмечено, что в литературе отсутствуют сведения о динамике суточных рационов личинок и молоди камчатского краба, а данные о величине их рационов получены на группах особей.

Глава 2. Материалы и методика исследований. Материалом послужили личинки и молодь двух объектов – камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1915) и гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879). Общий объем использованного материала для экспериментальных работ составил 4954 особей, для апробации - 2100000 особей (табл. 1). Экспериментальные работы проводили в период с 2005 по 2013 гг. в аквариальной лаборатории марикультуры беспозвоночных ФГУП «ВНИРО», а также на базе двух бассейновых комплексов: ООО «Дальние Зеленцы» и МБС «Запад» ИБМ ДВО РАН. Основные параметры содержания объектов соответствовали следующим показателям: для камчатского краба – температура воды 7-9° С, соленость 30-35‰; для гигантской пресноводной креветки - температура воды 29-30° С, соленость 12‰ для личинок и 0‰ для молоди. Проведено два типа экспериментов: групповые (подбор оптимального корма) и индивидуальные (изучение лецитотрофного питания, пищевой активности на ранних стадиях, продолжительности переваривания корма, динамики пищевой активности и ее связи с линочным циклом). Также проведена апробация в условиях бассейновых комплексов и аквариальной ВНИРО. Для определения размерных характеристик при помощи стереомикроскопа МБС-10 (х32) измеряли длину карапакса у личинок обоих исследуемых видов и ширину карапакса у молоди камчатского краба. Кроме того определяли сухую массу особей.

Таблица 1.

Проведенные эксперименты и объем исследованного материала

Эксперименты	Камчатский краб, экз.		Гигантская пресноводная креветка, экз.		**Всего**
	Личинки	Молодь	Личинки	Молодь	
Групповые эксперименты					
Избирательность захвата и потребления кормов	44	-	-	-	**44**
Тестирование различных видов кормов	2400	360	-	-	**2760**
Индивидуальные эксперименты					
Исследование морфологии	700	-	300	-	**1000**
Изучение лецитотрофного питания	80	-	60	-	**140**
Определение времени переваривания корма	120	13	20	20	**173**
Исследование пищевой активности на разных стадиях	80	16	-	-	**96**
Динамика пищевой активности в межлиночный период	18	33	30	-	**81**
Определение весовых и размерных характеристик	400	180	80	-	**660**
Апробация на бассейновых комплексах и в аквариальной ВНИРО					
Апробация	2000000		100000		**2100000**
Всего	**2003842**	**602**	**100490**	**20**	**2104954**

Для проведения индивидуальных и групповых экспериментов использовали емкости с объемом воды 0,05 и 0,8 л соответственно. Ежедневно осуществляли внесение корма, смену воды, а также регистрировали линьку и случаи гибели особей. По окончанию экспериментов определяли выживаемость особей, а также их весовые и размерные характеристики. Экспериментальные емкости размещали в термостатирующие контейнеры, поддерживающие температуру воды на необходимом уровне.

Лецитотрофное питание. Работы включали следующие эксперименты:

- *исследование наличия желтка у эмбрионов и личинок*
- *определение пищевой активности личинок гигантской пресноводной креветки*

- *изучение влияния времени начала кормления на рост и выживаемость личинок камчатского краба и гигантской пресноводной креветки.* Начало кормления личинок камчатского краба проводили на первые, третьи, пятые сутки после выхода из икры, включая вариант без кормления; начало кормления личинок гигантской пресноводной креветки: на первые, вторые и четвертые сутки после выхода из икры.

Подбор оптимального корма для камчатского краба на ранних стадиях развития проводили в два этапа:

- изучение *избирательности захвата и потребления кормовых частиц.* Исследованы корма: а) смесь науплиев артемии и комбикорма Micron (Sera), б) науплии артемии, в) активированный уголь.

- *тестирование кормов для личинок и молоди камчатского краба.* Результаты определяли по выживаемости особей и изменениям их весовых и размерных характеристик.

Пищевая активность личинок и молоди камчатского краба. Величину суточного рациона определяли для всех стадий зоэа, а также для молоди камчатского краба первых трех стадий. Эксперименты проведены в 20 повторностях.

Продолжительность переваривания корма. В ходе эксперимента исследовали зависимость продолжительности переваривания корма от вида особи, стадии развития и типа корма. В эксперименте использованы корма: для камчатского краба – науплии артемии и комбикорм Micron для личинок, личинки *Chironomus* sp. для молоди; для креветки – науплии артемии. После кормления регистрировали местонахождение пищевого комка в желудочно-кишечном тракте, отмечали время появления первых экскрементов, а также время полного освобождения кишечника.

Динамика пищевой активности в межлиночный период.

1) Исследование динамики суточного рациона в межлиночный период.

Эксперимент проведен на зоэа VIII гигантской пресноводной креветки (7 суток), а также на зоэа III-IV (19 суток) и молоди первых трех стадий (29 суток) камчатского краба. Ежедневно определяли величину суточного рациона.

2) Исследование продолжительности периодов линочного цикла

Ежедневно отбирали личинок камчатского краба третьей стадии, которых фиксировали 4% раствором формальдегида. Полученный материал исследован с помощью микроскопа Nicon E-200 (x400). Изучены ротовые конечности личинок, а также тельсон. Для характеристики периодов линочного цикла использовали классическую схему цикла линьки (Drach, 1939).

Статистическую обработку результатов проводили при помощи программ Microsoft Excel и STATISTICA 6.0.

Глава 3. Результаты и обсуждение.

Лецитотрофное питание.

В группах с личинками ***гигантской пресноводной креветки*** с началом кормления с первых суток выживаемость была максимальной (100%), при этом длина карапакса составляла 1,37 мм. В группе с началом кормления со вторых суток выживаемость также была высокой – 90%. Длина карапакса особей в этой группе составляла 1,27 мм. В группе с началом кормления на четвертые сутки выживаемость была наименьшей (30%), а также особи заметно отставали по размерам (0,99 мм).

Результаты наблюдений и эксперимента по определению активности потребления корма личинками гигантской пресноводной креветки свидетельствуют, что на стадии зоэа I личинки креветки питаются исключительно лецитотрофно. Косвенно на это указывают и большие запасы желтка в области головогруди (рис. 1).

Лецитотрофное питание на стадии зоэа II является факультативным и совмещается с планктонотрофным питанием. Таким образом, несмотря на то, что остатки желтка могут частично компенсировать личинкам недостаток корма, для их нормального развития на стадии зоэа II необходимо приступить к самостоятельному питанию.

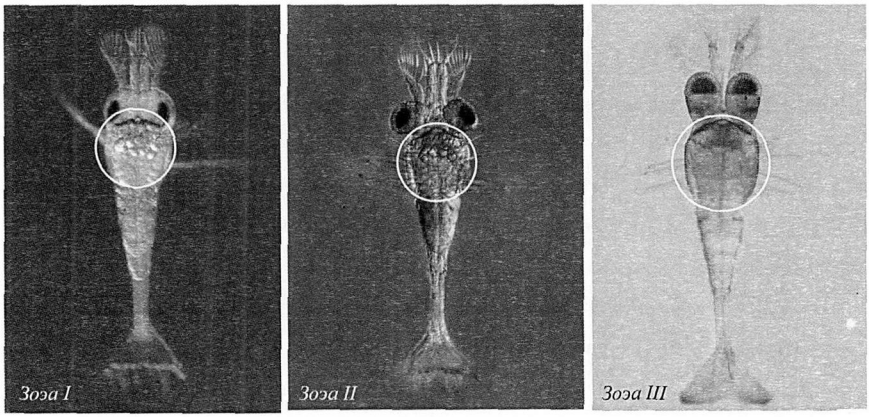

Рис. 1. Внешний вид и изменения количества желтка в гепатопанкреасе зоэа I-III *M. rosenbergii.* (белым контуром обозначена область нахождения желтка)

Полученные результаты позволяют дать рекомендацию при культивировании гигантской пресноводной креветки начинать кормление сразу после появления зоэа II. Учитывая, что продолжительность стадии зоэа I при оптимальной температуре 27–29°С составляет около суток, в конце первых суток после выхода личинок из икры необходимо начинать вносить корм.

Лецитотрофное питание у гигантской пресноводной креветки сменяется факультативным лецитотрофным питанием, т.е. постепенно увеличивается потребление пищи путем активного хищничества. Отмечается постепенное увеличение пищевой активности (Anger, 2001; Araujo, Valenti, 2007).

В группах с личинками ***камчатского краба*** с началом кормления с первых и с третьих суток выживаемость составила 100%. Тогда как, при начале кормления на 5 сутки выживаемость уменьшилась до 85%. Все особи в этих группах перешли на стадию зоеа II. В группе, содержавшейся без кормления, ни одна из особей не перелиняла на стадию зоеа II, и лишь 15% особей оставались живыми на 28 сутки эксперимента.

Самая короткая продолжительность стадии зоеа I отмечена в группе с началом кормления в первые сутки - 16,5 суток. Тогда как в группах с началом кормления на 3 и 5 сутки продолжительность стадии была больше и составила 18,7 и 19,5 суток соответственно. Показатели размера и массы личинок также

были максимальными в группе с началом кормления в первые сутки: длина карапакса - 1,98 мм, сухая масса - 0,182 мг. В остальных группах наблюдалась тенденция уменьшения размеров и сухой массы по мере задержки начала кормления – 1,92 мм; 0,167 мг и 1,89 мм; 0,165 мг соответственно.

Полученные нами результаты показали, что у личинок камчатского краба отсутствует желток, т.е. отсутствует лецитотрофное питание, а имеющиеся резервные запасы не позволяют личинкам перейти на следующую стадию.

Подбор оптимального корма для камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза. Как показали полученные результаты по изучению избирательности потребления кормов, личинки камчатского краба потребляли все предложенные им корма, независимо от их пищевой ценности: активированный уголь (рис. 2А), науплии артемии (рис. 2Б) и смесь науплиев артемии и комбикорма Micron (рис. 2В). Это позволяет сделать вывод о том, что у личинок камчатского краба выбор кормовых объектов неселективен и не зависит от кормовой ценности захваченных частиц. Личинки потребляют частицы корма, находящиеся в зоне захвата. Такая неразборчивость в выборе пищевых объектов характерна для личинок многих видов декапод (Phillips, 2006; Pinn et al., 1998; Marin-Magan, Canavate, 1995), например, для личинок гигантской пресноводной креветки (New, Valenti, 2000).

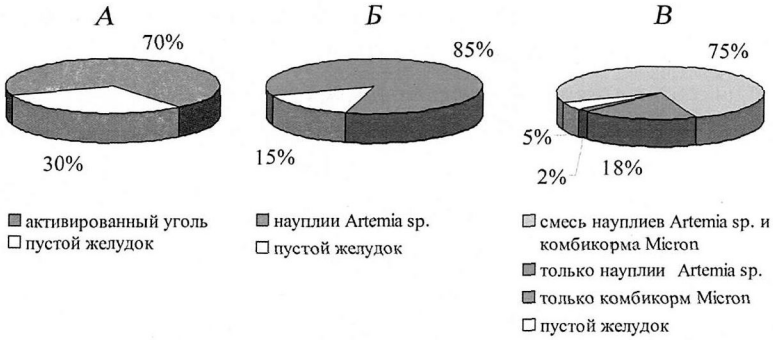

Рис. 2. Избирательность захвата и потребления у личинок камчатского краба

Проведенные экспериментальные работы по тестированию различных кормов для личинок камчатского краба показали, что из всех рассмотренных

вариантов наиболее соответствующим потребностям личинок кормом являются науплии артемии (табл. 3). Науплии представляют собой живой корм, находящийся преимущественно в толще воды, что увеличивает вероятность их захвата и потребления личинками. В целом комбикорма обладают отрицательной плавучестью и через некоторое время оседают на дно, независимо от размера частиц. Их использование приводит к ухудшению гидрохимических показателей в емкостях, что ухудшает состояние особей и, как следствие, увеличивает их смертность.

Таблица 3

Выживаемость личинок и молоди камчатского краба в экспериментах

		Вариант кормления	Выживаемость, %
Эксперименты с личинками	1	комбикорм Start100 (Dana Feed)	13
		комбикорм Start300 (Dana Feed)	9
		комбикорм Start300 (Dana Feed) и науплии *Artemia* sp.	40
		науплии *Artemia* sp.	**61**
	2	чередование комбикорма (Китай) и науплиев *Artemia* sp.	20
		чередование водоросли *Skeletonema costatum* и науплиев *Artemia* sp.	20
		науплии *Artemia* sp.	**50**
	3	комбикорм Micron (Sera)	9
		комбикорм Troco (Sera)	11
		науплии *Artemia* sp.	**54**
	4	**науплииArtemia sp.**	**65**
		науплии *Artemia* sp. и водоросль *Thalassiosira nordenskioeldii*	57
		чередование науплиев *Artemia* sp. и водоросли *T. nordenskioeldii*	38
Эксперименты с молодью	5	комбикорм Ecostart (Biomar).	3
		комбикорм Tetra Wafer Mix	**13**
		личинки *Chironomus* sp. и мясо кальмара	**13**
	6	комбикорм Tetra Wafer Mix (Tetra)	11
		комбикорм на основе трески	2
		личинки *Chironomus* sp. и мясо кальмара	**29**

В экспериментах с молодью камчатского краба наиболее оптимальным вариантом кормления оказалась смесь кормов на основе беспозвоночных. В этих вариантах кормления выживаемость была максимальной – 13% и 29% (табл. 3). В группах, в которых использовали комбикорма, выживаемость была ниже (2-13%, см. табл.3). Кроме того, в них доля погибших по причине каннибализма и неудачной линьки особей была выше.

Пищевая активность камчатского краба и гигантской пресноводной креветки на ранних стадиях развития. На протяжении личиночного периода у ***камчатского краба*** наблюдается постепенное увеличение среднесуточного рациона, минимальное его значение отмечено на стадии зоэа I (17 наупл.). Небольшая пищевая активность на этой стадии может объясняться не только размером личинок, но и происходящей адаптацией к среде обитания. По сравнению со следующими стадиями зоэа I имеет меньшие размеры и несколько отличается морфологически: у нее отсутствуют развитые экзоподиты третьей пары максиллипед, которые участвуют в движении.

Небольшая пищевая активность на стадии зоэа I является причиной невысокого увеличения длины карапакса между стадиями зоэа I (1,44 мм) и зоэа II (1,58 мм). Увеличение размеров особей, а также развитие щетиночного вооружения максиллипед способствовало увеличению среднесуточного рациона личинок на стадии зоэа II, что в свою очередь отразилось на изменении размеров личинок следующей стадии. Длина карапакса личинок стадии зоэа III заметно больше, чем на предыдущей стадии (1,78 мм). Основные морфологические изменения на стадии зоэа III не затрагивают строение пищедобывательного аппарата. Возможно, именно этим объясняется незначительное увеличение среднесуточного рациона личинок на этой стадии и, следовательно, небольшой прирост по длине карапакса между стадиями зоэа III и IV (11,85%). На стадии зоэа IV происходит увеличение среднего рациона личинок (до 35 наупл.). По-видимому, это связано с накоплением энергетических запасов перед непитающейся стадией глаукотоэ.

Динамика суточных рационов молоди также имеет тенденцию к увеличению по мере роста особи. Суточный рацион молоди на первых трех стадиях составил 41, 62 и 81 науплиев соответственно.

По данным Хмелевой (Хмелева, 1977) энергетическая ценность одного науплиуса артемии составляет 0,0214 кал. Следовательно, энергетическая ценность суточных рационов камчатского краба на ранних стадиях развития составляет: зоэа I - 0,36, зоэа II - 0,56, зоэа III - 0,58, зоэа IV - 0,75 кал, и для первых трех стадий молоди – 0,88, 1,33 и 1,73 кал соответственно.

Суточная пищевая активность личинок ***гигантской пресноводной креветки*** в литературе наиболее полно рассмотрена в работах Н.П. Ковачевой (Ковачева и др, 1999, Ковачева, 2001) и М. Баррос и В. Валенти (Barros, Valenti, 2003). Поскольку в этих работах величины суточных рационов личинок креветки тщательно изучены, в данной работе их не определяли. По данным выше указанных авторов величины суточных рационов напрямую зависят от стадии личиночного периода. По мере роста и развития количество потребленной пищи увеличивается, поскольку увеличиваются потребности энергии, расходуемой на поддержание организма, развитие внутренних органов, а также на подготовку к переходу на следующую стадию.

Продолжительность переваривания корма. У основной массы личинок ***камчатского краба*** захват корма происходил в течение 60 минут после его внесения. К этому моменту у более 90% личинок желудок был заполнен кормом, жидкая фракция которого начинала поступать в гепатопанкреас. Достоверных различий между продолжительностью прохождения корма через желудочно-кишечный тракт и стадией личиночного развития не выявлено. Как у зоэа I, так и у зоэа IV первые экскременты появляются в среднем спустя 105–110 минут после захвата корма. Это может объясняться тем, что на протяжении личиночного периода пищеварительный тракт личинок развивается пропорционально размеру особи и не претерпевает значительных изменений.

Кроме того, не обнаружено достоверных различий между временем появления первых экскрементов и составом корма. У зоэа III при питании как комбикормом растительного происхождения Micron, так и науплиями артемии первые экскременты появляются спустя два часа после захвата пищи. Также в ходе эксперимента было отмечено, что время полного освобождения желудочно-кишечного тракта напрямую зависит от количества потребленной пищи. В случаях полного заполнения желудка кормом, независимо от его

состава, максимальное время освобождения желудочно-кишечного тракта составляет 5-6 часов.

В эксперименте на молоди камчатского краба появление первых экскрементов зафиксировано через два с половиной часа после начала эксперимента, а полностью процесс переваривания пищи занял более суток.

Время появления первых экскрементов у личинок и молоди ***гигантской пресноводной креветки*** практически одинаковое и составляет 22 и 25 мин соответственно. Полное освобождение кишечника от корма занимает значительно больше времени: в среднем 118 мин. у личинок и 132 мин. у молоди (рис. 3).

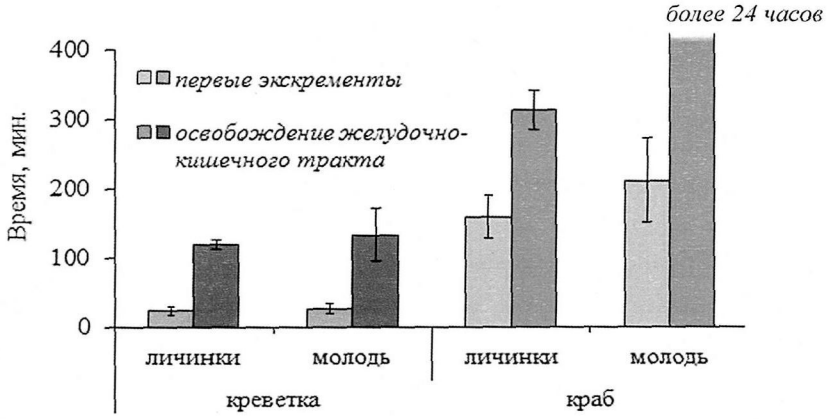

Рис. 3. Время появления первых экскрементов и полного освобождения кишечника у личинок и молоди гигантской пресноводной креветки и камчатского краба

Полученные в результате экспериментов данные показали, что продолжительность переваривания пищи зависит от нескольких факторов, таких как вид особи, температура среды обитания, стадия онтогенеза, а также количество потребленного корма.

Динамика пищевой активности в межлиночный период.

При исследовании суточного рациона личинок ***гигантской пресноводной креветки*** отмечено его незначительное снижение в день линьки (рис. 4). Однако достоверных различий между уровнем пищевой активности в разные

дни межлиночного периода не выявлено. Это объясняется высоким уровнем метаболизма креветок и быстрым прохождением линочных процессов. В момент линьки потребление пищи не происходит, однако, по-видимому, этот период настолько короток, что различия в количестве потребленной пищи в день линьки и другие дни практически незаметны.

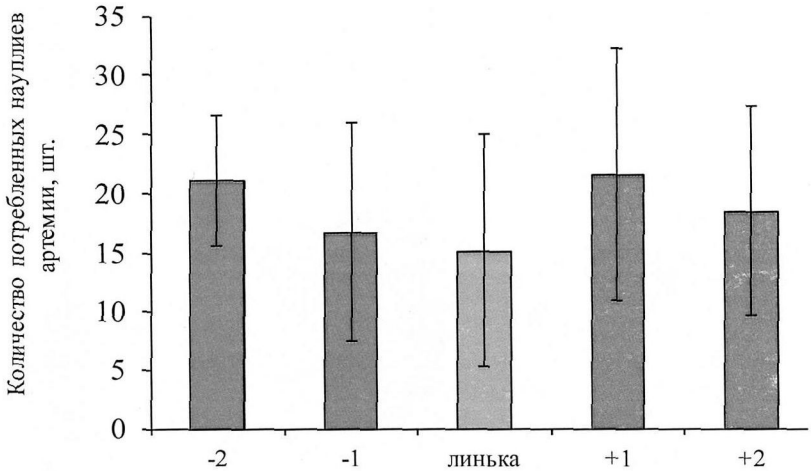

Рис. 4. Динамика пищевой активности личинок гигантской пресноводной креветки до, во время и после линьки. Условные обозначения: -2 – два дня до линьки, -1 – один день до линьки, +1 - один день после линьки, +2 – два дня после линьки.

Небольшая продолжительность межлиночного периода у личинок гигантской пресноводной креветки (2-3 сут.) не позволяет детально рассмотреть особенности динамики суточного рациона. По этой причине основные исследования этого вопроса проведены на личинках и молоди камчатского краба.

В ходе эксперимента потребление корма зоэа III ***камчатского краба*** оставалось постоянным вплоть до самой линьки. В период линьки на стадию зоэа IV потребление корма ниже, чем в последние сутки стадии зоэа III и первые сутки зоэа IV; за сутки, когда была отмечена линька, снижение рациона в среднем составило 20–30% (рис. 5).

Максимальные значения рационов у зоэа IV отмечены в первой половине и в середине стадии. Потребление корма оставалось стабильно высоким,

постепенно снижаясь перед линькой на стадию глаукотоэ. В день линьки на стадию глаукотоэ потребление корма было минимальным (рис. 5).

В целом потребление корма у зоэа IV было выше, чем у зоэа III. За период исследований на стадии зоэа III среднее потребление корма одной личинкой составило 27 науплиев в сутки. На протяжении стадии зоэа IV (без учета дней линьки) каждая личинка краба потребляла около 30 науплиев в сутки.

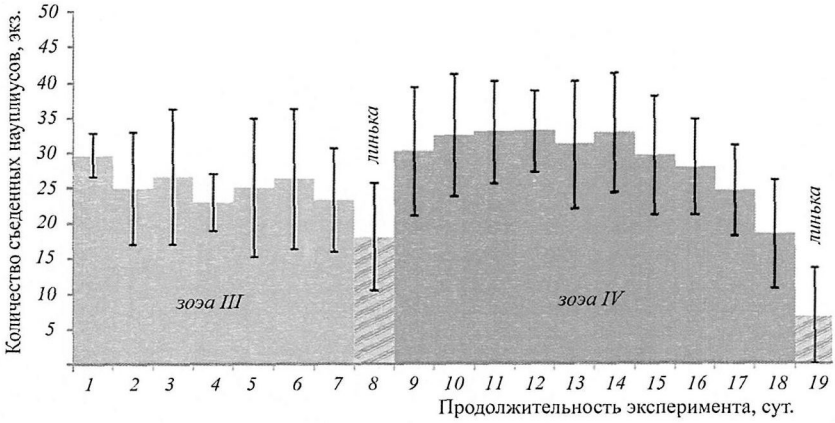

Рисунок 5. - Динамика суточного потребления пищи камчатским крабом на личиночных стадиях зоэа III и зоэа IV.

Средняя продолжительность второй стадии молоди камчатского краба в эксперименте составила 17,5 сут. (минимум 13 сут., максимум 21сут.). За это время каждый краб съедал в среднем 998±228 науплиев (21,36±4,88 кал) при среднесуточном потреблении 57 науплиев. Наиболее активное потребление корма у молоди второй стадии наблюдали в середине периода между линьками (рис. 6). Перед линькой на третью стадию происходило плавное снижение величины рациона. В день линьки у отдельных особей наблюдали полное прекращение питания. В начале третьей стадии каждая особь в сутки потребляла в среднем 77 науплиев (без учета дня линьки).

Среднесуточное потребление корма в день линьки было минимальным (17 наупл.). При этом за сутки, когда была зафиксирована линька, и за сутки, предшествующие линьке, количество съеденных науплиев отличалось недостоверно (p=0,098). Уже на следующие после линьки сутки отмечали

увеличение потребления корма, а рацион за вторые и третьи сутки после линьки соответствовал средним значениям рациона стадии (80 наупл.).

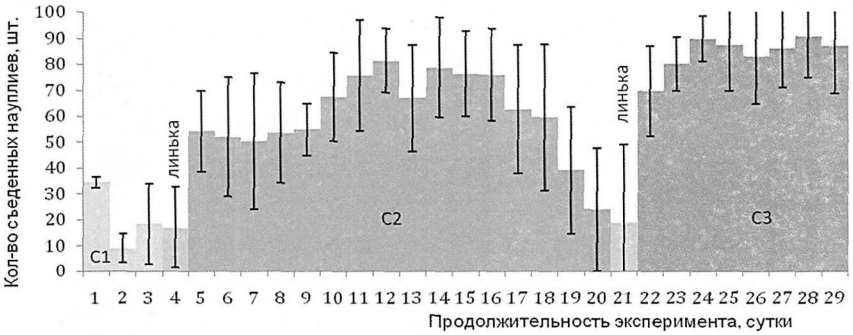

Рис. 6. Динамика суточного потребления пищи молодью камчатского краба (С1 – первая стадия; С2 – вторая стадия; С3 – третья стадия).

Проведенные исследования по изучению линочных процессов показали, что на разных частях тела личинки процессы формирования новых покровов происходят не одновременно. Процессы аполизиса, формирования новых структур и новой кутикулы становятся заметны раньше на мандибулах и максиллулах, чем на других исследованных нами придатках тела личинок. Например, если процессы формирования новых покровов мандибул могут быть отнесены к D_1-D_2(предлиночный период по Драч, 1939) периодам линочного цикла, то на тельсоне они в этот момент могут соответствовать D_0.

Для идентификации этапов линочного цикла на стадии зоэа чаще всего используют тельсон. Однако для рассмотрения динамики прохождения этапов линочного цикла нами выбраны максиллулы, так как функционирование ротовых придатков при питании более важно. Следует заметить, что на стадии зоэа IV (рис. 7Г-З) происходит формирование морфологических структур, характерных для глаукотоэ. Глаукотоэ не питается, морфология ее ротовых

придатков упрощена, в частности максиллулы лишены мощных щетинок, которые присутствуют у зоэа III и IV (рис. 7E).

Результаты исследования максиллул показали, что самый длительный этап цикла линьки зоэа – предлиночный (D). Как на стадии зоэа III, так и на стадии зоэа IV на его долю приходилось 50–60% (5–6 сут.) от общей продолжительности стадии. Для этого периода характерны аполизис старой кутикулы и формирование новых покровов и морфологических структур (рис. 7A-B, E-3). Вторым по продолжительности был межлиночный период (C). Этапы A, B и E в цикле линьки занимают короткие временные промежутки от нескольких минут (линька) до нескольких часов (поздний послелиночный период).

Стоит отметить, что происходящие во время предлиночного периода (D) процессы аполиза старой кутикулы и формирования новой, не снижают пищевой активности особей, более того, в этот период величины суточного рациона являются максимальными (см. рис. 5,6).

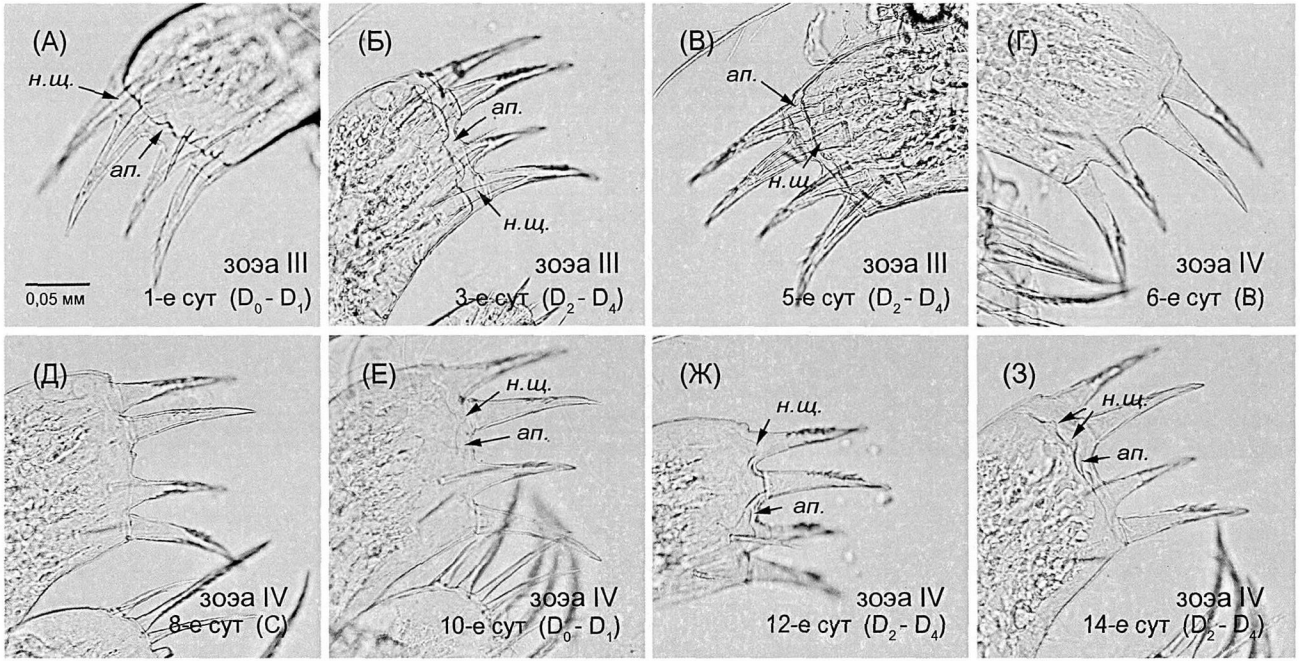

Рисунок 7. Максиллулы стадий зоэа III и IV камчатского краба. На рисунке указаны сутки с момента начала наблюдений (последняя иллюстрация соответствует моменту начала массовой линьки личинок на стадию глаукотоэ). В скобках указаны этапы линочного цикла. Условные обозначения: *ап.* - аполизис; *с.к.* – старая кутикула; *с.щ.* – старые щетинки; *в.э.* - впячивание эпидермиса; *н.щ.* – формирование новых щетинок; *н.к.* - формирование новой кутикулы.

Анализ общих закономерностей динамики питания десятиногих ракообразных

Анализируя полученные нами и другими авторами данные о питании десятиногих ракообразных в раннем онтогенезе можно выделить несколько характерных особенностей. Лецитотрофное питание, как начальный этап пищевой активности ракообразных, является стратегией адаптации к сложным в кормовом отношении условиям среды, позволяя использовать запасы желтка при отсутствии или дефиците иных энергетических источников. При наличии достаточной кормовой базы лецитотрофное питание отсутствует.

Исследования факторов, влияющих на скорость переваривания пищи, показали, что наибольшую роль играет температура среды обитания. Как фактор, определяющий скорость всех биологических процессов, температура среды напрямую влияет на процесс переваривания корма. Чем выше температура среды, тем выше скорость биологических процессов в целом и переваривания корма в частности. Кроме того, изменения в строении пищеварительной системы в онтогенезе также влияют на скорость переваривания. Так, например, у личинок крабов процессы пищеварения идут на порядок быстрее, чем у ювенильных стадий.

В динамике потребления корма у личинок, молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных можно выделить несколько общих закономерностей. Максимальные значения потребления корма наблюдаются в середине и первой половине линочного цикла; в конце линочного цикла происходит плавное снижение потребления корма. В период линьки, а также непосредственно до и после нее происходит прекращение питания; после линьки и затвердения покровов у особи происходит резкое увеличение рациона. Таким образом, динамика потребления корма у камчатского краба и у других видов десятиногих ракообразных связанна с линькой, и включает в себя элементы как поступательные – плавное изменение рациона в период между линьками, - так и ступенчатые – прекращение питания во время линьки, резкое восстановление пищевой активности после линьки. По мере роста особи, происходит увеличение суточного рациона и продолжительности периодов между

линьками, а последовательность поступательных и ступенчатых этапов в динамике потребления корма сохраняется. Эти закономерности сохраняются на тех этапах жизненного цикла особи, когда в ее развитии не происходит серьезных изменений в морфологии или поведении.

Выводы

1. У личинок гигантской пресноводной креветки на стадии зоэа I присутствует лецитотрофное питание. На стадии зоэа II лецитотрофное питание является факультативным и совмещается с питанием планктоном. У личинок камчатского краба лецитотрофное питание отсутствует.

2. Оптимальным кормом для личинок камчатского краба при содержании в искусственных условиях являются науплии артемии. Потребление пищевых объектов у личинок камчатского краба происходит неизбирательно. Оптимальным вариантом корма для молоди камчатского краба являются корма на основе беспозвоночных.

3. Энергетическая ценность суточного рациона камчатского краба составляет: для первых четырех стадий зоэа - 0,36, 0,56, 0,58, 0,75 кал на особь соответственно; на первых трех стадиях молоди – 0,88, 1,33, 1,73 кал соответственно.

4. У личинок и молоди камчатского краба продолжительность переваривания пищи в 6 раз больше, чем у личинок и молоди гигантской пресноводной креветки. На протяжении личиночного периода продолжительность переваривания корма остается постоянной и значительно увеличивается в ювенильный период.

5. Потребление корма у личинок отличается большей равномерностью, чем у бентосных стадий, что обусловлено скоротечностью линочных процессов.

6. Потребление корма у молоди камчатского краба максимально в середине и первой половине линочного цикла; в конце линочного цикла оно плавно снижается. В момент линьки питание прекращается, после линьки и затвердения покровов происходит резкое увеличение рациона.

Практические рекомендации по режиму кормления

1. Кормление личинок камчатского краба необходимо начинать в первые сутки после выхода из икры. Для личинок креветки первую партию корма следует вносить до появления зоэа II. К концу стадии зоэа II количество вносимого корма должно быть увеличено для компенсации лецитотрофного питания.

2. Для личинок камчатского краба количество вносимого корма может быть снижено на 10% во время массовой линьки особей на следующую стадию.

3. Внесение корма для камчатского краба на ранних стадиях необходимо осуществлять: для личинок 2-3 раза в сутки, для молоди – один раз в сутки. При кормлении личинок гигантской пресноводной креветки необходимо использовать более частые кормления, позволяющие постоянно поддерживать в выростных емкостях оптимальную концентрацию пищевых объектов.

4. На стадии зоэа IV камчатского краба рекомендуется постепенно снижать количество вносимого корма за 1-2 дня до перехода на стадию глаукотоэ. Кормление особей необходимо продолжать до полного окончания линьки.

5. Для более экономичного использования кормов, а также снижения уровня каннибализма необходимо максимально синхронизировать развитие особей в емкостях путем заполнения их одновозрастными личинками, а также отсадки в отдельные бассейны появляющихся глаукотоэ.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Борисов Р.Р., Эпельбаум А.Б., **Кряхова Н.В.**, Тертицкая А.Г., Ковачева Н.П., Каннибализм у камчатского краба при выращивании в искусственных условиях // Биология моря, 2007. Т.33. - № 4. - С.267-271.

2. Ковачева Н.П., Лебедев Р.О., Паршин-Чудин А.В., Загорский И.А., Борисов Р.Р., **Кряхова Н.В.**, Успешный опыт искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на побережье Баренцева моря // Рыбное хозяйство, 2010. - №4. - С.70-73.

3. Борисов Р.Р., **Кряхова Н.В.**, Влияние лецитотрофного питания на рост и развитие личинок гигантской пресноводной креветки // Онтогенез, 2011. Т.42. - № 3. – С.178–182

4. Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., **Кряхова Н.В.**, Лебедев Р.О., Паршин-Чудин А.В., Назарцева М.Ю., Морозова Е.Ф., Крючкова А.Б., Масленников С.И., Достижения искусственного воспроизводства камчатского краба на Дальневосточном и Северном рыбохозяйственных бассейнах. // Рыбное хозяйство, 2012. - №3. – С.63-66.

5. Борисов Р.Р., **Кряхова Н.В.**, Динамика потребления пищи и ее связь с линочными процессами у личинок и молоди *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae) // Биология моря, 2014. (в печати).

Работы, опубликованные в других изданиях

6. Ковачева, Н.П., **Кряхова, Н.В.**, Тертицкая, А.Г., Чертопруд, Е.С., Питание личинок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в искусственных условиях // Сборник научных статей: Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. К 70-летию со дня рождения Бориса Георгиевича Иванова: Труды ВНИРО / ред. Соколов В.И. - М.: ВНИРО, 2007. - Т.147. - С.73-79.

7. **Кряхова Н.В.**, Борисов Р.Р., Чертопруд Е.С., Ковачева Н.П., Оценка избирательности питания и скорости переваривания корма у личинок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Труды ВНИРО, 2010. – М.: Изд-во ВНИРО. - Т.148. – С.126-130.

8. Ковачева Н.П., **Кряхова Н.В.**, Борисов Р.Р., Стратегия кормления ранних стадий развития камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) в искусственных условиях // Труды ВНИРО, 2014 (в печати).

Патент РФ

9. Пат.2440006 Российская Федерация, МПК A23K 1/10 и A23K 1/18. Корм для культивируемых ракообразных в личиночный период [Текст] / Ковачева Н.П., Загорская Д.С., Кряхова Н.В., заявитель и патентообладатель Федеральное унитарное государственное предприятие Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (RU); Заявка: 2010134998/13, 24.08.2010;опубл. 20.01.2012. Бюл. №2. - 6с.

Подписано в печать 08.11.2013
Объем 1,5 п.л.
Тираж 100 экз.
Заказ № 1214

ФГУП «ВНИРО»
107140, Москва, В. Красносельская, 17