

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский
научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
(ФГБНУ «ВНИРО»)

На правах рукописи



БОРИСОВ

Ростислав Русланович

**МОРФОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ
(CRUSTACEA: DECAPODA) В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ**

03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Научный консультант
доктор биологических наук
Ковачева Николина Петкова

Москва – 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Характеристика объектов исследования и аквакультуры десятиногих ракообразных	13
1.1 Краткая характеристика исследованных видов.....	16
1.2 Аквакультура десятиногих ракообразных.....	30
Глава 2. Материалы и методы исследований	39
2.1. Морфологические исследования.....	40
2.2. Экспериментальные работы.....	42
2.3. Статистическая обработка материалов.....	72
Глава 3. Этапы постэмбрионального онтогенеза изученных видов	73
3.1. Личиночные стадии десятиногих ракообразных.....	73
3.2. Постэмбриональный онтогенез Astacidea.....	79
3.3. Постэмбриональный онтогенез Anomura.....	87
3.4. Постэмбриональный онтогенез Brachyura.....	96
3.5. Постэмбриональный онтогенез Caridea.....	99
3.6. Постэмбриональный онтогенез Dendrobranchiata.....	107
3.7. Общие закономерности постэмбрионального онтогенеза десятиногих ракообразных.....	109
Глава 4. Постэмбриональные морфофункциональные изменения конечностей и придатков тела десятиногих ракообразных	117
4.1. Морфофункциональные комплексы ротовых конечностей и переопод десятиногих ракообразных.....	120
4.2. Изменения щетиночного вооружения в постларвальном онтогенезе на примере комплекса ротовых конечностей.....	147
4.3. Роль конечностей в функционировании дыхательного аппарата.....	157
4.4 Изменение дыхательного аппарата в онтогенезе.....	166
4.5. Общие закономерности изменения морфологии и функций конечностей и придатков тела десятиногих ракообразных в постэмбриональном онтогенезе.....	172
Глава 5. Окраска десятиногих ракообразных и ее изменение в процессе постэмбрионального онтогенеза	179
5.1. Окраска молоди и взрослых особей.....	182
5.2. Окраска и ее изменение на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза.....	194
5.3. Общие закономерности изменения окраски в постэмбриональном онтогенезе десятиногих ракообразных.....	210
Глава 6. Роль личиных процессов в онтогенезе десятиногих ракообразных	215
6.1. Особенности покровов и линьки у десятиногих ракообразных.....	215
6.2. Рост и личиные циклы на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза <i>Paralithodes camtschaticus</i>	218
6.3. Динамика потребления пищи и её связь с личиными процессами на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза <i>Paralithodes camtschaticus</i>	227
6.4. Линька как фактор, определяющий динамику онтогенеза десятиногих ракообразных	231

Глава 7. Таксисы и их влияние на распределение в пространстве десятиногих ракообразных на различных стадиях онтогенеза.....	234
7.1. Фото- и геотаксис на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза.....	235
7.2. Роль субстратов и укрытий на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза.....	247
7.3 Влияние таксисов на распределение десятиногих ракообразных в пространстве на различных стадиях онтогенеза.....	250
Глава 8. Агрессивное поведение и каннибализм десятиногих ракообразных в искусственных условиях.....	257
8.1. Размерный состав и плотность посадки как факторы, определяющие интенсивность агрессии и каннибализма.....	261
8.2. Факторы, влияющие на интенсивность агрессии и каннибализма при содержании десятиногих ракообразных в искусственных условиях.....	270
8.3. Каннибализм у <i>Paralithodes camtschaticus</i> на разных этапах постэмбрионального онтогенеза при содержании и культивировании в искусственных условиях.....	278
8.4. Причины возникновения каннибализма при содержании и культивировании десятиногих ракообразных в искусственных условиях и возможные пути его снижения.....	284
Заключение.....	291
Выводы.....	293
Практические рекомендации.....	295
Перспективы дальнейшей разработки темы.....	295
Список литературы.....	296
Список сокращений.....	365
Приложения.....	365

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

Десятиногие ракообразные – обширная и очень важная для водных экосистем группа ракообразных. Они не только широко распространены в морях, но и во многих пресноводных сообществах занимают главенствующее положение [Hill, Lodge, 1995; De Grave et al., 2008; Boudreau, Worm, 2012; Reynolds et al., 2013]. Десятиногие ракообразные являются одними из самых крупных беспозвоночных и самыми крупными из нынеживущих членистоногих [Буруковский, 2010]. В онтогенезе представители некоторых видов проходят путь от личинок размером 1-2 мм до взрослых особей, размах конечностей которых может достигать нескольких метров.

Благодаря крупным размерам и превосходным пищевым качествам десятиногие ракообразные давно интересуют человека как в качестве объектов промысла, так и аквакультуры. Совокупный мировой вылов их из естественных водоёмов на сегодняшний день составляет более 6 млн т [Fishery and Aquaculture ..., 2018]. Однако ресурсы естественных популяций являются ограниченными. Кроме того, антропогенный прессинг, неконтролируемый браконьерский лов, распространение видов-вселенцев и сопутствующих им заболеваний стали причиной катастрофического состояния ряда популяций ценных видов десятиногих ракообразных. Примерами могут служить: популяция камчатского краба на севере США, так и не восстановившаяся после перелова [Otto, 2014]; популяция камчатского краба на Западной Камчатке, для восстановления которой потребовалось введение семилетнего запрета на вылов [Иванов, 2016]; плачевное состояние нативных видов раков в водоёмах Европы [Souty-Grosset et al. (eds), 2006]. В этой связи все большую актуальность приобретает аквакультура десятиногих ракообразных. В 2011–2012 гг. производство продукции методами аквакультуры превысило вылов из естественных водоёмов [Fishery and Aquaculture ..., 2018]. Объёмы производства аквакультуры продолжают расти, тогда как вылов, по-видимому, уже достиг предельных значений. Первоначально аквакультура ракообразных развивалась в регионах с тропическим и субтропическим климатом. Однако в последнее время её география расширяется, а число культивируемых видов увеличивается [Wickins, Lee, 2002; Ковачева, 2008]. Во многом это связано с развитием установок с замкнутым циклом водоиспользования (УЗВ) [Жигин, 2011]. При этом условия содержания и разведения ракообразных в УЗВ отличаются от таковых в естественных ареалах, что оказывает существенное влияние на технологический процесс.

Понятие аквакультуры включает в себя не только получение товарной продукции. Отдельным ее направлением, приобретающим все большую актуальность, является восстановление естественных популяций с использованием методов искусственного воспроизводства и получения молоди. Это направление аквакультуры продемонстрировало

свою высокую эффективность для многих ценных видов рыб [Смирнов и др., 2006; Макоедов, Кожемяко, 2007; Бурлаченко, Яхонтова, 2015; Blankenship, Leber, 1995; Leber et al., 2004; Bell Kitada et al., 2008; Kitada et al., 2009]. Сегодня в мире (в первую очередь за рубежом) аналогичные методы разрабатываются и реализуются для различных видов десятиногих ракообразных [Addison, Bannister, 1994; Bannister, Addison, 1998; van der Meeren, 2005; Bell et al. (eds), 2005; Hamasaki, Kitada, 2006, 2008; Wang, et al., 2006; Beal, Protopopescu, 2012; Stevens et al., 2014; Sotelano et al., 2016]. Несмотря на появление ряда методических подходов, до сих пор существует необходимость в развитии имеющихся и создании новых технологий выращивания жизнеспособной молоди. Развитие этих технологий является особенно важным для России, так как на данный момент подавляющее большинство получаемой продукции десятиногих ракообразных является результатом вылова их из естественных популяций.

В онтогенезе большинства десятиногих ракообразных можно выделить чёткие этапы, продолжительность и характер смены которых являются важной характеристикой вида. Они во многом определяют характер взаимоотношений вида с окружающей средой и с другими организмами экосистемы. Особенности этапов онтогенетического развития видов определяют специфику биотехник их культивирования в искусственных условиях, а также возможные подходы к управлению естественными популяциями с использованием методов аквакультуры.

Актуальность темы исследований определяется тем, что развитие методов культивирования видов в искусственных условиях имеет не только практическое значение, оно позволило вывести на новый уровень исследования биологи многих видов. В первую очередь это касается новых возможностей изучения различных аспектов биологии ракообразных на ранних стадиях онтогенеза, поскольку только изучение закономерностей существования на всех стадиях развития может привести к пониманию биологии вида в целом, определения занимаемого им места в экосистемах. Исследование влияния факторов среды на десятиногих ракообразных в процессе онтогенеза особенно актуально в настоящий период существенных климатических изменений, эвтрофирования водоёмов и других форм антропогенного воздействия [Long et al., 2013; Phillips et al., 2017].

Степень разработанности темы

Многие виды десятиногих ракообразных являются классическими объектами различных направлений биологических исследований. Накоплен большой материал по анатомии, морфологии, физиологии и поведению десятиногих ракообразных [Huxley, 1880; Lockwood, 1968; Фомичев, 1986; Holdich, Reeve, 1988; McMahon, 2002; Vogt, 2002; Duffy, Thiel (eds), 2007; Watling, Thiel (eds), 2013; Derby, Thiel (eds), 2014; Chang, Thiel (eds), 2015]. Однако подавляющее большинство работ касается исключительно взрослых особей, а исследованию ранних стадий онтогенеза уделяется значительно меньше внимания [Anger, 2001]. Ещё реже

рассматриваются изменения поведения и морфологии, происходящие в течение всего жизненного цикла.

На сегодняшний день технологии культивирования разработаны для широкого спектра видов десятиногих ракообразных: морских и пресноводных видов креветок, крабов, речных раков [Holdich, Lowery (eds), 1988; Супрунович, Макаров, 1990; New, Valenti, 2000; Holdich (ed.), 2002; New, 2002; Wickins, Lee, 2002; Черкашина, 2007; Александрова, 2005; Ковачева, 2008; New et al., 2010; Shelley, Lovatelli, 2011]. В искусственных условиях культивируется более 45 видов десятиногих ракообразных [Fishery and Aquaculture ..., 2018]. Однако при использовании этих технологий наиболее сложным остается период раннего онтогенеза, включающий личинок и молодь [New, Valenti (eds), 2000; Wickins, Lee, 2002; New et al. (eds), 2010]. В этот период идёт интенсивный рост и развитие организма, происходят кардинальные перестройки морфологии и поведения. Это является причиной большей уязвимости и меньшей жизнеспособности личинок и молоди в сравнении со взрослыми особями как в естественных, так и в искусственных условиях. Развитие аквакультуры десятиногих ракообразных тормозится из-за сложности онтогенеза многих видов [Wickins, Lee, 2002; Phillips, 2006]. Исследование всех этапов онтогенеза вида является основой для создания новых и успешных модификаций существующих биотехник культивирования десятиногих ракообразных, и, несмотря на имеющиеся достижения и накопленный обширный материал, можно сказать, что мы только в начале пути. В первую очередь ощущается нехватка аналитических исследований и обобщений, которые могли бы стать основой для выработки теоретических и практических направлений повышения эффективности аквакультуры десятиногих ракообразных. К примеру, одним из основных препятствий на пути к интенсификации производства является каннибализм [Karplus et al., 1989; O'Neill et al., 1993; New, Valenti (eds), 2000; Holdich (ed.), 2002; Jeffs, 2010; Shelley, Lovatelli, 2011; Franke et al., 2013]. Большинство вопросов, поднятых учёными в этом направлении ранее [Romano, Zeng, 2016], остаются открытыми до настоящего момента и требуют дальнейших исследований. В связи с этим возникла необходимость в комплексном и научно обоснованном подходе к решению проблемы каннибализма в искусственных популяциях.

Проведение обширных и глубоких исследований трансформации морфологии и поведения видов в онтогенезе позволит создать новые и модернизировать существующие биотехники культивирования, повысит эффективность работ по восстановлению естественных популяций десятиногих ракообразных, расширит наши знания о биологии видов, функционировании природных экосистем и месте, занимаемом в них десятиногими ракообразными.

Цель и задачи исследования

Цель работы – выявить основные закономерности, характеризующие постэмбриональный онтогенез морфофункциональной организации и поведения десятиногих ракообразных, определить их значение для разработки и совершенствования технологий аквакультуры.

Для достижения цели были поставлены и решены следующие **задачи**.

1. Выполнить анализ раннего постэмбрионального онтогенеза десятиногих ракообразных и выявить морфологические маркёры его этапов.
2. Исследовать морфофункциональные изменения конечностей и придатков тела десятиногих ракообразных в постэмбриональном онтогенезе.
3. Выявить характер взаимосвязи пищевого поведения и личиных процессов на ранних этапах постэмбрионального онтогенеза десятиногих ракообразных.
4. Установить изменения, происходящие в окраске десятиногих ракообразных в онтогенезе, и выявить факторы, оказывающие на неё влияние.
5. Определить влияние таксисов на распределение десятиногих ракообразных в пространстве на разных этапах постэмбрионального онтогенеза в аквакультуре.
6. Установить факторы, приводящие к возникновению агрессивного поведения и каннибализма в аквакультуре десятиногих ракообразных.
7. Охарактеризовать особенности динамики изменений морфологии и поведения десятиногих ракообразных в постэмбриональном онтогенезе и их значение для аквакультуры.

Научная новизна исследований

Впервые в сравнительном аспекте исследованы основные особенности постэмбрионального онтогенеза большой группы (14 видов) десятиногих ракообразных, имеющих важное хозяйственное значение. Рассмотрена совокупность морфологических и поведенческих изменений, выявлены основные сходства и различия.

Впервые прослежены качественные и количественные изменения щетиночного вооружения ротовых конечностей представителей четырёх крупных систематических групп десятиногих ракообразных в период постличиночного развития. Подробно описана морфология презоэа крабоидов *Paralithodes camtschaticus* и *Paralithodes platypus*. Высказано предположение, что упрощённое морфологическое строение и развитие за счёт запасов желтка у особей на ранних постэмбриональных стадиях расширяет возможности для развития щетиночного вооружения и позволяет сформировать более крупную жизнеспособную особь.

Впервые выполнено подробное описание морфологических структур, участвующих в формировании окраски крабоидов *Paralithodes camtschaticus* и *Paralithodes platypus* и креветки *Macrobrachium rosenbergii* на ранних стадиях развития. Установлен характер реакции различных типов хроматофоров на изменение освещённости. Показано, что освещённость играет основную роль в регулировании интенсивности окраски особей личиночных стадий. Детально продемонстрировано, что ступенчатые изменения в онтогенезе десятиногих ракообразных по своей важности для аквакультуры превалируют над постепенными.

Впервые выполнено исследование фототаксиса на всех стадиях раннего онтогенеза *Paralithodes camtschaticus* и у личинок *Paralithodes platypus*. Подробно описан комплекс предпосылок и факторов, влияющих на интенсивность агрессивного поведения и каннибализма у десятиногих ракообразных в искусственных условиях.

Практическая значимость работы

Результаты работы могут служить основой для создания новых, совершенствования и интенсификации существующих технологий культивирования десятиногих ракообразных. На основе полученных данных предложены пути оптимизации технологий воспроизводства и выращивания камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*; австралийского красноклешневого рака *Cherax quadricarinatus*; гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii*; длиннопалого рака *Pontastacus leptodactylus*; белоногой креветки *Penaeus vannamei* и методические подходы к созданию технологий получения молоди синего краба *Paralithodes platypus*, травяного чилима *Pandalus latirostris*, японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica*. Разработанные способы воспроизводства и культивирования ракообразных, а также устройства для их выращивания защищены шестью патентами Российской Федерации.

Полученные новые данные по строению, функционированию и развитию конечностей и дыхательного аппарата десятиногих ракообразных на разных стадиях онтогенеза могут быть использованы как в учебном, так и в производственном процессе. Результаты работ вошли в серию монографий по биологии ракообразных, предназначенных для студентов и преподавателей биологических специальностей, сотрудников рыбохозяйственных учреждений, специалистов и предпринимателей, работающих в области аквакультуры.

Выполнены работы по получению молоди *Paralithodes camtschaticus* и *Paralithodes platypus* на побережье Баренцева и Японского морей, в результате которых в естественную среду выпущено более 1 млн экз. молоди.

Методология исследований

Объектом исследований послужило 14 видов десятиногих ракообразных из четырёх инфраотрядов подотряда Pleocyemata (*Astacidea*, *Brachyura*, *Caridea*, *Anomura*) и подотряда *Dendrobranchiata*, имеющих важное значение для аквакультуры или промысла: широкопалый рак *Astacus astacus* Linnaeus, 1758; длиннопалый рак *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823); американский красный болотный рак *Procambarus clarkii* (Girard, 1852); австралийский красноклешневый рак *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868); американский омар *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837; японский мохнаторукий краб *Eriocheir japonica* (De Haan, 1835); волосатый четырехугольный краб *Erimacrus isenbeckii* (J.F. Brandt, 1848); краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788); гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879); 1837; травяной чилим *Pandalus latirostris* Rathbun, 1902; камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815); синий краб *Paralithodes platypus* (Brandt, 1850); колючий краб *Paralithodes brevipes* (H. Milne Edwards & Lucas, 1841); белоногая креветка *Penaeus vannamei* Boone, 1931. Предметом изучения: были функциональная морфология, поведение и их изменения в процессе постэмбрионального онтогенеза. В ходе исследований использованы общепринятые методы изучения внешней морфологии – при помощи световой микроскопии, функционирования конечностей – с применением видеосъёмки. Воздействие на поведение факторов внешней среды, внутрigrupповые взаимодействия, питание изучены в ходе экспериментов, проведённых в контролируемых условиях.

Положения, выносимые на защиту:

У десятиногих ракообразных циклическая последовательность постепенных и ступенчатых изменений в морфологии и поведении особи сохраняется на протяжении всего постэмбрионального онтогенеза. При этом маркёрами метаморфических изменений в раннем постэмбриональном онтогенезе служат морфологические изменения, сопровождаемые трансформациями в функционировании групп конечностей.

Ступенчатость онтогенеза десятиногих ракообразных, вызванная личными процессами, является определяющим фактором для формирования последовательных этапов технологий их культивирования. От частоты линек и контактов между особями зависит интенсивность каннибализма в аквакультуре. Использование освещённости и структурирующих объем ёмкостей субстратов представляет собой эффективное средство управления распределением десятиногих ракообразных в аквакультуре, способствующее уменьшению трудоёмкости технологических операций и позволяющее снизить каннибализм.

Апробация работы

Основные положения диссертации были представлены на VI, VII и VIII Всероссийских конференциях по промысловым беспозвоночным (Калининград, 2002; Мурманск, 2006; Калининград, 2015); на международном симпозиуме «Холодноводная аквакультура: старт в 21 век» (Москва, 2003); на научно-практической конференции «Зоокультура и биологические ресурсы» (Москва, 2005); на V научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2004), международной научно-практической конференции, посвящённой 60-летию Московской рыбоводно-мелиоративной опытной станции и 25-летию её реорганизации в ГНУ ВНИИР (Москва, 2005); на II и IV Международных конференциях "Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки" (Архангельск, 2005; Южно-Сахалинск, 2011); на международной конференции "Современное состояние популяции крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами" (Мурманск, 2006); на IV и V Всероссийских конференциях по поведению животных (Москва, 2007, 2012); на международных конференциях «Aquaculture Europe» (Istanbul, Turkey, 2007; Rhodes, Greece, 2011); на 17 симпозиуме Интернациональной ассоциации астакологов (Kuopio, Finland, 2008); на II международной научно-практической конференции «Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов» (Москва, 2008); на VIII международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных, (Калининград, 2010); на II, III, VII и X Международных научно-практических конференциях по аквариологии (Москва, 2005, 2006, 2010, 2017); на 9^{-ой} Международной конференции и рабочей группе «Lobster Biology and Management» (Bergen, Norway 2011); на Всероссийской конференции с международным участием, посвящённой 90-летию со дня постройки первого научно-исследовательского судна «Персей» (Мурманск, 2012); на Международной школе-конференции «Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод» (Борок, 2012); на международном симпозиуме «LARVI'13 – Fish and shellfish larviculture symposium» (Ghent, Belgium, 2013); на II международной научной конференции «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (Санкт-Петербург, 2013); на международной конференции "Проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса на современном этапе" (Мурманск, 2014); на Всероссийской конференции «Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования» (Казань, 2016); на научных чтениях «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (Севастополь, 2017); на Международной конференции «Ракообразные: разнообразие, экология, эволюция» (Москва, 2017).

Вклад автора в проведённые исследования

Все морфологические исследования выполнены лично автором. Автор осуществлял планирование, обработку результатов и непосредственно участвовал во всех экспериментальных работах. Все рисунки и 90% фотографий, приведённых в работе, сделаны автором. Личный вклад автора составляет 60-90% в статьях, где он является первым соавтором, и 25-60% в других публикациях.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 83 работы, включая 5 коллективных монографий, 6 патентов РФ, 27 статей в рецензируемых российских и международных изданиях списка ВАК (из которых 25 входят в международные базы цитирования Web of Science и Scopus), 6 статей в рецензируемых журналах и сборниках статей, 39 тезисов докладов.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, основных выводов, списка использованной литературы и 30 приложений. Общий объем рукописи – 395 страниц, включая 163 рисунка, 26 таблиц, 30 приложений. Список литературы включает 826 работ, из которых 606 – на иностранных языках.

Благодарности

Прежде всего считаю приятным долгом поблагодарить д.б.н. Н.П. Ковачеву – начальника отд. аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ ВНИРО, неумолимого инициатора работ по созданию технологий аквакультуры десятиногих ракообразных в России и моего научного консультанта – за её постоянную помощь на всех этапах выполнения работы.

Выражаю глубокую благодарность сотрудникам отд. аквакультуры беспозвоночных, принимавшим участие в проведении совместных экспериментов: к.б.н. Н.В. Кряховой, к.б.н. А. Б. Эпельбаум, Д. С. Печенкину, А. Г. Тертитской, А. В. Паршину-Чудину, И.Н. Никоновой, Р.О. Лебедеву, М.Ю. Акимовой, Р.М. Васильеву, И.А. Загорскому, Д.С. Загорской, Д.В. Тырину за оказанную помощь и возможность использовать совместно полученные материалы в своей работе.

С особой теплотой хочу поблагодарить за поддержку и помощь в проведении работ на береговых комплексах к.б.н. С.И. Масленикова, С.Е. Лузгина, В.П. Ткаченко, А.Б. Крючкову, В.Н. Югай, С.В. Колесника.

Я глубоко благодарен моим дорогим учителям к.б.н. Э.И. Извековой, к.б.н. Е.Н. Александровой, д.б.н. В. Я. Павлову. Я особо признателен проф., д.сх.н. А.В. Жигину, д.б.н. В.А. Спиридонову за ценные критические замечания и рекомендации по тексту работы.

Я сердечно благодарен моим родителям к.т.н. Р.К. Борису и Л.И. Борисовой и супруге И.В. Стрюковой за всестороннюю помощь и поддержку.

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ И АКВАКУЛЬТУРЫ ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ

Отряд десятиногих ракообразных (Decapoda) объединяет 14756 видов из 180 семейств [De Grave et al., 2009]. Представители отряда освоили все виды водной среды от морской пелагиали до пресных и пещерных водоемов, а некоторые виды даже вторглись на сушу. Декаподы являются одними из самых крупных представителей пресноводных и сухопутных беспозвоночных. Отряд десятиногих ракообразных разделяется на два подотряда Pleocyemata и Dendrobranchiata. В данной работе исследованы представители четырёх инфраотрядов подотряда Pleocyemata (Astacidea; Brachyura; Caridea, Anomura) и надсемейства Penaeoidea из подотряда Dendrobranchiata.

Подотряд Pleocyemata включает в себя большую часть представителей десятиногих ракообразных (около 14 тыс. видов).

В инфраотряд Astacidea входит свыше 650 видов [Crandall, De Grave, 2017], из которых большинство принадлежит к двум надсемействам речных раков: Astacoidea и Parastacoidea, обитающим преимущественно в пресноводных водоёмах, а также к семейству Nephropidae (омары), представители которого обитают исключительно в морской среде. Надсемейство Astacoidea состоит из трёх ныне живущих семейств Astacidae, Cambaridae, Cambaroididae, представители которых населяют водоёмы Северного полушария. Надсемейство Parastacoidea включает одно приуроченное к Южному полушарию семейство Parastacidae. Речные раки заселяют водоёмы разного типа, способны образовывать популяции с высокой численностью, являются объектом промысла и аквакультуры. По мнению многих авторов [Hogger, 1988; Hanson et al., 1990; Lodge et al., 1994; Parkyn et al., 1997; Whitley, Rabeni, 1997; Nystrom, Bronmark, Graneli, 1996, 1999; Ilhau et al., 2000], речные раки занимают одно из ведущих мест в бентосном сообществе. Потребляя бентосных беспозвоночных, макрофиты и детрит, они тем самым оказывают сильное влияние на видовую структуру сообщества и на потоки энергии в экосистеме в целом. Инфраотряд Astacidea не самый обширный по числу видов, но его представители являются наиболее известными представителями десятиногих ракообразных и популярными модельными объектами для изучения особенностей физиологии, биологии и поведения у беспозвоночных.

Наиболее многочисленными по числу видов среди десятиногих ракообразных являются представители инфраотряда Brachyura. Из 6559 видов [De Grave et al., 2009], объединяемых в инфраотряд Brachyura, большая часть видов, которых обитает в море. В пресных водоемах зарегистрировано в общей сложности 1476 видов, из них 1306 являются исключительно

пресноводными (то есть ведут пресноводный, полуводный или сухопутный образ жизни, а их онтогенез проходит полностью вне морской воды) [Yeo et al., 2008]. Кроме того, крабы, обнаруживаемые в пресноводных водоемах, включают в себя эвригалинные или физиологически пресноводные виды [Хлебович, Комендантов, 1985] из преимущественно морских семейств (например *Sesamidae*, *Varunidae*, *Hymenosomatidae*) [Yeo et al., 2008].

Вторым по числу видов является инфраотряд *Caridea*. В настоящее время он состоит из 3268 видов [De Grave et al., 2009], из которых более 655 – видов пресноводные [De Grave et al., 2008]. Среди обитающих в пресноводных водоёмах креветок наиболее специализированным является семейство *Atyidae*, включающее практически исключительно пресноводных представителей, и семейство *Palaemonidae* (подсем. *Palaemoninae*), в которое, помимо пресноводных, входят также виды, предпочитающие солоноватоводные и морские водоёмы. В морских водоёмах наиболее многочисленны представители семейств *Alpheidae*, *Hippolytidae*, *Pandalidae*, *Crangonidae*.

Стоит отметить, что освоение пресных водоемов представителями трех инфраотрядов происходило абсолютно независимо. Кроме того, внутри инфраотрядов переход к обитанию в пресной воде чаще всего происходил в нескольких независимых друг от друга группах. Вместе с тем нельзя не отметить схожесть некоторых приспособленческих черт, возникших параллельно в разных группах пресноводных десятиногих ракообразных: эмбрионизация развития, полное или частичное исчезновение стадии планктонной личинки, увеличение размера яиц и сокращение их числа.

Инфраотряд *Anomura* насчитывает более 2500 видов [De Grave et al., 2009] и представляет собой весьма разнообразную группу десятиногих ракообразных, состоящую из раков-отшельников (*Paguroidea*), крабов-котов (*Hippidae*), крабоидов (*Lithodoidea*), раков-прыгунов (*Galatheidae*) и фарфоровых крабов (*Porcellanidae*). Представители *Anomura* освоили пресноводные, пещерные, наземные и гидротермальные среды обитания и в мировом океане встречаются от поверхности до глубин более 5000 м [Bracken-Grissom et al., 2013]. Хотя монофилитичность происхождения *Anomura* широко признана [Porter et al., 2005; Bracken et al., 2009; Tsang et al., 2008], один из самых обсуждаемых эволюционных вопросов – это филогенетические отношения между раками-отшельниками (*Paguroidea*) и крабоидами (*Lithodoidea*) [Bracken-Grissom et al., 2013]. Крабоиды *Lithodoidea* являются одними из самых крупных членистоногих и имеют крабовидную форму тела, тогда как раки-отшельники относительно малы и используют раковины в качестве убежищ. Согласно последним исследованиям, карцинизация развивалась несколько раз во время эволюции *Anomura* [Bracken-Grissom et al., 2013].

Подотряд Dendrobranchiata включает в себя всего около 540 видов креветок [De Grave et al., 2009], которые играют важную роль в эстуарных и морских экосистемах. Ранее Dendrobranchiata традиционно объединяли с Caridea в группу «Natantia», однако последние генетические исследования показали, что Dendrobranchiata являются отдельной монофилетической группой [Tavares, Martin, 2010]. Характерной особенностью Dendrobranchiata является наличие в личиночном развитии свободноживущей стадии науплиуса, тогда как все высшие десятиногие ракообразные (Pleocyemata) проходят через эту фазу во время эмбрионального развития [Anger, 2001]. Большая часть представителей подотряда Dendrobranchiata (221 вид) относится к семейству Penaeidae. Несмотря на относительно небольшое число видов, представители семейства Penaeidae имеют огромное экономическое значение, особенно для аквакультуры ракообразных. В семейство входят такие виды, как *Penaeus monodon* Fabricius, 1798, *Penaeus vannamei* Boone, 1931, *Penaeus japonicus* Spence Bate, 1888; *Penaeus merguensis* De Man, 1888, *Penaeus chinensis* (Osbeck, 1765) и др., суммарная продукция которых составляет около 65% производства мировой аквакультуры десятиногих ракообразных.

Проведенные исследования в общей сложности охватывают 14 видов десятиногих ракообразных (рис. 1.1-1.3): широкопалый рак *Astacus astacus* Linnaeus, 1758; длиннопалый рак *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823); американский красный болотный рак *Procambarus clarkii* (Girard, 1852); австралийский красноклешневый рак *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868); американский омар *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837; японский мохнаторукий краб *Eriocheir japonica* (De Haan, 1835); волосатый четырехугольный краб *Erimacrus isenbeckii* (J.F. Brandt, 1848); краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788); гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879); травяной чилим *Pandalus latirostris* Rathbun, 1902; камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815); синий краб *Paralithodes platypus* (Brandt, 1850); колючий краб *Paralithodes brevipes* (H. Milne Edwards & Lucas, 1841); белоногая креветка *Penaeus vannamei* Boone, 1931. Среди них встречаются как систематически далекие, так и близкие виды; виды, обитающие в пресных и морских водоемах; катодромные виды; холодноводные и тропические виды и т.д. Объединяющим для всех этих видов является то, что они имеют важное значение для аквакультуры и/или промысла. Некоторые из них имеют длительную историю культивирования в искусственных условиях как с точки зрения получения товарной продукции (*P. clarkii*; *C. quadricarinatus*; *M. rosenbergii*; *P. vannamei*; *P. leptodactylus*), так и для целей восстановления естественных популяций (*A. astacus*; *P. leptodactylus*; *H. americanus*), в отношении других видов (*E. japonica*; *E. isenbeckii*; *P. camtschaticus*; *P. platypus*; *P. latirostris*) работы по разработке биотехник искусственного культивирования находятся только на стадии лабораторных экспериментов.

Широкий систематический охват и разнообразие биологических особенностей исследованных видов позволяют рассчитывать, что установленные в ходе исследований закономерности их биологии и разработанные подходы к оптимизации методов культивирования могут быть применены для отряда десятиногих ракообразных в целом.

1.1. Краткая характеристика исследованных видов

Подотряд Pleocyemata Infraorder Astacidea

Superfamily Astacoidea, Family Astacidae

Широкопалый рак *Astacus astacus* Linnaeus, 1758 (рис. 1.1.А) и длиннопалый рак *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) (рис. 1.1.Б) и населяют пресноводные водоемы Европы и являются традиционными объектами промысла. *P. leptodactylus* распространён на обширной территории, простирающейся от южных (Черное, Каспийское, Мраморное) до северных (Балтийское, Белое) морей и от Венгрии, Югославии, Болгарии и Польши на западе до Урала и Сибири на востоке. Ареал *A. astacus* значительно уже – он охватывает бассейны рек Балтийского и Северного морей, а также правые притоки Припяти, бассейн Дуная и верховья Днестра и Южного Буга. В целом ареал длиннопалых раков тяготеет к юго-востоку, а *A. astacus* – к северо-западу Европы. Длиннопалые раки являются лабильной и высококонкурентоспособной группой видов, и на стыке ареалов длиннопалые раки постепенно вытесняют широкопалых [Бирштейн, Виноградов, 1934; Мицкевич, 2006].

Накопленный материал по анатомии, физиологии, биологии, распространению, систематике и промыслу европейских видов речных раков послужил основой для выхода ряда обзоров, руководств и монографий. Такие книги издавались в СССР и России [Кесслер, 1874; Беркос, 1905; Бирштейн, Виноградов, 1934; Будников, Третьяков, 1952; Jrvеkulg, 1958; Цукерзис, 1970; Бродский, 1981; Иванов и др., 1983; Фомичев, 1986; Цукерзис, 1989; Нефедов, 1991; Черкашина, 1994, 2002; Мицкевич, 2006; Борисов и др., 2011 и др.], в ГДР и ФРГ [Smolian, 1926; Bott, 1950; Hofmann, 1980; Muller, Flubkrebse, 1973], во Франции [Carbonnier 1869; Andre, 1960; Laurent, Sussillon, 1962; Souty-Grosset et al., 2006], в Польше [Bowkiewicz, 1928; Gajewski, Terlecki, 1956; Kossakowski, 1966], в Болгарии [Булгурков, 1961], в Югославии [Karaman, 1963], в Англии [Huxey, 1880; Holdich, Lowery, (eds), 1988; Holdich, (ed.), 2002].

С конца XIX в. начались эксперименты по акклиматизации новых видов речных раков из Северной Америки и Австралии, которые стали опасными конкурентами автохтонных видов [Ackefors, 1998; Souty-Grosset et al., 2006].



Рисунок 1.1 – Широкопальный рак *Astacus astacus* (А); длиннопальный рак *Pontastacus leptodactylus* (Б); американский красный болотный рак *Procambarus clarkii* (В); австралийский красноклешневый рак *Cherax quadricarinatus* (Г); американский омар *Homarus americanus* (Д)

Первыми в Европу были интродуцированы североамериканские виды: полосатый рак *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) вселен в Германию уже в 1890 г.; в 1960 г. в Швеции началась акклиматизация сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852); в 1973 г. в Испании появился красный болотный рак *Procambarus clarkii* (Girard, 1852). Позднее, в 1983 г., в водоемы Испании и Италии интродуцированы австралийские раки: яби *Cherax destructor* (Clark, 1936) и австралийский красноклешневый рак *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1868).

В последнее время над многими популяциями европейских видов речных раков нависла опасность исчезновения. Существуют две основные причины сложившейся ситуации. Во-первых, загрязнение водоемов производственными и бытовыми стоками, а также интенсивное применение удобрений, инсектицидов и гербицидов в сельском хозяйстве [Шастокас, Цукерзис, 1968; 1972; Рахманов, 1976; Колмыков, 2001]. Во-вторых, завезенный в 1860 г. из Америки в Европу грибок *Aphanomices astaci*. Вызываемое им заболевание афаномикоз смертельно для всех европейских видов речных раков и получило название «рачьей чумы». Вспышки «рачьей чумы» в конце XIX – начале XX веков практически истребили поголовье раков в Европе, а местами и в Азии. Характерно, что североамериканские виды *P. clarkii* и *P. leniusculus*, хотя и устойчивы к «рачьей чуме», сами являются переносчиками этой болезни. В результате в настоящее время остро стоит вопрос сохранения природных популяций речных раков. Для решения этой проблемы наиболее эффективен комплексный подход, включающий предотвращение распространения чужеродных видов речных раков, проведение мероприятий по реакклиматизации [Алехнович, Кулеш, 2004] и контроль за эпидемиологическим состоянием в популяциях [Trude et al., 2011].

Superfamily Astacoidea, Family Cambaridae

Американский красный болотный рак *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (рис. 1.1.В). Первоначальный ареал этого вида охватывал северную Мексику, Флориду и на север до Южного Иллинойса и Огайо [Huner, Barr, 1991]. Благодаря аквакультуре *P. clarkii* широко расселился по миру (США, Белиз, Коста-Рика, Доминиканская Республика, Намиб, Португалия, Испания, Франция, Кипр, Япония, Кения, Китай, Тайвань и Уганда), наибольшее развитие аквакультура этого вида получила в США и Китае. Взрослые особи имеют темно-красную с оттенками коричневого окраску (рис. 1.1.В). Длина тела обычно составляет 10,5-11,8 см, а масса – от 35 до 56 г. Плодовитость самок составляет около 500 яиц. *P. clarkii* эвритермный вид и может выживать в широком диапазоне температур: от 10 до 30 °С [Huner, Barr, 1991; Huner, 2002], но оптимальной для роста является температура 22-30 °С. Этот быстрорастущий вид достигает длины 80 мм через 3-4 месяца, особи становятся половозрелыми менее чем через полгода. В своём родном ареале *P. clarkii* обитает в сезонно затапливаемых болотах.

Неблагоприятные условия: засухи и похолодания – *P. clarkii* переживает в норах. За пределами своего ареала вид активно занимает рисовые чеки, а также другие водотоки, избегая рек и ручьев с быстрым течением. В Европе считается нежелательным инвазивным видом, поскольку может являться носителем рачьей чумы [Souty-Grosset et al., 2006; Chucholl, 2011].

Superfamily Parastacoidea, Family Parastacidae

Австралийский красноклешневый рак *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868) (рис. 1.1.Г) принадлежит к сем. Parastacidae, представители которого распространены преимущественно в южном полушарии [Crandall, Buhay, 2008; Crandall, De Grave, 2017]. *C. quadricarinatus* – достаточно крупный представитель речных раков, – длина тела этого вида 20 см. В естественных условиях самцы могут достигать веса 500 г, а самки – 400 г [Lawtence, Jones, 2002]. Окраска тела взрослых раков зеленовато-синяя с желтыми пестринами. У самцов на внешней стороне клешни расположено ярко-оранжевое пятно (рис. рис. 1.1.Г). Плодовитость самок составляет в среднем от 300 до 800 яиц [Jones, 1995; Masser, Rouse, 1997].

C. quadricarinatus – тропический вид, обитает в реках на северо-западе Квинсленда и Северной Территории Австралии, а также на юго-востоке Папуа-Новой Гвинеи [Holthuis, 1986]. *C. quadricarinatus* предпочитает водоемы с высокой мутностью воды, слабым течением или стоячими участками. Климатические условия родного региона обусловили температурный диапазон существования *C. quadricarinatus* [Lawtence, Jones, 2002]. Предпочтительные температуры от 23°C до 31°C. Летальными для вида являются температуры ниже 10°C и выше 36°C. Особи становятся половозрелыми в возрасте около полугода. Для размножения температура воды должна быть выше 23°C. Аквакультура данного вида развивается во многих странах (в Белизе, Китае, Индонезии, Израиле, Марокко, Панаме, Испании, США и др.), при этом общая мировая продукция вида все еще остаётся на невысоком уровне и составляет около 200 т [FAO Fishstat Plus, 2017]. В России работы по культивированию *C. quadricarinatus* проводились в Астраханской области [Лагуткина, Пономарев, 2008; 2010; Хорошко, Крючков, 2010; Нгуен, Крючков, 2014] и в лаборатории ВНИРО [Борисов и др., 2013; Жигин и др., 2017; Борисов, Никонова, 2018]. Кроме того, *C. quadricarinatus* является объектом аквариумистики и используется в качестве тестового объекта при определении качества воды [Мельник и др., 2013; Сладкова и др., 2017].

Superfamily Nephropoidea Family Nephropidae

Американский омар *Homarus americanus* Н. Milne Edwards, 1837 (рис. 1.1.Д) – один из самых крупных представителей ракообразных. Обычно длина тела составляет от 20 до 60 см, а масса – от 0,45 до 4,08 кг. Самая крупная выловленная особь имела длину 64 см и массу 20,14 кг [BBC News, 2006]. Обитает вдоль Атлантического побережья Северной Америки, преимущественно от Лабрадора (Канада) до Нью-Джерси (США), реже встречается и южнее. *H.*

americanus – холодноводный вид, обитающий главным образом на мелководьях на глубине 4-50 м. Самки вынашивают до 80 тыс. крупных яиц. Личинки ведут планктонный образ жизни. Важный промысловый и хорошо изученный вид. Различным аспектам биологии, экологии и культивирования *H. americanus* и его ближайшего родственника – европейского омара *Homarus gammarus* – посвящена обширная литература, в том числе подробные обзоры и монографии [Factor, 1995b; Nicosia, Lavalli, 1999; Beard, McGregor, 2004; Annis, 2004; Philips(ed.), 2006 и др.].

Infraorder Brachyura, Section Eubrachyura

Subsection Thoracotremata, Superfamily Grapsoidea, Family Varunidae, Subfamily Varuninae

Японский мохнаторукий краб *Eriocheir japonica* (De Haan, 1835) (рис. 1.2.A) – тихоокеанский приазиатский низкобореальный вид. Эвригалитный вид, он распространён в эстуарно-прибрежных системах Японии, Корейского полуострова, Гонконга, о. Тайвань, о. Сахалина и Приморья, и особенно многочисленен в зал. Петра Великого [Барабанщиков, 2002]. Краб *E. japonica* — катадромный вид, который значительную часть жизни проводит в пресной воде, размножаясь в солоноватой или морской. Ширина карапакса взрослых особей *E. japonica* составляет от 50,0 до 65,0 мм [Барабанщиков, 2002]. Наиболее крупные особи могут достигать 95 мм и массы тела 515 г [Семенькова, 2007]. Самки *E. japonica* обладают высокой плодовитостью. В водоёмах Приморского края самки, в зависимости от размера, могут нести от 3-5 до 800 тыс. яиц. Однако чаще всего показатели плодовитости колеблются в диапазоне 200-500 тыс. яиц на самку [Олифиренко и др., 2004]. Самки могут нереститься до трех-четырёх раз за сезон, но количество яиц в каждой следующей кладке уменьшается [Барабанщиков, 2002; Семенькова, 2007]. После размножения значительная часть особей, по-видимому, погибает в связи с завершением цикла онтогенетического развития [Kobayashi, Matsuura, 1995a, 2003; Kobayashi, 1999; Семенькова, 2005; Калинина, 2015]. Японский мохнаторукий краб – эврифаг; его пищевой спектр состоит как из растительной, так и из животной пищи [Семенькова и др., 2006; Kobayashi, 2009]. В Приморье добыча *E. japonica* ведётся с 1998 г., а выловленный краб экспортируется в страны юго-восточной Азии [Семенькова, 2007]. В последние годы выполнено большое количество научных исследований, касающихся различных аспектов популяционной биологии *E. japonica* [Барабанщиков, 2002; Олифиренко и др., 2004; Семенькова, 2007; Kobayashi, Matsuura, 1995b; 2003; Wang, 2009; Колпаков, Семенькова, 2012], сезонного распределения личинок в планктоне [Щербакова, Корн, 2009; Kobayashi, Archdale, 2016], физиологических адаптаций и поведения на ранних стадиях, связанных с миграцией в пресную воду [Kobayashi, 1998; Kobayashi, 2011; Sakamoto et al., 2013]. Однако исследований, ставящих своей основной задачей рассмотреть данный вид с точки зрения его культивирования в искусственных условиях, выполнено не было.



Рисунок 1.2 – Японский мохнаторукий краб *Eriocheir japonica* (А); волосатый четырехугольный краб *Erimacrus isenbeckii* (Б); краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* (В); гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* (Г); травяной чилим *Pandalus latirostris* (Д)

Subsection Heterotremata, Superfamily Cheiragonoidea, Family Cheiragonidae

Волосатый четырехугольный краб *Erimacrus isenbeckii* (J. F. Brandt, 1848) (рис. 1.2.Б) – западно-тихоокеанский широкобореальный вид. Распространен вдоль корейского побережья и континентального побережья российских дальневосточных морей (Приморье), вдоль западного побережья Камчатки и восточного побережья Камчатки, у побережий Курильских островов и восточного Сахалина до залива Терпения, вдоль южной части острова Хонсю и вдоль Тихоокеанского побережья Японии; в восточной части Беренгова моря на островном шельфе Алеутской гряды, у северного побережья Аляски, у островов Прибылова и Св. Матвея [Егорова, Сиренко, 2010]. Обитает на жёстких грунтах при температуре воды от –1 до 16 °С, встречается до глубины 350 метров, но преимущественно на глубинах от 10 до 70 м [Низяев и др., 2006]. Ширина карапакса самцов 90-110 мм, может достигать 150 мм, самки несколько меньше самцов, ширина карапакса обычно около 90 мм [Слизкин, Сафронов, 2000; Пучнина, 2016]. Плодовитость самок *E. isenbeckii* варьирует от 34 до 160 тыс. яиц [Armetta, Stevens, 1987]. *E. isenbeckii* - ценный объект промысла в России, Японии и Корее [Слизкин, Сафронов, 2000; Низяев и др., 2006].

Subsection Heterotremata, Superfamily Majoidea, Family Oregoniidae

Краб-стригун опилио *Chionoectes opilio* (O. Fabricius, 1788) (рис. 1.2.В) – амфибореальный, широко распространенный, нижнеарктическо-бореальный вид [Слизкин, 2010]. Это самый массовый промысловый вид крабов в дальневосточных морях. *C. opilio* встречается на глубинах от 7 до 1000 м, но преимущественно на глубинах от 50-60 до 300-400 м [Слизкин, Сафронов, 2000]. Предпочитает илистые и песчано-илистые грунты. Исходным ареалом *C. opilio* является северо-запад Атлантики и северная часть Тихого океана. *C. opilio* отмечен во всех морях Дальнего востока, в Чукотском море и море Бофорта [Макаров, 1941; Виноградов, 1950; Ушаков, 1952; Слизкин, 1974; Rathbun, 1925; MacGinitie, 1955], единичные находки этого вида известны из моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря [Петряшев и др., 1994; Agnalt et al., 2011; Соколов и др., 2016]. В северо-западной Атлантике *C. opilio* встречается вблизи Гренландии, Ньюфаундленда, в заливе Святого Лаврентия и на Шотландском шельфе. В 1996 г. краб-стригун был впервые обнаружен в Баренцевом море [Кузьмин и др., 1998]. В 2012 г. первые находки этого вида сделаны в Карском море [Зими́на, 2014]. Популяция *C. opilio* в Баренцевом море активно увеличивается в размерах: с 2004 по 2014 площадь распространения этого вида увеличилась в 10 раз, а численность возросла на три порядка [Баканев, 2015; Соколов и др., 2016]. В 2014 году был начат промышленный лов *C. opilio*. Порог адаптационных возможностей у *C. opilio* намного выше, чем у *P. camtschaticus*, в этой связи можно прогнозировать массовую вспышку его численности в Баренцевом море в ближайшие годы.

Ширина карапакса *C. opilio* достигает 15 см, при этом самцы почти вдвое крупнее самок. Интересной особенностью роста *C. opilio* является наличие феномена терминальной линьки. Это явление представляет собой физиологический процесс, в результате которого краб достигает половозрелости и больше не линяет [Conan et al., 1990; Paul, Paul, 1990; Watanabe, 1992]. Терминальная линька наблюдается как у самцов, так и у самок. При этом самки, не линяя, способны несколько раз вымётывать оплодотворённые яйца. Плодовитость самок может варьировать в широких пределах и для Охотского моря в среднем составляет 58,8 тыс. яиц на самку [Мельник и др., 2014]. Различные аспекты репродуктивной биологии *C. opilio* подробно изложены в публикациях зарубежных и отечественных исследователей [Федосеев, Слизкин, 1988; Карасёв, 2008; Sainte-Marie, Carriere, 1995; Sainte-Marie, Sainte-Marie, 1998, 1999a,b; Urbani et al., 1998; Sainte-Marie et al., 2000]. Учитывая высокий потенциал естественных популяций, специальных работ по культивированию вида не проводилось. Однако были выполнены подробные исследования личиночного развития в искусственных условиях [Kurata, 1963b; Motoh, 1973, 1982; Корниенко, Корн, 2010].

Infraorder Caridea

Superfamily Palaemonoidea, Family Palaemonidae, Subfamily Palaemoninae

Гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879) (рис. 1.2.Г) – самый крупный и известный представитель рода *Macrobrachium*. Самцы могут достигать длины (от вершины рострума до конца тельсона) 320 мм и массы 250 г, а самки – 250 мм и 200 г. Род *Macrobrachium* (Bate, 1868) – самый большой род сем. Palaemonidae, на сегодня он насчитывает порядка 230 видов [Holthuis, Ng, 2009]. Практически все представители рода хотя бы часть своего жизненного цикла проводят в пресных водоёмах. Предположительно формирование рода *Macrobrachium* происходило от морских предков в начале плейстоцена [Murphy, Austin, 2005]. С тех пор представители этого рода в различной степени приспособились к обитанию в пресных водоемах. Степень изоляции от морской среды наложила свой отпечаток на их личиночное развитие, в стратегии которого можно выделить три варианта: длительное личиночное развитие (характерное для морских предков) включает от 8 до 20 стадий личиночного развития; частично сокращенное – 2 или 3 стадии, сильно укороченное – имеется только 1 стадия. При этом у большинства видов, имеющих длительное личиночное развитие, личинки развиваются в морской или солоноватой воде. Следует отметить, что развитие личинки в солоноватоводной прибрежной части обеспечивает поддержание связей и возможность распространения вида между системами пресноводных водоемов.

Креветка *M. rosenbergii* – тропический вид, ее естественный ареал охватывает страны Юго-Восточной Азии от Индии до Китая, а также острова Океании и Северную Австралию.

Основные места обитания – низовья и эстуарии рек. В нативном ареале *M. rosenbergii* обитает в водоемах с температурой воды около 27°C при незначительных колебаниях в течение года. Оптимальной для размножения, питания и роста *M. rosenbergii* является температура воды 28–31°C [Diaz-Herrera, Buckle-Ramirez, 1993; Хмелева и др., 1997]. Креветка *M. rosenbergii* очень чувствительна к понижению температуры: при 20°C она перестает питаться, а температуры ниже 14–15°C являются летальными [Хмелева и др., 1997]. В рацион взрослых особей входят как растительные, так и животные компоненты. При этом креветки отдают предпочтение животной пище. Такой спектр питания является предпосылкой к возникновению каннибализма, который проявляется при высоких плотностях содержания или недостатке корма [Хмелева и др., 1997; Ковачева, 2008].

Личинки обитают в планктоне в эстуариях и проходят 11 стадий зоза (зоза I–XI) [Ling 1969; Uno, Kwon 1969]. По окончании личиночного развития особи переходят к бентосному образу жизни и мигрируют вверх по течению в пресные водоемы.

Креветка *M. rosenbergii* – один из наиболее традиционных и широко распространенных объектов пресноводной аквакультуры ракообразных, культивируется более чем в 40 странах мира [New, Valenti, 2000; FAO Fishstat Plus, 2017]. Особенности биологии и культивирования этого вида достаточно подробно рассмотрены в целом ряде монографий [Хмелева и др., 1997; Сальников, Суханова, 2000б; Ковачева, 2008; Ковачева и др., 2017; New, Singholka, 1982, 1985; New, Valenti, 2000; New, 2002; Wickins, Lee, 2002; New et al., 2010; и др.]

Superfamily Pandaloidea, Family Pandalidae

Травяной чилим *Pandalus latirostris* (Rathbun, 1902) (рис. 1.2.Д) обитает в прибрежной зоне от литорали до глубины 30 м среди зарослей морских трав рода *Zostera* и реже *Phyllospadix*, распространен в заливе Петра Великого, у юго-западного Сахалина, в заливах Терпения, Анива и у южных Курильских островов, а на юге встречается до Нагасаки и Чемульпо [Виноградов, 1950]. Взрослые особи достигают 160 мм в длину и массы 23 г. Средняя длина взрослых особей 100–140 мм и масса около 16 г [Волова, Микулич, 1963; Табунков, 1973]. Биология, жизненный цикл, морфологические особенности ранних стадий и динамика популяций этого вида достаточно хорошо изучены [Kurata, 1955; Табунков, 1973; Ковалева, 1982; Микулич, 1982; Лысенко, 1987; Бегалов, Бегалова, 2004; Буяновский и др., 2007; Букин, Бегалова, 2011; Буяновский, Войдаков, 2011; Ковалева, Калинина, 2014]. В 60-е годы, в связи с попыткой акклиматизации в Черном море [Мишарев, 1962], были выполнены работы по исследованию чувствительности креветки *P. latirostris* к различным абиотическим факторам [Мишарев, 1962; Карпевич, Михайлов, 1964]. В условиях аквариальной получена молодь креветки, но в ходе линек на первых стадиях развития большая часть личинок погибла [Kurata, 1955; Карпевич, Михайлов, 1964]. В конце 70-х выполнено несколько экспериментов по

получению и подращиванию потомства креветки *P. latirostris* в искусственных условиях [Микулич, Говорухина, Ефимкин, 1980; Микулич, Ефимкин, 1983]. К сожалению, несмотря на положительные результаты, эти работы на тот момент не получили продолжения.

Infraorder Anomura, Superfamily Lithodoidea, Family Lithodidae

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (рис. 1.3.А) - амфибореальный вид. *P. camtschaticus* встречается на глубинах от 2 до 550 м (оптимальный диапазон 20–200 м), приурочен преимущественно к песчано-галечным грунтам [Виноградов, 1941; Слизкин, Сафронов, 2000; Левин, 2001; Камчатский краб в Баренцевом ..., 2003; Биология и физиология камчатского ..., 2008]. У берегов Камчатки ширина карапакса половозрелых самок варьируют в пределах 94–171 мм [Родин, 1985]. Плодовитость *P. camtschaticus* неодинакова в различных районах обитания и зависит от размера самок. Крупная самка с шириной карапакса 150-160 мм несёт около 200-300 тыс. яиц. У более крупных особей в некоторых районах плодовитость может достигать 500 тыс. яиц на самку. *P. camtschaticus* растёт на протяжении всей жизни, однако интенсивный промысел, который ведётся в дальневосточных морях, не позволяет достичь особям максимального размера. Самцы становятся физиологически половозрелыми при ширине карапакса 80 мм, а функционально при – 130 мм [Слизкин, Сафронов, 2000]. В Баренцевом море, где популяция этого вида в процессе своего становления не испытывала промыслового прессинга, были отмечены отдельные самцы с шириной карапакса до 28 см и массой 12 кг [Павлов, 2003].

Синий краб *Paralithodes platypus* (Brandt, 1850) (рис. 1.3.Б) - субарктическо-бореальный вид [Виноградов, 1946]. Ширина карапакса самцов достигает 22 см [Павлов, 2003]. Максимальная масса 4,5 кг. Самки мельче самцов. Максимальная ширина карапакса самок – около 160 мм, а масса – 1,45 кг [Кобликов и др., 2010]. Размерный состав синего краба в разных частях ареала неоднороден [Слизкин, Сафронов, 2000; Михайлов и др., 2003]. Установлено, что в северном направлении от центрального скопления в зал. Шелихова размеры самцов сокращаются. У северо-западного побережья Камчатки концентрируются преимущественно крупные особи. Плодовитость самок зависит от размера и района обитания. Так, у Южных Курильских островов она может достигать 314 тыс. яиц на самку [Клитин, 2002]. На основе сезонных изменений показателей развития яичников самок синих крабов из популяции западной части Берингова моря было показано, что период между нерестами составляет два года, а эмбриональное развитие продолжается 14-15 месяцев [Somerton, Macintosh, 1985]. Однако позже Jensen и Armstrong [Jensen, Armstrong, 1989] установили, что хотя крупные самки нерестятся один раз в два года, мелкие особи могут нереститься ежегодно, а продолжительность развития яиц составляет 12 месяцев, как это наблюдается у камчатского краба.



Рисунок 1.3 – Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (А); синий краб *Paralithodes platypus* (Б); колючий краб *Paralithodes brevipes* (В); белоногая креветка *Penaeus vannamei* (Г)

В дальневосточных морях России ареалы видов *Paralithodes camtschaticus* и *Paralithodes platypus* простираются от залива Петра Великого в Японском море до Берингова пролива [Макаров, 1941; Виноградов, 1946, 1950; Слизкин, 1972; Слизкин, Сафронов, 2000]. Вдоль американского побережья *P. camtschaticus* встречается от залива Нортон до Британской Колумбии. *P. platypus* менее распространён; его основные популяции у берегов Аляски находятся вблизи Диомидовых островов, мыса Пойнт-Хоуп, острова Святого Матвея и островов Прибылова [Zheng et al., 1997; Stevens, Lovrich, 2014].

Эти виды являются близкородственными и имеют высокую степень сходства в морфологии, онтогенезе и поведении [Виноградов, 1946; Слизкин, Сафронов, 2000]. При этом их ареалы в значительной степени перекрываются. На обширных акваториях оба вида обитают совместно, однако наиболее плотные их скопления оказываются разделены. Различия между видами носят в большей степени экологический характер. Синий краб является более холодолюбивым видом и предпочитает илисто-песчаные грунты в относительно холодных водах в интервале глубин от 10 до 500 м [Кобликов и др., 2010]. В районах совместного обитания синий краб смещён на участки дна, где условия среды менее благоприятны. У Западной Камчатки он доминирует в относительно холодных водах залива Шелихова, а также на магаданском шельфе [Слизкин, Сафронов, 2000]. При этом остаётся открытым вопрос, является ли такое положение следствием исключительно экологических предпочтений или оно также связано с межвидовой конкуренцией, и имеет место вытеснение одного вида другим. Оба вида крабов являются важными объектами промысла в морях Дальнего Востока.

В 1960-1979 гг. были проведены работы по вселению *P. camtschaticus* в Баренцево море [Орлов, 1962, 1994, 1995]. Результатом этих работ стало формирование в Баренцевом море самовоспроизводящейся популяции *P. camtschaticus*, исследованию которой посвящено большое количество работ как российских, так и норвежских учёных [Камчатский краб в Баренцевом море..., 2001, 2003; Биология и физиология камчатского ..., 2008; Зеленина и др., 2008; Jørgensen, Nilssen, 2011]. Рост популяции *P. camtschaticus* в Баренцевом море позволил в 2004 г. начать его промышленный лов. На данный момент популяция *P. camtschaticus* продолжает расширять свои границы, появились первые сведения о проникновении взрослых особей *P. camtschaticus* в Белое море [Стариков и др., 2015].

Ключий краб *Paralithodes brevipes* (H. Milne Edwards et Lucas, 1841) (рис. 1.3.В) – бореальный вид. Имеет небольшие размеры по сравнению с двумя выше описанными видами рода – ширина карапакса *P. brevipes* обычно не превышает 15 см [Павлов, 2003]. Он широко распространён в морях дальневосточного региона России: в Японском море от залива Петра Великого до Татарского пролива, южном Приморье и у острова Хоккайдо; в Охотском море вдоль северного побережья, у Восточного Сахалина, Шантарских островов, у Восточной Камчатки, Курильских островов; в Беринговом море у Западной Камчатки и в западной части до Берингового пролива [Мельник и др., 2014]. *P. brevipes* предпочитает держаться на небольших глубинах, так у побережья Восточной и Западной Камчатки он распространён на глубинах менее 20–25 м [Слизкин, Сафронов, 2000]. *P. brevipes* выдерживает существенное снижение солёности воды.

Важность крабоидов в качестве промыслового ресурса привлекла внимание учёных к изучению их биологии. Результатом этих работ стал выход ряда монографий, посвящённых их

биологии, популяционной динамике и хозяйственному использованию [Михайлов и др., 2003; Слизкин, Сафронов, 2000; Мельник и др., 2013]. При этом особое внимание уделялось исследованиям различных аспектов биологии *P. camtschaticus* [Виноградов, 1941; Левин, 2001; Камчатский краб в Баренцевом море..., 2001, 2003; Кузьмин, Гудимова, 2002; Клитин 2003; Павлов, 2003; Ковачева и др., 2005; Биология и физиология камчатского ..., 2008; Ковачева 2008; King Crabs of the World ... 2014; Kovatcheva et al., 2006 и др.] как наиболее ценного из промысловых беспозвоночных морей России, что за последние годы сделало его одним из наиболее всесторонне изученных видов ракообразных.

В России разработана биотехника получения молоди *P. camtschaticus* в искусственных условиях [Ковачева, 2000; Ковачева, 2002а,б; Пат. RU 2200386С1; Ковачева, 2005; Ковачева и др., 2005а; Пат. RU2261594С1; Ковачева, 2006; Kovatcheva et al., 2006; Пат. RU2365105С1; Ковачева, 2008; Ковачева и др., 2018], проведены эксперименты по сбору и выращиванию молоди *P. camtschaticus* на коллекторах [Масленников, 1998; Масленников и др., 1999; Желтоножка и др., 2000; Григорьева, Федосеев, 2000; Федосеев, Григорьева, 2001а,б; Патент РФ 2174750]. Экспериментальные работы по получению молоди выполнены на побережье Баренцева и Японского морей [Ковачева и др., 2010; 2012]. В научно-исследовательском центре на Аляске проводятся экспериментальные работы по получению молоди синего краба [Daly et al., 2011; Daly, Swingle, 2013; Stoner et al., 2013]. В России, несмотря на важность *P. platypus* как промыслового вида, работы по получению молоди и исследованию раннего онтогенеза *P. platypus* в искусственных условиях впервые выполнены в 2015 г. [Ковачева и др., 2015]. Ряд работ по культивированию личинок *P. platypus* в искусственных условиях и изучению их морфологии, биологии, а также продолжительности развития выполнен японскими исследователями [Kurata, 1956; Nakanishi, 1981; Abrunhosa, Kittaka, 1997a; Kittaka et al., 2001]. Кроме того, рассматривался вопрос о разработке биотехники культивирования ранних стадий *P. platypus* с целью пополнения естественных популяций [Kittaka et al., 2001; Kittaka, Stevens, 2002; Ashidate, Sato, 2009].

Характерной особенностью всех видов подотряда Pleocyemata, которые изучались в данной работе, является то, что самки вынашивают яйца под абдоменом на плеоподах в течение всего эмбрионального периода. У всех видов, за исключением речных раков, из яйца выходит личинка, ведущая планктонный образ жизни. У речных раков молодь после выхода из яиц остаётся на плеоподах самки.

Подотряд Dendrobranchiata, Superfamily Penaeoidea, Family Penaeidae

Белоногая креветка *Penaeus vannamei* (Boone, 1931) (рис. 1.3.Г) обитает в районах, где температура воды обычно более 20°C в течение всего года. Нативный ареал *P. vannamei*

охватывает тихоокеанское побережье Мексики в Центральной и Южной Америке и распространяется на юг до северных районов Перу [Rosenberry, 2002; Wyban, Sweeney, 1991].

Взрослые особи *P. vannamei* (рис. 1.3.Г) живут в шельфовых морях при солёности близкой к океанической, там же происходит нерест. Обычно самцы креветок становятся половозрелыми при массе 20 г, а самки – при массе 28 г. До момента достижения половой зрелости рост более интенсивен, чем после. В возрасте 6-7 месяцев самки *P. vannamei* имеют массу 30-45 г и способны произвести 100-200 тыс. яиц [Briggs, 2006]. Вымет яиц самками происходит в толщу воды. В дальнейшем в ходе онтогенеза креветка *P. vannamei* последовательно проходит шесть науплиальных стадий, три стадии зоэа, три стадии мизиса и переходит на стадию постличинки, которую также можно считать первой стадией молоди. Науплиусы не питаются, а их развитие происходит за счёт запасов желтка [Dall et al., 1990; Morales, 1993]. Следующие личиночные стадии (зоэа, мизис и ранние постличинки) ведут планктонный образ жизни, питаясь фито- и зоопланктоном. После линьки на стадию постличинки особи ещё в течение 5 суток продолжают вести планктонное существование, после чего оседают на дно и переходят на питание детритом и донными беспозвоночными (червями, двустворчатыми моллюсками и ракообразными) [The biology ..., 1990]. Постличинки мигрируют к берегу, где в прибрежных лагунах и мангровых лесах происходит их развитие в ювенильных особей, а также дальнейший рост до начала полового созревания [Briggs, 2006]. Молодь *P. vannamei* способна переносить широкий диапазон солёности: 0,5-45‰, однако наилучшие показатели роста отмечаются в диапазоне 10-15‰ [Wyban, Sweeney, 1991]. Существенным отличием жизненного цикла *P. vannamei*, по сравнению с остальными изученными в работе видами, является отсутствие заботы о потомстве (яйца не вынашивается на плеоподах самки) и присутствие стадии науплиуса.

В настоящее время *P. vannamei* является одним из наиболее популярных и перспективных объектов мировой аквакультуры. Культивирование вида осуществляется не менее чем в сорока странах. По данным FAO [FAO Fishstat Plus, 2017], объем её производства составил в 2015 г. 3 879 тыс. тонн, что составляет более 50% от общего объёма выращенных в искусственных условиях десятиногих ракообразных.

1.2. Аквакультура десятиногих ракообразных

Развитие аквакультуры десятиногих ракообразных в мире.

Аквакультура - одна из наиболее динамично развивающихся отраслей сельского хозяйства. Наблюдаемый устойчивый прирост продукции, полученной методами аквакультуры, превосходит результаты, достигнутые в животноводстве и рыболовстве [Aquaculture..., 2016]. Аквакультура приобретает все более важное значение в производстве морепродуктов и, в конечном счёте, становится основным их источником (рис. 1.4). Одним из активно растущих секторов аквакультуры в последние два десятилетия является аквакультура десятиногих ракообразных. Их доля в общем производстве мировой аквакультуры составляет около 23% [FAO Fishstat Plus, 2019]. В 2012 году показатели производства десятиногих ракообразных методами аквакультуры превысили вылов из естественных водоемов (рис. 1.4). Разрыв продолжает увеличиваться, и в 2016 году методами аквакультуры выращено 7,862 млн. т десятиногих ракообразных, что на 1,4 млн. т больше вылова из естественных водоемов [FAO Fishstat Plus, 2019].

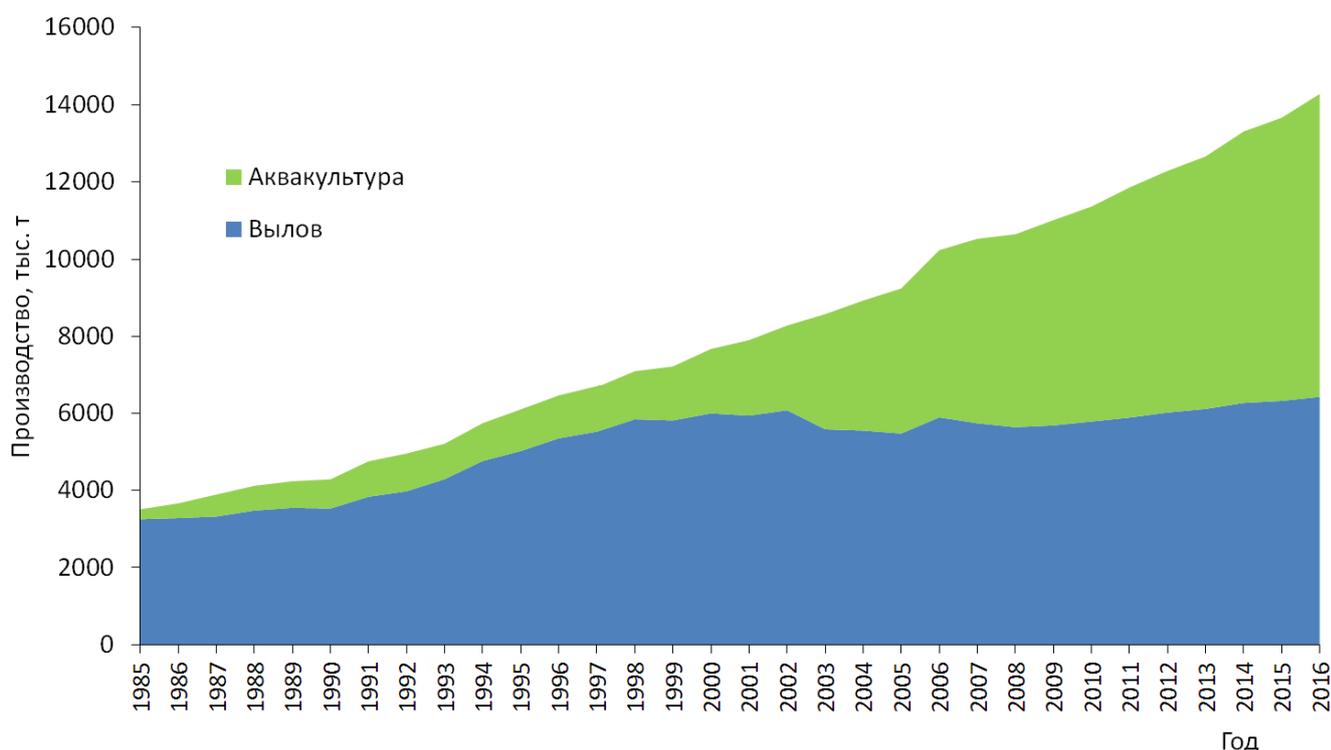


Рисунок 1.4 – Динамика объемов вылова и аквакультуры десятиногих ракообразных в мире (по данным ФАО на 2019 [FAO Fishstat Plus, 2019])

В производстве десятиногих ракообразных методами аквакультуры доминирует Китай, его доля в общем объёме продукции составляет более 50% (на 2015 год - 4,228 млн т). Резкое увеличение доли Китая в производстве аквакультуры произошло за последние 15 лет. Среди остальных стран лидирующее положение также принадлежит преимущественно странам Азии:

Индонезия (608 тыс. т), Вьетнам (612 тыс. т), Индия (509 тыс. т), Эквадор (403 тыс. т), Тайланд (311 тыс. т), Сингапур (173 тыс. т), Бангладеш (132 тыс. т). Суммарно на эти семь стран приходится 90% мировой продукции аквакультуры десятиногих ракообразных.

В статистике, публикуемой ФАО [FAO Fishstat Plus, 2019], в качестве объектов аквакультуры упоминаются порядка 45 видов десятиногих ракообразных. Основными группами являются: пенеидные креветки (17 видов), пресноводные каридные креветки (9 видов), крабы (9 видов), речные раки (7 видов), лангусты (3 вида). На 2015-2016 гг. данные по производству были представлены по 36 видам. По объёму производства безусловными лидерами являются пенеидные креветки, на долю которых в 2016 году приходилось 66 % (5,18 млн т) от общей продукции аквакультуры десятиногих ракообразных. На втором месте крабы - 15% (1,21 млн т), незначительно уступают им речные раки - 11% (0,92 млн т) и каридные креветки – 7% (0,55 млн т).

Основной объём товарной продукции десятиногих ракообразных приходится всего на несколько видов. Свыше 150 тыс. т продукции в год дают 7 видов десятиногих ракообразных (рис. 1.5): белоногая креветка *Penaeus vannamei* – 4155 тыс. т; красный болотный рак *Procambarus clarkii* – 920 тыс. т; китайский мохнаторукий краб *Eriocheir sinensis* – 812 тыс. т; тигровая креветка *Penaeus monodon* – 701 тыс. т; японская креветка *Macrobrachium nipponense* – 272 тыс. т; краб-плавунец *Scylla serrata* – 238 тыс. т; гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* – 234 тыс. т. Суммарно производство этих видов составляет около 95 % всего объёма выращенных в аквакультуре десятиногих ракообразных.

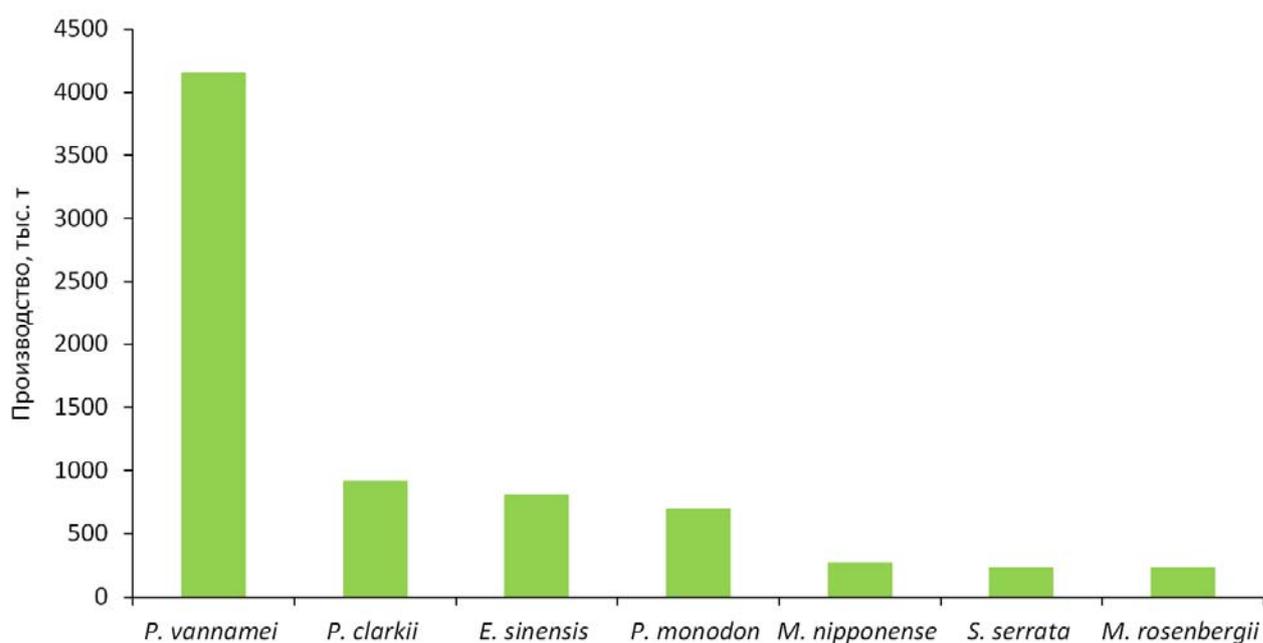


Рисунок 1.5 – Объёмы производства основных видов десятиногих ракообразных в мире в 2016 году (по данным ФАО на 2019 [FAO Fishstat Plus, 2019])

История культивирования основных видов десятиногих ракообразных

Основная масса производства десятиногих ракообразных приходится на различные виды креветок. Первоначально в аквакультуре получили развитие технологии культивирования каридных креветок, в частности *M. rosenbergii*. Культивирование пресноводных креветок было начато в 50-х годах прошлого века в странах Юго-Восточной Азии. Основной предпосылкой интенсификации культивирования явился недостаток природных запасов для удовлетворения непрерывно растущего спроса [New, Valenti, 2000; Briggs, 2006]. При неизменном уровне вылова из естественных водоёмов мировое производство *M. rosenbergii* методами аквакультуры выросло с 18 тыс. т в 1995 г. до 220,3 тыс. т в 2012 г (рис. 1.6). Основными производителями являются страны, расположенные в тропическом регионе, однако неоднократно предпринимались попытки развить аквакультуру этого вида и в странах с умеренным и субтропическим климатом (США, Япония, Англия, Россия), где выращивание начинается в контролируемых условиях и затем продолжается в открытых водоёмах [Супрунович, 1988; Степанов и др., 2000б; Суханова, 1999; Хорошко и др., 2000; Ковачева, 2008; Backhurst, Marker, 1988; New, Valenti, 2000 и др.]. Вместе с тем в начале 2000-х из европейских стран лишь Франция производила существенное (75 тонн в год) количество креветок [Сальников, Суханова, 2000а,б]. В СССР креветка *M. rosenbergii* впервые была завезена в 80-х годах прошлого века из Японии в Грузию на базу ЮгНИРО и в Белоруссию на базу Института биологии АН БССР [Кулеш, Гигиняк, 1990; Задоевко, 1991]. Белорусскими учёными были выполнены исследования по биологии и воспроизводству креветки *M. rosenbergii*, а так же ее выращиванию этой креветки в условиях водоёмов-охладителей Березовской тепловой электростанции [Алехнович, Хижняк, Кулеш, 1985; Хмелева и др., 1988, 1997, 1998 и др.].

Первые опыты по получению товарной креветки в установках с замкнутым водоиспользованием (УЗВ) проведены сотрудниками ВНИИПРХ в 1991 году [Киселёв и др., 1994]. Позднее в условиях аквариального комплекса на ВДНХ с использованием УЗВ [Степанов и др., 2000а; Ковачева, 2001] была получена первая промышленная партия подращенной молоди (200 тыс. шт.) для последующего товарного выращивания в прудах Астраханской области. В дальнейшем проводились исследования возможности выращивания *M. rosenbergii* в рыбоводных прудах Астраханской области в поликультуре с различными видами рыб [Сальников, Суханова, 2000] и в Крыму [Статкевич, 2014, 2015].

Применение современных интенсивных технологий позволяет добиваться биопродуктивности около 3 т/га [Wickins, Lee, 2002]. Особенно перспективно в условиях умеренного климата выращивание креветок в подогретых водах водоёмов-охладителей и в поликультуре с различными видами рыб, например с канальным сомом, тилапией и лещом (США, Израиль) [Eble, 1979; Суханова, 1999; Хмелева и др., 1997, 1985; New, Valenti, 2000;

Дубов, Хорошко, 2002]. Возможно также выращивание креветок в бассейновых комплексах с замкнутой системой водоснабжения [Eble, 1979; Киселёв и др., 1994; Ковачева и др., 1999; Степанов и др., 2000а; Жигин, Калинин, 2000; Ковачева, 2001; Жигин и др., 2004; Жигин, 2011].

Несмотря на первоначально активное развитие и широкое распространение аквакультуры *M. rosenbergii*, на рынке ее потеснили пенеидные креветки. Сначала получило развитие культивирование тигровой креветки *P. monodon*, первые положительные результаты аквакультуры которой были получены в 1970-1975 гг [Kongkeo, 2005]. Аквакультура *P. monodon* развивалась практически параллельно аквакультуре *M. rosenbergii* и белоногой креветки *P. vannamei* (рис. 1.6). На сегодняшний день, однако, более 50% всего объёма продукции приходится на долю именно этого вида. Первый искусственный нерест *P. vannamei* проведён в США в штате Флорида в 1973 году. Науплии были получены от самок, привезённых с побережья Панамы. Несмотря на нестабильность результатов выращивания *P. vannamei*, в Америке наблюдался быстрый рост объёмов аквакультуры этого вида, и уже к 2000 году продукция искусственно полученных креветок составляла 270 тыс. тонн. В связи с риском переноса заболеваний многие страны в первое время не проявляли должного интереса к культивированию *P. vannamei*, но, начиная с 2000 года, мировая аквакультура креветки *P. vannamei* демонстрирует неуклонный рост (рис. 1.6).

Биотехника культивирования *P. vannamei* в целом сходна с таковой для *P. monodon*. Однако ряд конкурентных преимуществ креветки *P. vannamei*, в частности большая устойчивость к заболеваниям и меньший уровень агрессии и каннибализма, для многих производителей стали определяющими при выборе ее в качестве объекта для культивирования. Особенно важным это оказалось для развития культивирования в системах с замкнутым водообменном. Так, максимальный урожай *P. vannamei* в суперинтенсивных культурах может достигать 28–68 т/га/за цикл культивирования [Briggs, 2006], тогда как максимальная продукция для *P. monodon* оценивается лишь в 4 - 15 т/га/год [Kongkeo, 2005].

Интересно, что на фоне постоянного роста аквакультуры креветки *P. vannamei*, объёмы производства двух других традиционных для аквакультуры видов креветок (*P. monodon* и *M. rosenbergii*) в последние годы остаются практически неизменными (рис. 1.6). На данный момент культивирование креветки *P. vannamei* осуществляется более чем в 40 странах. В России также начаты работы по её выращиванию [Ковачева и др., 2018].

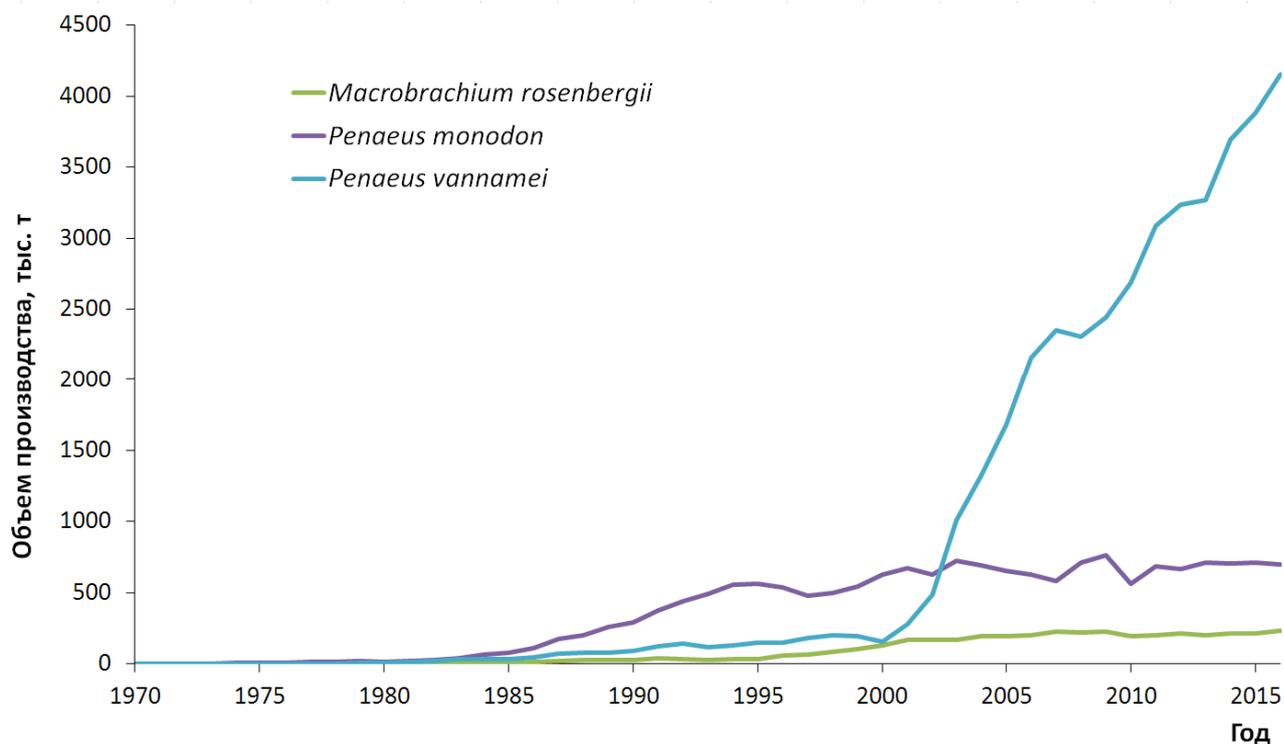


Рисунок 1.6 –Динамика производства трёх видов креветок в аквакультуре (по данным ФАО на 2019 [FAO Fishstat Plus, 2019])

Круглогодичное культивирование креветки *P. vannamei* в открытых водоёмах успешно применяется на западном побережье Мексики, в Центральной и Южной Америке. Сходные климатические и гидрологические условия наблюдаются на восточном побережье Мексики, Центральной Америки и Южной Америки, а также на островах в Карибском море и в западной части Атлантического океана. Подходящие области для аквакультуры вида были выявлены и апробированы в Юго-Восточной Азии и на низких широтах материковой части Китая [Fox, 2018]. Креветку *P. vannamei* также культивируют в системах с замкнутым циклом водоснабжения, что расширяет диапазон возможного расположения хозяйств для выращивания данного вида. Современной тенденцией в аквакультуре *P. vannamei* является её выращивание на базе внутренних вод с низкой солёностью.

Лидирующее место по объёму производства креветки *P. vannamei* в мире занимает Китай (1624 тыс. т). Кроме того, крупнейшими производителями этого вида ракообразных являются: Индия (416 тыс. т), Индонезия (406 тыс. т), Эквадор (403 тыс. т), Вьетнам (318 тыс. тонн), Мексика (130 тыс. т).

Методы товарного выращивания *P. vannamei* могут подразделяться на четыре категории в зависимости от плотности посадки культивируемых особей: экстенсивный, полуинтенсивный, интенсивный, суперинтенсивный. Выход продукции при экстенсивном культивировании составляет 150-500 кг/га за цикл выращивания. В год осуществляют 1-2 цикла культивирования [Briggs, 2006]. Интенсивный метод. Эта система культивирования применяется в Азии и

некоторых странах Латинской Америки. Интенсивные хозяйства, как правило, находятся в приливных зонах, где пруды могут быть полностью осушены и подготовлены к заселению. Кроме того, данный тип хозяйств все чаще располагается на достаточно большом удалении от моря, в местах с низкой солёностью. Продукция интенсивных систем составляет 7000-20000 кг/га за цикл и может достигать значений в 30000-35000 кг/га за цикл. В течение года возможно проведение до 2-3 циклов культивирования до получения товарного продукта.

Суперинтенсивные методы. Недавние исследования, выполненные в США, были направлены на создание суперинтенсивных систем выращивания *P. vannamei* за счёт использования тепличных прудов, лишенных водообмена (только компенсация испарения). Культивирование осуществляют в течение 3-4 месяцев. Выход продукции составляет до 28000-68000 кг/га за цикл культивирования. Темпы роста достигают 1,5 г в неделю, выживаемость 55-91%, средний вес 16-26 г, а кормовой коэффициент – 1,5-2,6. В таких условиях *P. vannamei* может достигать 20 г за 120 дней. Обычный вес, при котором собирают товарных *P. vannamei* – 16-18 г. Как правило, 62% этого веса приходится на мясо абдомена [Треее, 2000]. Примером суперинтенсивного выращивания является система биофлок, характеризующаяся высокой плотностью посадки особей ($>300-500$ экз/м³), низким водообменом и малыми затратами корма за счёт наличия активного ила. Активный ил представляет собой хлопья водорослей, бактерий, простейших и других органических частиц. Кроме того, сообщество биофлока включает зоопланктон и мейобентос, использующих ил в качестве кормовой базы. Благодаря микробиологическому сообществу вода в системе очищается от соединений азота, сводя необходимость подмены воды к минимуму. Хлопья органики и обитающие на них организмы служат дополнительным источником пищи для культивируемых креветок [Hargreaves, 2013]. Как правило, такой тип системы культивирования применим к большим, хорошо аэрируемым прудам (площадью 100-20000 м²). В среднем урожаи креветок находятся в диапазоне 10-50 т/га [Avnimelech, 2012] или 3-7 кг/м² (максимум 10 кг/м² при использовании чистого кислорода) [Hargreaves, 2013]. Эту же технологию используют при выращивании креветок в теплицах в ёмкостях объёмом 250-300 м³, которые могут быть размещены на достаточно большом удалении от побережья. Несмотря на явные преимущества системы биофлок, есть и ряд недостатков: сложность в организации стабильной аэрации, необходимость контроля и поддержания определённого количества взвешенных частиц, активный ил иногда негативно влияет на вкусовые качества товарной продукции [Hargreaves, 2013]. *P. vannamei* очень эффективно использует естественную кормовую базу водоёмов даже в условиях интенсивного культивирования. Затраты на кормление *P. vannamei*, как правило, ниже, чем для хищных *P. monodon*, в связи с меньшей потребностью в белке (18-35% для *P. vannamei* по сравнению с 36-42% для *P. monodon*).

Если для креветок *P. monodon*, *P. vannamei*, *M. rosenbergii* характерно широкое распространение технологий культивирования и большое количество стран – производителей, то в отношении некоторых других видов наблюдается иная картина. Например, китайский мохнаторукий краб *E. sinensis*, фактически, производится и потребляется исключительно в Китае. За пределами Китая он рассматривается как вид, представляющий угрозу для местных сообществ. Китайский мохнаторукий краб входит в список 100 наиболее опасных инвазивных видов [Global Invasive Species Database, 2016]. В Европе с момента непреднамеренной интродукции, произошедшей в 1912 году [Panning, 1939], краб *E. sinensis* зарегистрирован в большинстве приморских стран [Herborg et al., 2003; Spiridonov, Zalota, 2017] и даже проник в водоёмы стран, не имеющих выхода к морю. Его присутствие часто негативно сказывается на местных экосистемах. Все более широкое распространение он получает и в водоёмах России [Борисов, 2012; Spiridonov, Zalota, 2017].

Еще одним видом, производство которого активно развивается в Китае, является японская пресноводная креветка *Macrobrachium nipponense*. Эта креветка имеет значительно более мелкие размеры, чем другой близкий и широко культивируемый вид рода *Macrobrachium* - гигантская пресноводная креветка. Но личинки японской пресноводной креветки способны развиваться в пресной воде, тогда как развитие личинок гигантской пресноводной креветки происходит в воде солёностью 12‰. Упрощение биотехники культивирования, по-видимому, стало тем преимуществом, которое перевесило недостатки (мелкий размер) конечного продукта. В 1960-х годах *M. nipponense* использовалась для акклиматизации в водоемах-охладителях электростанций России, Белоруссии, Молдовы, Казахстана, а в 1986 г. была интродуцирована из водохранилища-охладителя Березовской ГРЭС (Беларусь) в Кучурганское водохранилище (Молдова) [Хмелева и др., 1982, 1997; Свирский и др., 1994; Кулеш, 1992, 2012].

Красный болотный рак *P. clarkii* является традиционным объектом культивирования на юге Северной Америки [Huner, 2002; McClain, Romaine, 2007]. Этот вид отличается неприхотливостью при культивировании и способен переносить достаточно длительный период осушения водоема. Для выращивания красного болотного рака используются как специальные пруды, так и рисовые чеки. Видимо не случайно, что после того, как этот вид был ввезён в Китай, он быстро получил там широкое распространение, а объёмы его культивирования стали расти и превысили объёмы производства в регионах, расположенных в границах его естественного ареала. В Европе данный вид считается нежелательным [Souty-Grosset et al., 2006], так как является переносчиком опасного для местных видов речных раков заболевания - «рачьей чумы» [Huner, 2002], вызываемого грибом *Aphanomyces astaci* Schikora, 1906.

Важным фактором, определяющим окупаемость работ по культивированию любых

объектов, является скорость их роста. Большинство европейских автохтонных видов речных раков растут достаточно медленно. Так, в водоёмах Центральной России раки достигают товарных размеров только на 3-4 год жизни, а в водоёмах южных регионов – в конце второго или в начале третьего года [Черкашина, 2007]. Эти особенности раков не способствует выбору интенсивных методов при их культивировании. Во второй половине XX века работ в СССР и европейских странах выполнен большой объем по исследованию возможности создания интенсивных технологий культивирования автохтонных видов раков [Цукерзис, 1970, 1989; Черкашина, 1994; 2007; Holdich, Lowery (eds), 1988; Ackefors, 1998; Holdich (ed.), 2002; и др.]. Накопленный в Европе опыт показал, что при выращивании автохтонных видов речных раков интенсивные методы культивирования не оправдывают себя и являются нерентабельными [Keller, 1995; Gydemo, 1995; Jussila, 1997 и др.]. Основные причины этого: низкая скорость роста, территориальное поведение и каннибализм. Ориентировочные показатели продуктивности хозяйств для широкопалого рака могут составлять до 300 кг/га в год [Keller, Keller, 1995], а для длиннопалого рака – 300-400 кг/га в год [Brodsky, 1982]. На сегодняшний день основным направлением деятельности является проведение работ по сохранению и восстановлению запасов раков в естественных водоёмах, в том числе с применением методов аквакультуры. Важное внимание уделяется охране и защите автохтонных видов от видов-вселенцев и переносимого ими опасного заболевания - «рачьей чумы», вызываемого грибом *Aphanomyces astaci*, распространение которого было губительно для многих популяций речных раков [Арнольд, 1900; Holdich (ed.), 2002].

Несмотря на активное развитие аквакультуры десятиногих ракообразных, на сегодняшний день существуют перспективы для внедрения новых видов в аквакультуру. При развитии аквакультуры в новых регионах ответственное отношение к экологической безопасности делает приоритетным развитие аквакультуры нативных видов. Изменения, происходящие на потребительском рынке, также могут способствовать расширению списка видов и развитию новых технологий. Например, продажа гидробионтов в живом виде стимулирует развитие технологий предпродажного содержания гидробионтов и транспортировки их в живом виде. В то же время при увеличении спроса востребованной становится не только премиальная продукция, но и более дешёвые варианты, например, мелкие особи, что даёт возможность производителю перейти на укороченный производственный цикл и в результате сократить часть издержек.

В современном мире естественные популяции промысловых видов десятиногих ракообразных часто находятся в депрессивном состоянии [Bell et al., 2005; Hamasaki, Kitada, 2008]. Причинами этого являются нерациональное использование ресурса (перелов) [Bell et al., 2005; Hamasaki, Kitada, 2008], неконтролируемый браконьерский промысел [Долженков,

Кобликов, 2004; Иванов, 2016], конкуренция с видами - вселенцами, новые заболевания [Ackefors, 1998; Souty-Grosset et al., 2006], регулярные загрязнения среды и ее изменение в результате антропогенного использования водоёмов [Шастокас, Цукерзис, 1968; 1972; Рахманов, 1976; Колмыков, 2001; Long et al., 2013; Phillips et al., 2017]. В связи с этим актуальным направлением становится восстановление естественных популяций методами аквакультуры. Такие работы ведутся на самых разнообразных видах десятиногих ракообразных: речных раках [Александрова, 1994; Черкашина, 2002; Алехнович, Кулеш, 2004], омахах [Addison, Bannister, 1994; Bannister, Addison, 1998; van der Meeren, 2005; Beal, Protopopescu, 2012], крабах [Bell et al., 2005; Obata et al., 2006], крабоидах [Stevens et al., 2014; Lyons et al., 2016; Sotelano et al., 2016], креветках [Hamasaki, Kitada, 2006, 2008; Wang, et al., 2006;]. Основным методом при этом может стать создание питомников по получению молоди видов в искусственных условиях для ее дальнейшего вселения в естественные водоёмы с целью восстановления исчезнувших и пополнения существующих популяций.

Важнейшими характеристиками вида являются особенности его жизненного цикла, исследования которых являются необходимой основой для создания эффективных технологий в аквакультуре десятиногих ракообразных. Так, прорыв в исследовании биологии *M. rosenbergii*, позволивший приступить к выращиванию этого вида в аквакультуре, произошёл благодаря работе Shao-Wen Ling, обнаружившего, что развитие личинки этого вида происходит в солоноватоводных районах при солёности 10-20‰ [Ling, Merican 1961; Sandifer et al., 1975]. В то же время сложное и продолжительное личиночное развитие у лангустов, несмотря на существенные усилия, предпринятые японскими исследователями [Murakami et al., 2007], стало препятствием на пути к созданию биотехники их полноциклового культивирования.

Проведение подробных исследований взаимосвязей морфологии и поведения особей и происходящих с ними трансформаций в процессе онтогенеза позволит повысить эффективность существующих и создать новые биотехники культивирования различных видов десятиногих ракообразных в аквакультуре.

Широкий систематический охват и разнообразие биологических особенностей изученных видов позволяют рассчитывать, что установленные в ходе исследований закономерности их биологии и разработанные подходы к оптимизации методов их культивирования могут быть применены для отряда десятиногих ракообразных в целом.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для достижения поставленной цели и решения задач в период с 2002 по 2019 гг. выполнены работы по исследованию функциональной морфологии и поведения десятиногих ракообразных и их изменения в процессе постэмбрионального онтогенеза. Объектом исследования стали 14 видов десятиногих ракообразных (табл. 2.1). Выполненные работы включали как лабораторные исследования, так и большой объем экспериментальных работ.

Таблица 2.1 – Основные направления работ

Вид	Содержание и культивирование в искусственных условиях для исследований функциональной морфологии и поведения		Экспериментальные работы по отработке методов культивирования для получения товарной продукции и молоди для восстановления естественных популяций
	Взрослые особи	Ранние стадии онтогенеза	
Подотряд Плеоцумата			
Infraorder Astacidea			
<i>Astacus astacus</i>			
<i>Pontastacus leptodactylus</i>			
<i>Procambarus clarkii</i>			
<i>Cherax quadricarinatus</i>			
<i>Homarus americanus</i>			
Infraorder Brachyura			
<i>Eriocheir japonica</i>			
<i>Erimacrus isenbeckii</i>			
<i>Chionoecetes opilio</i>			
Infraorder Caridea			
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>			
<i>Pandalus latirostris</i>			
Infraorder Anomura			
<i>Paralithodes camtschaticus</i>			
<i>Paralithodes platypus</i>			
<i>Paralithodes brevipes</i>			
Подотряд Dendrobranchiata			
<i>Penaeus vannamei</i>			

Исследования выполнены по четырём направлениям: изучение морфологии особей на различных стадиях онтогенеза; наблюдение за функционированием морфологических структур в аквариальных условиях; исследование поведения в процессе культивирования видов в искусственных условиях; проведение работ по разработке и отработке биотехник культивирования видов в искусственных условиях на базе береговых бассейновых комплексов. Общая схема исследований представлена на рисунке 2.1. Особенность выполненных исследований заключалась в возможности проведения экспериментальных работ на протяжении большей части постэмбрионального развития в процессе культивирования ранних стадий десятиногих ракообразных в искусственных условиях.

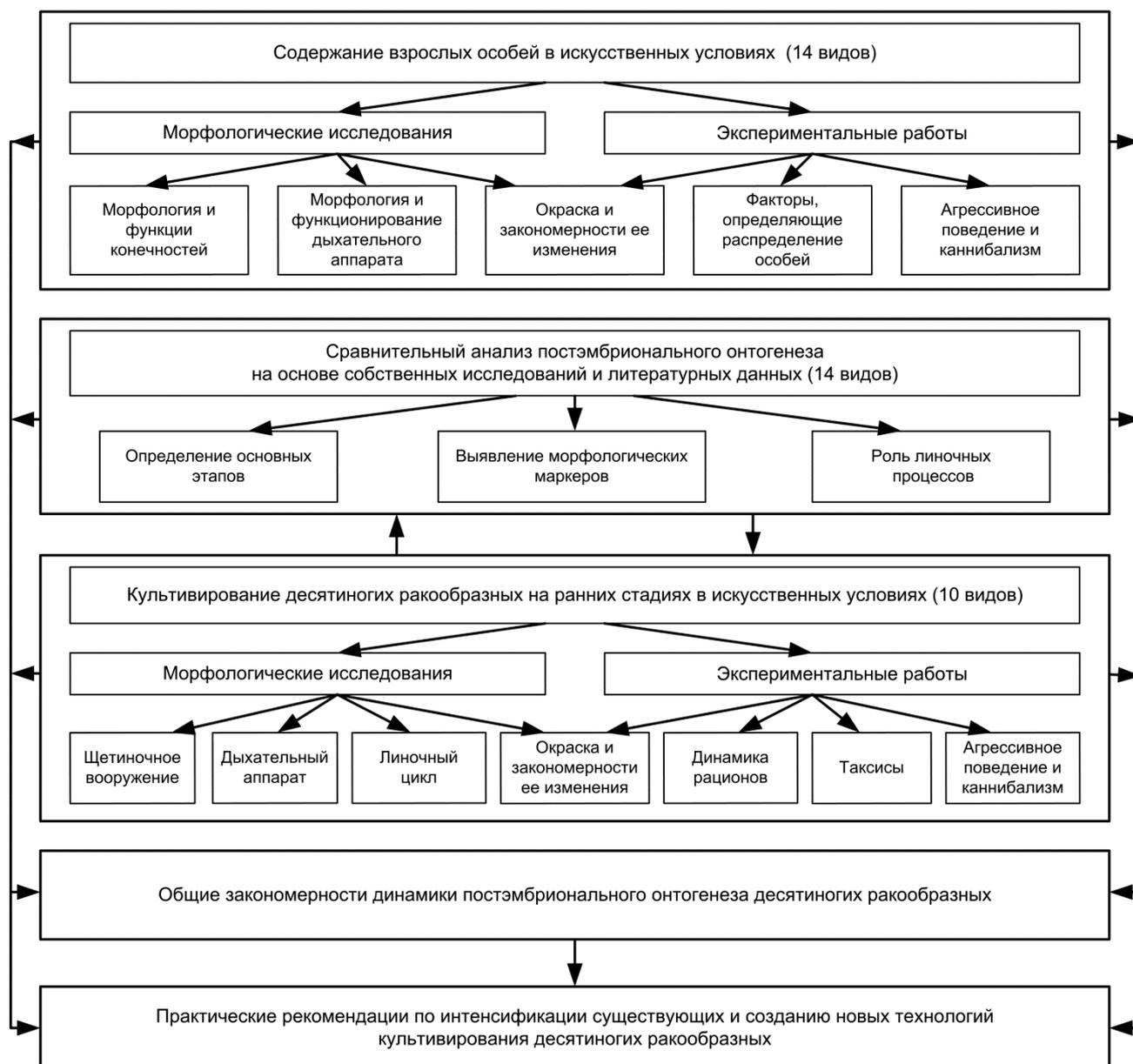


Рисунок 2.1 – Общая схема исследований

2.1. Морфологические исследования

Материал для морфологических исследований получен: в ходе полевых работ, выполнявшихся автором на акваториях Японского и Баренцева морей и пресных водоемах Московской, Псковской и Тверской областей; при проведении автором культивирования ранних стадий, получении и содержании половозрелых особей десятиногих ракообразных в условиях аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО», г. Москва, а также на береговых базах, расположенных на акваториях Японского и Баренцева морей.

При проведении исследований использовались стереомикроскопы МБС-9, МБС-10 (8-48x) с окуляр-микрометром, Nikon SMZ18 (диапазон увеличения $\times 4,5-300$) и микроскопы

проходящего света Биолам Д1 с биноккулярной насадкой АУ-12 (увеличение \times 60-900) и Nikon E200 (увеличение \times 40-1000).

Фотографические изображения живых объектов и отдельных морфологических элементов получены с помощью фотокамер Nikon D90 с объективом Macro 100, Canon G6, Sigma Dp1, Sigma Dp2, Sigma Dp3m, в том числе с использованием дополнительных макроконвертеров (Raynox CM-2000 и Marumi DHG Macro Achromat 200, 330), микроскопа Nikon E200, с модулем для фотографии на базе Nikon D90, стереомикроскопа Nikon SMZ18, оснащённого цифровой фотокамерой DS Fi2, сканера Epson Perfection 4990.

Рисунки щетинок, конечностей, жаберных камер, общих видов личинок и ранней молоди выполнены по фотографиям, полученным с помощью: микроскопа Nikon E200, с модулем для фотографии на базе Nikon D90 Nikon D90; стереомикроскопа Nikon SMZ18, оснащённого цифровой фотокамерой DS Fi2; фотокамер Nikon D90 с объективом Tokina Macro 100 и Canon G6 с использованием дополнительных макроконвертеров (Raynox CM-2000 и Marumi DHG Macro Achromat 200); планшетного сканера Epson Perfection 4990. Выбор используемого оборудования зависел от размера объекта изучения и места проведения исследований. В частности, для проведения исследований в полевых условиях использовали фотокамеры Nikon D90 с объективом Tokina Macro 100 и Canon G6 с использованием дополнительных макроконвертеров (Raynox CM-2000 и Marumi DHG Macro Achromat 200).

Измерение длины тела осуществляли от глазной вырезки до дистальной части тельсона особи. Для определения размера карапакса измеряли: на стадии зоеа у представителей Anomura, Caridea, Brachyura, а так же молоди и взрослых особей Astacidea, Caridea, Penaeidae – длину карапакса (ДК) от глазной вырезки до его заднего края; на стадии глаукотоэ/мегалопы, молоди и взрослых представителей Anomura, Brachyura – ширину карапакса (ШК).

Исследование морфофункциональной организации конечностей включало три основных этапа. На первом этапе проводились наблюдения для выявления основных стереотипов поведения, цепи поведенческих актов и состава конечностей, задействованных для выполнения той или иной функции. На втором этапе на фиксированном материале выполнялся анализ взаиморасположения, строения и щетиночного вооружения конечностей. Третий этап заключался в сопоставлении полученных в результате первых двух этапов данных.

При проведении исследований функционирования конечностей использовались прямые наблюдения за объектами в условиях аквариальной, а также их видеосъёмка (использованы камеры VHS-C Panasonic RX-1, Panasonic NV-DS25EN, Panasonic NV GS-400 и дополнительные макроконвертеры (Raynox CM-2000, Raynox CM-2000 и Marumi DHG Macro Achromat 200)). Обработка и анализ видеоматериалов осуществлялись в программе Adobe Premiere Pro. В общей сложности было отснято и обработано более 30 часов видеоматериалов.

2.2. Экспериментальные работы

Экспериментальные, исследовательские и опытно-промышленные работы осуществлялись на базе бассейновых комплексов, расположенных на акваториях Баренцева и Японского морей, а также в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО», г. Москва.

Работы на побережье Баренцева моря проводились на базе берегового бассейнового комплекса, расположенного в пос. Дальние Зеленцы Мурманской области (рис. 2.2), (далее – бассейновый комплекс в пос. Дальние Зеленцы), принадлежащего ООО «Дальние Зеленцы», спроектированного сотрудниками отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» для выполнения работ по искусственному воспроизводству камчатского краба [Ковачева и др., 2010, 2012]. Кроме того, часть работ по содержанию взрослых особей *P. camtschaticus* выполнено в пос. Видяево в бассейновом комплексе, созданном на базе плавмастерской (рис. 2.3) (далее – бассейновый комплекс в пос. Видяево).



Рисунок 2.2 – Бассейновый комплекс в пос. Дальние Зеленцы Мурманской обл. (Зеленецкая губа Баренцева моря)



Рисунок 2.3 – Бассейновый комплекс в пос. Видяево Мурманской обл. (губа Ура Баренцева моря)

На побережье Японского моря работы проводились в пос. Авангард (зал. Восток Японского моря) на морской биологической станции «Запад» (бассейновый комплекс в пос. Авангард), на которой по техническому заданию, разработанному сотрудниками ФГУП

«ВНИРО», выполнен монтаж и запуск экспериментальной бассейновой установки (рис. 2.4) для проведения совместных работ ФГБНУ «ВНИРО» и Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН в рамках программы: «Сохранение и восстановление запасов промысловых ракообразных на акватории Японского моря, подзоны Приморья методами искусственного воспроизводства» [Ковачева и др., 2012].



Рисунок 2.4 – Бассейновый комплекс в пос. Авангард Приморского края (зал. Восток Японского моря)

Вторым местом проведения работ на побережье Японского моря был завод по производству дальневосточного трепанга ООО «Бионт-К» (рис. 2.5), расположенный на побережье бухты Северной залива Славянка Японского моря (пос. Славянка, Приморский край) (далее бассейновый комплекс в пос. Славянка). Здесь были выполнены экспериментальные работы по исследованию поведения, морфологии и культивирования ранних стадий онтогенетического развития пяти дальневосточных видов: *P. camtschaticus*; *P. platypus*; *P. latirostris*; *E. japonica*; *E. isenbeckii*.

Основные технические характеристики бассейновых комплексов, на которых проводились работы, представлены в таблице 2.2. Для проведения экспериментов и осуществления отработки биотехник содержания взрослых особей и получения молоди в искусственных условиях использовали емкости с различными характеристиками (рис. 2.2, 2.3, 2.4, 2.5) и объемом от 0,25 до 2,8 м³ (табл. 2.2). Для проведения экспериментов с небольшими группами и отдельными особями на ранних стадиях развития использовали емкости объемом воды 0,05-0,1 и 0,8 л (рис. 2.6). Поддержание температуры в экспериментальных емкостях осуществлялось за счёт размещения их в термостатирующих лотках.



Рисунок 2.5 – Бассейновый комплекс пос. Славянка Приморского края (бух. Северная Славянского залива Японского моря)

Таблица 2.2 – Основные характеристики бассейновых комплексов

Географическое положение	пос. Авангард, Приморский край	пос. Славянка, Приморский край	пос. Дальние Зеленцы, Мурманская обл.	пос. Видяево, Мурманская обл.
Акватория	Зал. Восток, Японское море	Бух. Северная Славянского залива, Японское море	Зеленецкая губа, Баренцево море	губа Ура, Баренцево море
Общий объем системы, м ³	5,6	4,5/10	4,7	44,8
Система водоснабжения	проточная	проточная	проточная	проточная
Кол-во выростных бассейнов, шт	6	10/12	6	-
Объем выростного бассейна, м ³	0,45	0,25/0,5	0,45	-
Площадь дна выростного бассейна, м ²	0,8		0,8	-
Водообмен в выростных бассейнах, объемов в сутки	3-4	3-4	3-4	-
Кол-во бассейнов для содержания производителей и взрослых особей, шт	1	2	2	16
Объем бассейна для производителей и взрослых особей, м ³	2,7	2	0,9	2,8
Площадь бассейна для производителей и взрослых особей, м ²	3,9	2	1,8	4
Водообмен в бассейнах для производителей и взрослых особей, объемов в сутки	5-8	5-8	5-8	6-12
Система термостатирования	да	да	да	нет
Механическая фильтрация воды	да	да	да	нет
УФ-стерилизация воды	да	да	да	нет
Производство живых кормов	науплии <i>Artemia</i> sp., микроводоросли	науплии <i>Artemia</i> sp., микроводоросли	науплии <i>Artemia</i> sp.	-



Рисунок 2.6 – Экспериментальные емкости объемом воды 0,05-0,1 и 0,8 л

Существенная часть экспериментальных и исследовательских работ выполнена в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», г. Москва (рис. 2.7) с применением систем замкнутого водоиспользования (УЗВ). В аквариальной ФГБНУ «ВНИРО» выполнены работы со следующими видами пресноводных и морских десятиногих ракообразных: *A. astacus*; *P. leptodactylus*; *P. clarkii*; *C. quadricarinatus*; *H. americanus*; *E. japonica*; *M. rosenbergii*; *P. latirostris*; *P. camtschaticus*.



Рисунок 2.7 – Аквариальная отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» (г. Москва)

В аквариальной отделе аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» для очистки воды от продуктов азотистого обмена использовались внешние фильтры производства ENEIM (Германия) трех модификаций: 2215 (объем 4л, циркуляция 620л/ч); 2217 (объем 6л, циркуляция 1000л/ч); 2260 (объем 18л, циркуляция 1900л/ч). В качестве наполнителей фильтров использовались специализированные губки для биофильтрации, коралловая крошка и биошары. Чаще всего в качестве наполнения фильтров использовали специализированные губки и коралловую крошку в сочетании 1/3. Использование в качестве наполнителя фильтров коралловой крошки было обусловлено необходимостью компенсировать потери кальция, возникающие при линьке ракообразных. Объем используемых биологических фильтров в каждом эксперименте определялся, исходя из планируемой плотности посадки гидробионтов и интенсивности кормления.

Поддержание необходимой температуры в ёмкостях осуществлялось за счёт: аквариумных погружных нагревателей с регуляцией температуры мощностью 200-300 Вт различных производителей; проточных аквариумных холодильников TITAN 2000 и TITAN 4000 производства Aqua Medic (Германия); проточных аквариумных холодильников HC-500A производства Hailea (Китай); проточных чиллеров (имеющих функцию охлаждения и нагрева) HC-1000 ВН и HC-2000 ВН производства Hailea (Китай).

Тип корма и порядок его внесения зависели от условий проведения конкретных экспериментов. Чаще всего для кормления десятиногих ракообразных на ранних стадиях применялись живые науплии артемии (*Artemia* sp.) – оптимальный корм для личинок *P.camtschaticus* [Epelbaum, Kovatcheva, 2005; Ковачева и др., 2005; Кряхова и др., 2011] и *M.rosenbergii* [New, Valenti, 2000; Кулеш, 2010]. Основными кормами, используемыми для кормления молоди и взрослых особей ракообразных, были: комбикорм TetraWaferMix (производства Tetra, Германия), мясо кальмара, личинки хирономид *Chironomus* sp. При кормлении личинок корм вносился 1 раз в сутки – при проведении экспериментальных работ и 2-3 раза в сутки – при выполнении работ по получению молоди крабов в бассейновых комплексах. Кормление взрослых особей осуществляли ежедневно или через день – для некоторых холодноводных видов и самок в период выхода личинок из икры. Кроме того, в экспериментах в качестве кормов использовались: личинки домашней мухи (*Musca domestica*); диатомовые водоросли (*Skeletonema. costatum*, *Thalassiosira nordenskiöldii*); комбикорм TetraMinGranules (производства Tetra, Германия); замороженная рыба (треска, сельдь).

В качестве источников освещения при содержании и культивировании использовались лампы дневного света. В большинстве случаев (если не указано иного) применялся режим освещённости 10-12 свет/12-14 темнота. При проведении ряда экспериментов и выполнении

технологических этапов культивирования применялись точечные источники света. В качестве таких источников служили светодиодные лампы с величиной светового потока 80 лм (20 тыс. лк) и галогеновый оптиковолоконный осветитель мощностью 150 Вт, дающий белый свет интенсивностью $1,1 \times 10^{13}$ квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$ (1000-2000 лк), – эти значения попадают в диапазон освещенности верхнего горизонта воды (0-15 м) в естественной среде обитания ранних стадий развития крабоида *P. camtschaticus* [Shirley, Shirley, 1988].

Для проведения экспериментов с морскими гидробионтами в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» использовали искусственную морскую воду, приготовленную на основе морской соли HW Marinemix Professional (Германия)) и Red Sea CORAL PRO (Израиль), разведённой в водопроводной воде, пропущенной через установку обратного осмоса «Осмо СМВ Рона-250» (Россия).

Определение массы особей ранних стадий развития проводили на электронных весах Acculab ALC-210d4 с точностью до 0,001 мг, молоди и взрослых особей ракообразных массой до 150 г - на электронных весах Kern EW150-3М с точностью до 0,01 мг, для взвешивания крупных особей использовали различные модели электронных весов с точностью от 1 до 10 г.

Для определения сухого веса личинок и ранней молоди десятиногих ракообразных группу из 15 особей или 50 экз. (личинные экзувии) высушивали в сушильном шкафу СШ-3 на листе алюминиевой фольги при температуре 60°C до постоянной массы. Взвешивание проводили на электронных весах Acculab ALC-210d4 с точностью до 0,001 мг.

В общей сложности по теме диссертационной работы выполнено 50 экспериментов. Ниже приведены перечень и методика экспериментов в соответствии с порядком их изложения в тексте диссертации.

Эксперимент 3.1 по исследованию возможности лецитотрофного питания у личинок *P. camtschaticus* выполнен на базе бассейнового комплекса в пос. Авангард. Материалом для данного исследования послужили зоза I *P. camtschaticus* непосредственно после вылупления, полученные от одной самки. Личинок содержали в индивидуальных емкостях объемом 50 мл, установленных в термостатирующей лотке. Температура соответствовала температуре в естественной среде и в среднем составляла 3,2 °С, соленость находилась на уровне 30-31‰, режим освещения - 12 свет/12 темнота. Ежедневно производили полную замену воды, что обеспечивало поддержание гидрохимических показателей в пределах допустимых, при этом воду пропускали сквозь фильтр с максимальным размером ячеек 50 микрон, для того чтобы исключить попадание кормовых объектов.

Выполнено четыре варианта эксперимента по 20 личинок в каждом, отличавшихся сроками начала внесения корма: 1. начало кормления в первый день после вылупления; 2.

начало кормления на третий день после вылупления; 3. начало кормления на пятый день после вылупления; 4. без кормления. В качестве корма использовались науплии *Artemia* sp. Корм вносился один раз в сутки из расчета 200 (± 20) науплиев на емкость. Продолжительность эксперимента составила 23 дня для первых трех вариантов и 28 сут для варианта с отсутствием кормления. Ежедневно проводили учет случаев линьки и гибели особей. По окончании эксперимента определена длина карапакса личинок.

Для определения статической значимости различий результатов при сравнении скорости роста и продолжительности развития использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни.

Эксперименты 3.2 и 3.3 по исследованию пищевой активности и по изучению влияния времени начала кормления на рост и выживаемость личинок *M. rosenbergii* выполнены в аквариальной отделе аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Личинок, полученных от одной самки, выращивали в выростной емкости (объем 200 л). Температура воды в емкости составляла 28-29°C, соленость - 11-12‰, режим освещения 12 свет/12 темнота. В качестве корма для личинок использовались живые науплии артемии, являющиеся основным кормом для первых личиночных стадий *M. rosenbergii* при ее разведении в условиях аквакультуры [New, Valenti, 2000]. Ежедневно определяли стадии развития личинок в выростной емкости (выборка 50-100 особей), отслеживали изменение количества желтка в головогруды личинок, отбирали личинок для исследования морфологии (при изучении морфологии личинок использовали микроскоп Nikon E200 (40-400x)). Эксперименты выполнены в пластиковых емкостях объем воды 50 или 100 мл, для поддержания необходимой температуры экспериментальные емкости размещали в термостатирующей лотке. Условия содержания в экспериментальных емкостях соответствовали условиям в выростном аквариуме.

В первые четверо суток после вылупления определяли активность захвата корма у зоа I и II (эксперимент 3.2). Для этого один раз в сутки из выростного аквариума в экспериментальную емкость (объем воды 100 мл) отсаживали 40-50 личинок. Личинок в течение 2 ч содержали без корма (этого времени достаточно, чтобы желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) всех личинок полностью очистился от остатков пищи), затем в емкость вносили корм из расчета 5-6 тыс. науплиев артемии на литр. Через 20 мин все содержимое емкости фиксировали формалином. Полупрозрачные покровы позволяют легко увидеть остатки науплиев в ЖКТ личинок. Используя стереомикроскоп МБС-10 (8-48x), определяли соотношение поевших и голодных личинок. Двухминутная экспозиция выбрана в связи с тем, что за это время часть корма уже может перевариться личинками, о чем свидетельствовало наличие корма в кишечнике личинок и появление в экспериментальной емкости фекальных пеллет.

Кроме того, ежедневно проводили визуальные наблюдения за личинками в присутствии корма (продолжительностью 30-60 мин). Личинок и науплии артемии помещали в чашку Петри ($d=5$ см), наблюдения велись при помощи стереомикроскопа МБС-10 (8-32х).

Для определения влияния времени начала кормления на рост и выживаемость личинок (эксперимент 3.3) в первые сутки после вылупления 60 зоеа I отсадили в индивидуальные емкости (объем воды 50 мл). На протяжении эксперимента температура воды составляла 30°C ($\pm 1^{\circ}\text{C}$), один раз в сутки производили полную замену воды, что обеспечивало поддержание гидрохимических показателей в пределах допустимых. Проведено три варианта эксперимента (по 20 личинок в каждом), отличавшихся сроками начала внесения корма: 1. начало кормления в первые сутки после вылупления; 2. начало кормления на вторые сутки после вылупления; 3. начало кормления на четвертые сутки после вылупления. Фактически, такое внесение корма соответствовало началу кормления с начала второй стадии, с середины второй стадии и с начала третьей стадии соответственно. Корм вносился один раз в сутки из расчета 200 (± 20) науплиев артемии на емкость. Ежедневно проводили учет погибших особей. Продолжительность эксперимента составила 10 суток. По окончании эксперимента определены выживаемость, стадия развития и длина карапакса личинок. Оценку статистической значимости различий в выживаемости проводили при помощи точного критерия Фишера, а при сравнении скорости роста и развития использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни.

Для сравнения окраски взрослых особей и молоди ракообразных в экспериментах 5.1-5.6 использовали фотографии и программу Adobe Photoshop CS6. Для всех фотографий выполнялась коррекция цвета по эталону, после чего на спинной части второго сегмента в цветовом пространстве Lab измеряли показатели, характеризующие окраску особи. Сходная методика оценки цвета особей с использованием цветового пространства CIELab ($\text{CIE } L^*a^*b^*$) применялась при изучении креветок *Penaeus monodon* [Wade et al., 2012], *Penaeus vannamei* [Parisenti et al., 2011] и омара *Homarus americanus* [Tlusty, 2005].

В цветовом пространстве Lab координатой L задана светлота (изменяется от 0 до 100, то есть от самого темного до самого светлого), а хроматическая составляющая – двумя декартовыми координатами a и b. Первая обозначает положение цвета в диапазоне от зеленого до красного, вторая – от синего до желтого. В нашем исследовании показатель L лучше всего характеризовал изменения в интенсивности окраски особей, значения хроматической составляющей менялись не столь существенно. Чем интенсивнее (темнее) окрашена особь, тем ниже значения показателя. После термической обработки интерпретация показателя менялась на противоположную: чем интенсивнее (ярче, краснее) окраска особи после варки, тем выше были показатели L.

Эксперимент 5.1 по исследованию влияния цвета емкости содержания на окраску креветок *M. rosenbergii* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». В черную и белую емкости высадили 30 особей креветок, содержавшихся до этого в емкости синего цвета. Продолжительность эксперимента составила 40 суток. Всех особей в начале и в конце эксперимента сфотографировали для оценки и сравнения окраски. Случайную выборку (5 особей для каждого варианта эксперимента) подвергли термической обработке и сфотографировали.

Эксперимент 5.2 по исследованию влияния освещенности на окраску креветок *M. rosenbergii* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». В две черные емкости высадили по 12 особей креветок, содержавшихся до этого в емкости синего цвета. Освещённость емкостей отличалась. В первом случае в дневное время она составляла 200 лк, во втором – менее 1 лк. Продолжительность эксперимента составила 14 суток. Всех особей в начале и в конце эксперимента сфотографировали для оценки и сравнения окраски.

Эксперимент 5.3 по исследованию динамики изменения окраски креветок *M. rosenbergii* на длительном временном интервале (несколько суток) выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» (рис. 2.8). Содержавшихся в черной емкости 7 особей креветок высадили в белую емкость, а 7 особей - из белой емкости в черную. В качестве контроля использовали по 7 особей, оставшихся в черной и белой емкостях. Особей сфотографировали на 1, 2, 5 и 10 сут эксперимента. На 5 и 10 сут эксперимента из каждого варианта по две особи были подвергнуты термической обработке. Морфологические различия между особями позволяли идентифицировать их на протяжении всего эксперимента. Это дало возможность проследить изменение окраски индивидуально для каждой особи.

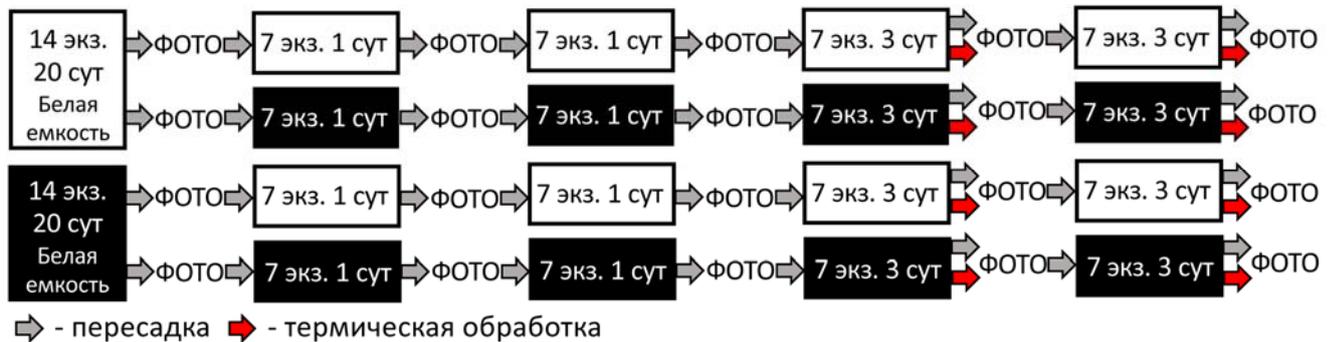


Рисунок 2.8 – Схема эксперимента 5.3 по исследованию динамики изменения окраски креветок *Macrobrachium rosenbergii* на длительном временном интервале

Эксперимент 5.4 по исследованию динамики изменения окраски креветок *M. rosenbergii* на коротком временном интервале (несколько часов) выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» (рис. 2.9). Молодь креветки в течение 20 сут

содержали в двух емкостях белого и чёрного цвета при интенсивности освещения 200 лк и режиме 12 ч света / 12 ч темноты. После этого перед утренним включением света особи из каждой емкости были разделены на три группы. Первую группу из каждой емкости сразу же сфотографировали в живом и варённом виде. Вторая группа из каждой емкости была пересажена в емкость противоположного цвета: из белой – в чёрную, из чёрной – в белую. Третью группу особей оставили в емкостях, в которых они содержались до этого момента. Спустя 5 ч особи из всех четырех вариантов были сфотографированы в живом и варённом виде.

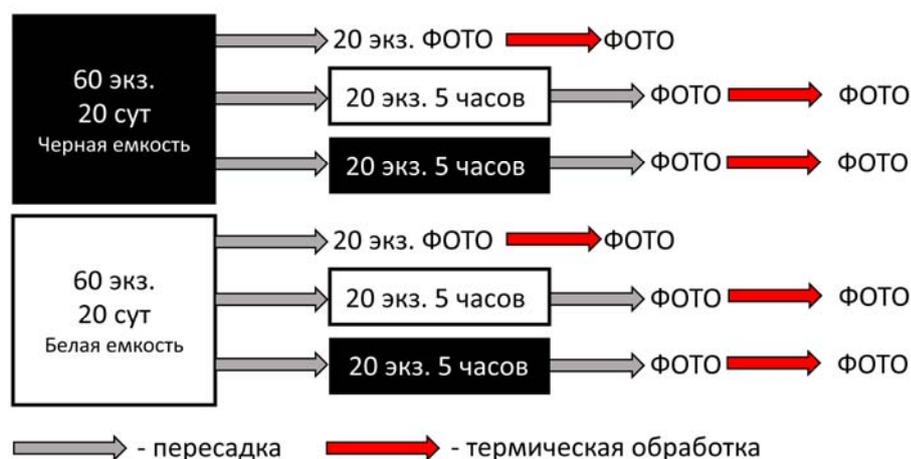


Рисунок 2.9 – Схема эксперимента 5.4 по исследованию динамики изменения окраски креветок *Macrobrachium rosenbergii* на коротком временном интервале

Кормление креветок в экспериментах 5.1-5.4 проводилось комбикормом TetraWaferMix по одинаковой схеме, освещение включалось на 12 ч в сутки.

Эксперимент 5.5 по исследованию влияния цвета дна и субстратов на окраску раков *S. quadricarinatus* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Половозрелые особи рака *S. quadricarinatus* содержались в течение более трёх месяцев в ёмкостях чёрного и светло-серого цвета. При кормлении обеих групп особей использовали комбикорм TetraWaferMix (производства Tetra, Германия).

Эксперимент 5.6 по исследованию влияния типа корма на окраску раков *S. quadricarinatus* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». В три одинаковые емкости черного цвета (объем 180 л) было высажено по 20 особей молоди рака *S. quadricarinatus* (средняя масса $2,1 \pm 0,2$ г). Первую группу раков кормили комбикормом TetraWaferMix. Вторую группу – личинками мух *M. domestica*. У раков из третьей группы половину рациона (по сухому весу) составлял комбикорм TetraWaferMix, а половину – личинки мух. Продолжительность эксперимента составила 58 сут. По его окончании все особи были сфотографированы для оценки и сравнения окраски.

Эксперименты 5.7-5.12 по исследованию реакции хроматофоров зоза и глаукотоз *P. camtschaticus* на изменение освещённости и окраску ёмкостей выполнены в аквариальной

отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» (эксперименты 5.7; 5.8; 5.11) и на базе бассейнового комплекса в пос. Славянка (эксперименты 5.9; 5.10; 5.12). Для выполнения экспериментов из выростных ёмкостей личинок или глаукотоз *P. camtschaticus* пересаживали в ёмкости объёмом 100 мл по 5 экз. на ёмкость и размещали при различном освещении в зависимости от условий эксперимента. Температура в экспериментальных ёмкостях соответствовала температуре в выростных ёмкостях (7-8 °С). Каждый вариант эксперимента был выполнен в четырёх повторностях.

По окончании эксперимента оценивалось распределение пигмента в хроматофорах особей по трех балльной шкале (рис. 2.10), отражающей распределение гранул пигмента по отросткам хроматофоров: 1 - пигмент сконцентрирован в центре хроматофора, хроматофоры в виде плотных маленьких шариков или с одним-двумя выростами; 2 - пигмент распределён по части отростков хроматофора, хроматофоры звездчатой формы с отростками; 3 – пигмент полностью распределён по хроматофору, хроматофоры с длинными, сильно разветвленными отростками (вплоть до образования сплошной паутины). Подобные системы оценки были использованы при изучении хроматофоров у ракообразных и другими исследователями [O'Halloran, 1990; Tume et al., 2009; Fuhrmann et al., 2011].

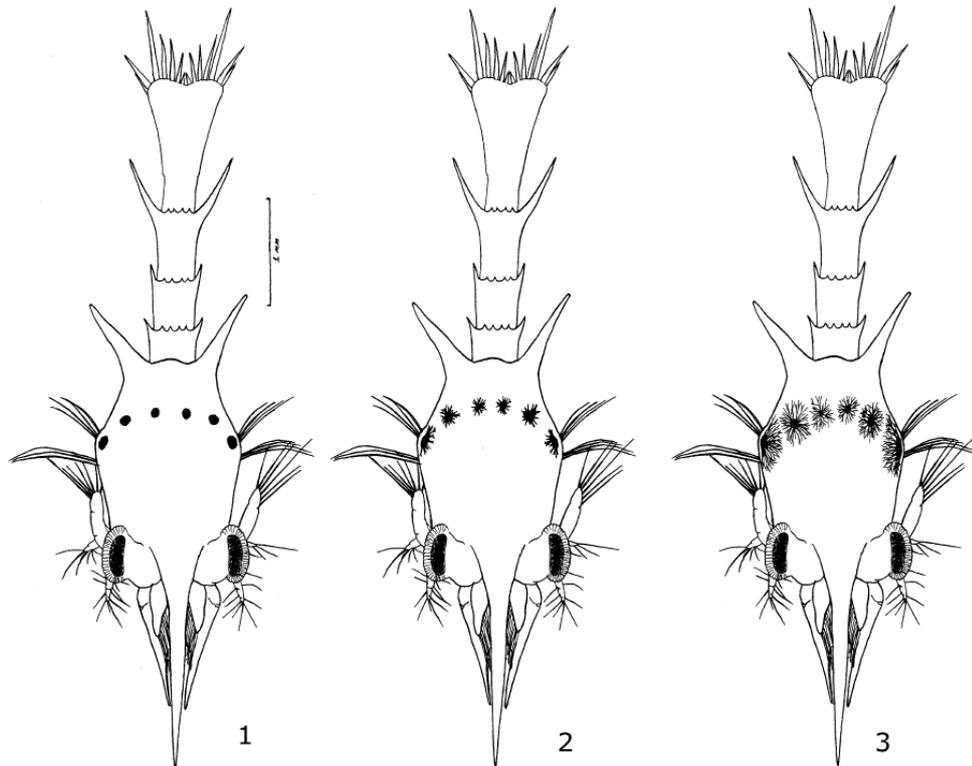


Рисунок 2.10 – Распределение пигмента в хроматофорах личинок *P. camtschaticus*:

1 - пигмент сконцентрирован в центре хроматофора в виде плотных маленьких шариков; 2 – пигмент распространяется по отросткам, хроматофоры звездчатой формы с отростками; 3 - пигмент распределён по всему хроматофору, хроматофоры с длинными, сильно разветвленными отростками

Оценка распределения пигмента в хроматофорах проводилась при помощи стереомикроскопа МБС-10 и/или макрофотографий. У личинок фотографировали латеральную область карапакса. Чтобы избежать возможной реакции хроматофоров на изменение освещенности при проведении фотосъемки, личинок фиксировали. В емкость с личинками добавляли 10% раствор формальдегида до момента утраты личинками подвижности. При этом окраска, распределение гранул пигмента в хроматофорах и прозрачность тканей личинок оставались неизменными в течение как минимум следующих 5-10 мин, необходимых для проведения съемки. Для оценки статистической значимости различий в распределении пигмента в хроматофорах применяли непараметрический U-критерий Манна-Уитни.

Эксперимент 5.7 выполнен с личинками на стадиях зоэа I и зоэа III. Распределение пигмента в хроматофорах оценивали в начале эксперимента и через 30 мин. экспозиции при ярком освещении (около 40 тыс. лк).

Эксперимент 5.8 выполнен с личинками на стадии зоэа I. После длительной (несколько часов) экспозиции при ярком освещении (около 40 тыс. лк) личинок размещали в темноте. Распределение пигмента в хроматофорах оценивали в начале эксперимента, через 60 и 450 мин. пребывания личинок в темноте.

Эксперимент 5.9 по изучению влияния интенсивности освещения выполнен на личинках стадии зоэа II. Исследовано влияние четырех вариантов освещенности: 80-85 тыс. лк – прямой солнечный свет; 2-3 тыс. лк – непрямой солнечный свет (тень); 30-40 лк – низкая освещенность; 0 лк – темнота. Для проведения эксперимента личинок отбирали из выростных бассейнов. До этого момента они находилась в темноте в течение 8-10 ч. Личинок экспонировали в течение 2 ч при одном из вариантов освещенности.

Эксперимент 5.10 по исследованию функционирования хроматофоров в зависимости от цвета емкости выполнен на личинках стадии зоэа II. Личинок размещали в емкостях со стенками белого цвета и стенками, обтянутыми черным пластиком. Емкости устанавливали под источником освещения 20 тыс. лк. Время экспозиции составило 2 ч.

Эксперимент 5.11 выполнен с глаукотэ. Распределение пигмента в хроматофорах оценивали в начале эксперимента и через 30, 60, 120 мин экспозиции при ярком освещении (около 40 тыс. лк).

Эксперимент 5.12 по изучению влияния интенсивности освещения выполнен на глаукотэ. Исследовано влияние трех вариантов освещенности: 80-85 тыс. лк – прямой солнечный свет; 2-3 тыс. лк – непрямой солнечный свет (тень); 0 лк – темнота. Для проведения эксперимента личинок отбирали из выростных бассейнов. До этого момента они находилась в темноте в течение 8-10 ч. Личинок экспонировали в течение 2 ч при одном из вариантов освещенности.

Эксперимент 5.13 по исследованию влияния освещения на окраску личинок креветки *Macrobrachium rosenbergii* выполнен в аквариальной отделе аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Окраска личинок стадии зоеа VII исследована после 12 ч пребывания в темноте и после 15, 60 и 300 мин экспозиции при освещенности 400 лк.

Эксперимент 6.1 по исследованию личиночного цикла у личинок *P. camtschaticus* выполнен на базе бассейнового комплекса в пос. Авангард. Личинки *P. camtschaticus* 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. Температуру воды на протяжении эксперимента поддерживали в диапазоне 7-8°C. Солёность поступавшей из моря воды составляла 30-34‰.

Для исследования личиночного цикла 1 раз в 2 суток из выростной емкости отбирали личинок на всех стадиях зоеа, за исключением стадии зоеа III, когда материал отбирали ежедневно. Продолжительность экспериментальных работ составила 35 сут. Материал фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. С помощью микроскопа Nikon E-200 (увел. x200-400), оснащенного модулем для фотографирования на основе камеры Nikon D90, у личинок обследовали и фотографировали тельсон, мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды I. Для каждой пробы обработана выборка из пяти особей. Длина карапакса личинок стадий зоеа I-IV (от конца рострума до заднего края карапакса без учета шипов) измерена у 20 особей каждой стадии.

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 с многослойной структурой. По этой причине некоторые подпериоды личиночного цикла были объединены, как это сделали авторы, работавшие с личинками креветки *Macrobrachium amazonicum* [Hayd et al., 2008] и краба *Maja brachydactyla* [Gueraoa et al., 2010].

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

Поздний послелиночный период (B) – кутикула становится более жесткой, ткани эпидермиса начинают концентрироваться вдоль поверхности кутикулы.

Межлиночный период (C) – 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

эпидермальный 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.

Эксперименты 6.2 и 6.3 по исследованию роста ранних стадий жизненного цикла крабоидов *Paralithodes camtschaticus* и *Paralithodes platypus* выполнены на базе бассейнового комплекса в пос. Славянка. Личинки *P. camtschaticus* и *P. platypus* получены от самок, отловленных в заливе Петра Великого. Для проведения экспериментов с личинками использовали емкости двух типов: 20 емкостей (объем воды 100 мл) для индивидуального содержания и 2 выростные емкости (объем воды 200 л) для получения молоди (плотность посадки 100 особей на литр). Разница в возрасте посаженных в каждую емкость личинок составляла не более 12 ч. В емкостях с индивидуально содержавшимися особями ежедневно производили полную смену воды, а в выростных емкостях подмену воды осуществляли два раза в сутки из расчета 2-4 объема емкости. Соленость поступавшей из моря воды составляла 30-34‰. Верхняя граница температурных значений зависела от температуры входящей воды и температуры помещения, специальных устройств для охлаждения воды не использовали. Для исследования динамики размерно-весовых показателей в течение межлиночного цикла особей отбирали из емкостей объемом 200 л: после линьки, в середине стадии и перед линькой (рис. 2.11). Если промежутки между линьками составляли более 7 суток, отбирали дополнительные пробы. Определяли сухой вес и длину карапакса особей, которую измеряли от глазной вырезки до заднего края карапакса (без учёта длины роострума и шипов на заднем крае).

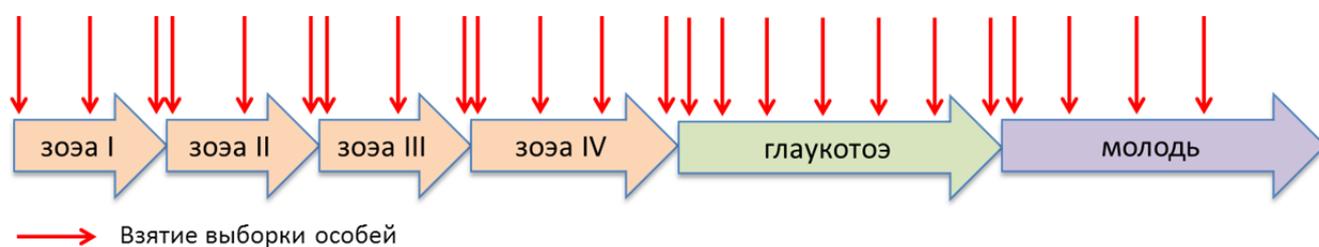


Рисунок 2.11 – Схема отбора проб ранних стадий *Paralithodes camtschaticus* и *Paralithodes platypus* для определения динамики сухого веса

Эксперименты 6.4 и 6.5 по исследованию роста молоди *Paralithodes camtschaticus* в первый год жизни выполнены на базе бассейнового комплекса в пос. Славянка. Молодь, полученную в искусственных условиях, содержали в емкостях объемом 100мл индивидуально

(эксперимент 6.4) и группами в садках, установленных в естественной среде. Садки представляли собой деревянный каркас, обтянутый пластиковой сеткой с ячейей 1,5 мм, объемом 30 л (рис. 2.12 А). В качестве субстрата использовали красную водоросль анфельцию *Ahnfeltia* sp.. Плотность посадки составляла 50 особей на садок. Шесть садков разместили непосредственно в месте выпуска молоди, подвесив их в толще воды на небольшом расстоянии от дна на системе якорей (рис. 2.12).

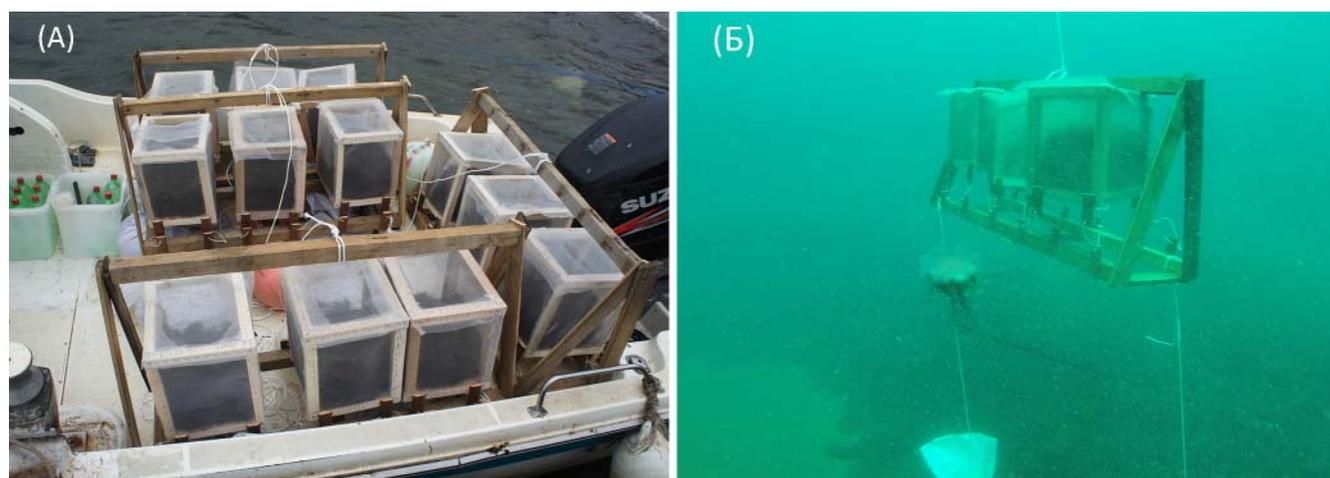


Рисунок – 2.12 А – Экспериментальные каркасные садки; Б – расположение экспериментальных садков в море (фото Печёнкина Д.С. и Колесник С.В.)

Для определения выживаемости и изменения размерно-весовых показателей молоди на 10 и 30 сут были подняты по два садка. Всех обнаруженных в садках особей фиксировали 4% раствором формальдегида, после чего измеряли ширину карапакса, определяли массу и наличие повреждений. Через 80 сут был поднят один садок. Все обнаруженные особи были сфотографированы и измерены в живом виде, после чего садок с молодью был установлен в исходном месте. Через 139 сут было поднято два садка. Молодь была измерена и сфотографирована в живом виде, после чего рассажена в садки по 5 и 10 особей на садок и возвращена в природную среду. В дальнейшем подъем садков и измерение крабов проводили на 330 и 500 сут.

Эксперимент 6.6 по исследованию динамики суточного рациона личинок *Paralithodes camtschaticus* выполнен на базе бассейнового комплекса в пос. Авангард. Для проведения эксперимента были отобраны 20 личинок на стадии зоза III, которых содержали в индивидуальных емкостях с объемом воды 50 мл. Температуру в емкостях с личинками поддерживали в диапазоне 7–8°C. Использование в качестве корма науплиев *Artemia* sp. позволило обеспечить высокую точность при внесении корма и учете непотребленных остатков. Корм вносили один раз в сутки из расчета 100 науплиев на одну особь. Перед внесением корма воду в емкости меняли. Спустя сутки определяли количество съеденного

корма. Наблюдения продолжались до момента перехода всех особей на стадию глаукотоз (20 сут). Анализировали данные по рационам особей, успешно прошедших все линьки – 18 особей.

Эксперимент 6.7 по исследованию динамики суточного рациона молоди *Paralithodes camtschaticus* выполнен на базе бассейнового комплекса в пос. Дальние Зеленцы. Для эксперимента была отобрана молодь, находящаяся в конце стадии 1, которую содержали в индивидуальных емкостях с объемом воды 100 мл. Температуру в емкостях поддерживали в диапазоне 9–10°C. Методика измерения рациона соответствовала эксперименту 6.6. Продолжительность данного эксперимента – 29 сут; за это время особи перелиняли 2 раза. Анализировали данные по рационам особей, успешно прошедших все линьки – 16 особей.

В экспериментах 6.6 и 6.7 для определения достоверности различий между количеством пищи, потребляемой особями в разные периоды линочного цикла, использовали t-критерий Стьюдента для двух связанных групп.

Эксперименты 7.1 и 7.2 по исследованию фото- и геотаксиса ранних стадий *Paralithodes camtschaticus* выполнены в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Личинки *P. camtschaticus* получены от самок, отловленных в акватории Баренцева моря. Личинок содержали при температуре 6°C, глаукотоз и ювенильных особей – при 10°C. Личинок кормили науплиями *Artemia* sp., молодь - мясом кальмара и личинками *Chironomus* sp.. Выращивание всех возрастных стадий проводили в условиях естественного светового дня.

Эксперименты проводили в комнате без внешних источников света. В качестве камеры для наблюдений использовали горизонтальную трубку (1 м × 46 мм) (рис. 2.13 А, Б) или вертикальную трубку (0,5 м × 46 мм) (рис. 2.13 В-Е) из прозрачного экструзионного органического стекла. Один конец трубки закрывали черной матовой резиновой пробкой, а второй конец трубки – тонкой прозрачной пластинкой. Опытная установка включала галогенный оптоволоконный осветитель мощностью 150 В с интенсивностью белого света 2×10^{13} квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$ (1000-2000 лк) Интенсивность света регулировали за счет применения фотографических светофильтров нейтральной плотности, уменьшающих интенсивность света в 500 и 2500 раз. Интенсивность света измеряли портативным флюорометром (РАМ-2000, WALZ, Effeltrich, Германия).

Перед проведением наблюдений камеры наполняли водой из емкостей, в которых содержались гидробионты. После этого экспериментальные особи помещались в центр горизонтальной камеры через специальные отверстия, а в вертикальной камере – в ее верхнюю часть (рис. 2.13). При изучении совместного влияния фото- и геотаксиса особь светом фонаря привлекали ко дну вертикальной камеры. Для исследований отбирали только активных ракообразных без видимых повреждений. По всей длине экспериментальных камер была нанесена разметка с шагом 10 см. После включения источника света через строго определенные

промежутки времени фиксировали число личинок в каждой десятисантиметровой секции. Фотоответ измеряли как разницу между средним начальным и средним заключительным положением группы экспериментальных особей. В контроле к экспериментам, поставленным по данной методике, гидробионтов также помещали в вышеописанные камеры, однако световой раздражитель полностью отсутствовал.

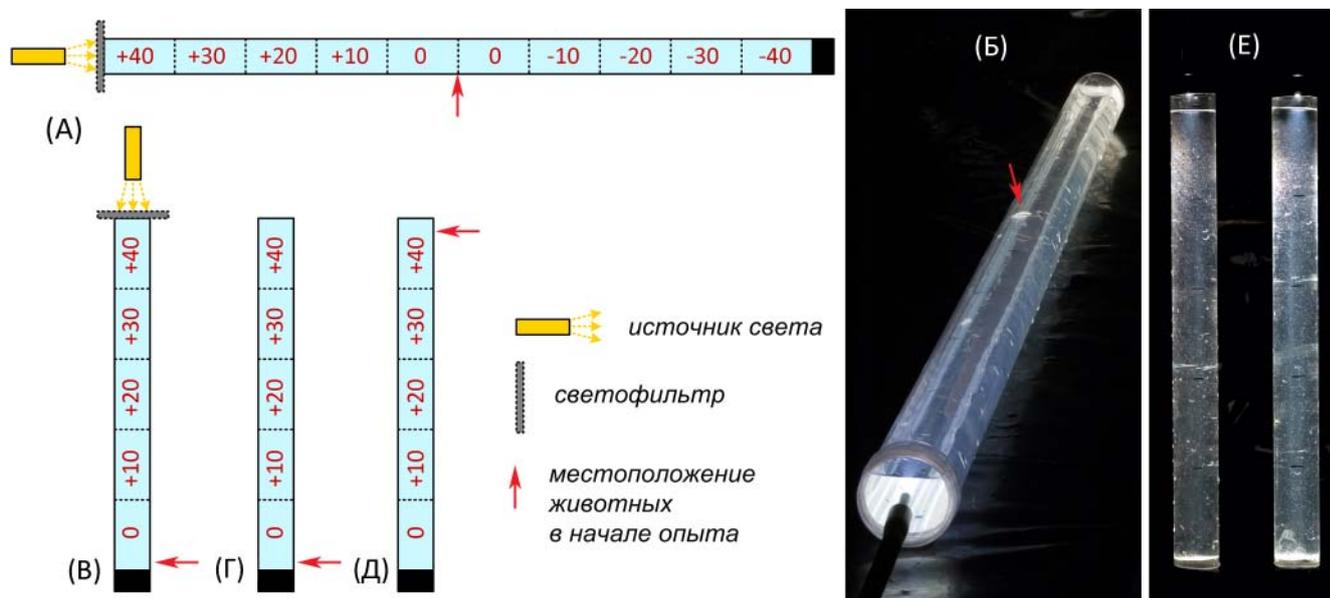


Рисунок – 2.13 Схема и общий вид экспериментальных установок для изучения фото- и геотаксиса: горизонтальная камера (А, Б); вертикальная камера (В-Е)

В эксперименте 7.1 исследована реакция на свет различной интенсивности зоэа I-IV, глаукотэ и молоди I, II и IV-V стадий. Число экспериментальных особей составляло от 5 до 10 экземпляров в разных повторностях. Положение особей фиксировали через 1, 5, 10 и 30 мин.

Эксперимент 7.2 выполнен на стадиях, способных перемещаться в тоще воды: презоэа, зоэа I-IV и глаукотэ. Каждый вариант эксперимента включал в себя несколько индивидуальных наблюдений, выполненных на разных особях (табл. 2.3). Положение особей фиксировали через 1, 5 и 10 мин. В вариантах экспериментов 7.1 и 7.2, проводимых в темноте и при минимальной освещённости, положение особей фиксировали только через 10 мин. после включения общего освещения. В общей сложности выполнено 48 вариантов экспериментов 7.1 и 7.2, отличающихся положением камеры для наблюдения, интенсивностью источника света, стадиями развития особей (табл. 2.3). В опытах задействовано около 600 особей от презоэа до IV-V ювенильной стадии. Для определения значимости различий между повторностями экспериментов использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни.

Таблица 2.3 – Схема экспериментов по фото- и геотаксису у *Paralithodes camtschaticus* на ранних стадиях развития

Условия эксперимента:	горизонтальная камера				вертикальная камера			
интенсивность света, квант см ⁻² сек ⁻¹	2 × 10 ¹³	4 × 10 ¹⁰	8 × 10 ⁷	0	2 × 10 ¹³	4 × 10 ¹⁰	0	0
начальное положение особей в эксперименте	середина				низ			верх
Стадия развития:	Число особей в повторности * Число повторностей							
презоза	-	-	-	-	1*5	-	1*5	1*1
зоа I	10*2	10*2	10*2	10*1	1*6	1*6	1*11	1*9
зоа II	10*2	10*2	10*3	10*1	1*5	1*5	1*10	1*9
зоа III	10*2	10*2	10*3	10*1	1*5	1*4	1*7	1*5
зоа IV	10*2	10*2	10*3	10*1	1*8	1*6	1*14	1*10
глаукотоз	5*1	5*1	-	-	-	1*13	1*2	1*7
молодь I	10*2	10*2	-	10*1	-	-	-	-
молодь II	5*2	5*2	-	10*1	-	-	-	-
молодь IV-V	5*2	5*2	-	-	-	-	-	-

Эксперимент 7.3 по исследованию фототаксиса в группах особей *P. camtschaticus* на ранних стадиях развития при последовательной смене интенсивности освещения выполнен на базе бассейнового комплекса в пос. Славянка. Исследование реакции личинок стадии зоа III *P. camtschaticus* на свет проводили в емкости (объемом воды 10 л) белого цвета, которую с интервалом в 10 мин перемещали в условия с разной освещённостью: низкая освещённость (20-50 лк; источник освещения – лампы дневного света); темнота; низкая освещённость (20-50 лк); полуденное солнце в тени (1,5-3,0 тыс. лк); прямой солнечный свет (70-90 тыс. лк); полуденное солнце в тени (1,5-3,0 тыс. лк); низкая освещённость (30-50 лк); темнота; точечный источник у дна емкости. Оценивали долю особей, плавающих вверху (в верхней половине), внизу (в нижней половине) и лежащих на дне емкости.

Эксперимент 7.4 по исследованию фототаксиса у *P. platypus* на ранних стадиях развития выполнен на базе бассейнового комплекса в пос. Славянка. Исследования выполнены на личинках стадий зоа I и зоа III *P. platypus*. Методика эксперимента аналогична эксперименту 7.3.

Эксперимент 7.5 по исследованию роли освещенности и положения субстрата при его выборе у глаукотоз и молоди *P. camtschaticus* выполнен на базе бассейнового комплекса в пос. Дальние Зеленцы. Эксперимент проводился в четырех прямоугольных (350x350x400мм) пластиковых емкостях белого цвета с объемом воды 40 л (рис. 2.14 А). Низкая температура и отсутствие питания на стадии глаукотоз позволили отказаться от использования систем аэрации и биофльтрации, являющихся источником возникновения токов воды. В результате какие-либо течения в экспериментальных емкостях отсутствовали. В течение всего эксперимента показатели концентрации растворенного кислорода и соединений азота находились в пределах нормы, температура воды составляла 8-9°C.



Рисунок – 2.14 Размещение субстратов в экспериментальной емкости (А) и глаукотоэ *Paralithodes camtschaticus* на субстрате и дне емкости (Б) (фото Паршина-Чудина А.В.)

В экспериментальные емкости было посажено по 100 экземпляров глаукотоэ (возраст первые-третьи сутки после линьки со стадии зоэа IV), отобранных случайным образом из выростной емкости. На протяжении всего эксперимента количество особей в емкостях оставалось постоянным, поскольку в случае гибели их заменяли на новых.

В качестве субстрата для оседания использовали полипропиленовые волокна белого цвета. Волокна были собраны в пучки, скреплены посередине и установлены в емкости вертикально на равном удалении от центра (рис. 2.14). Верхние концы волокон касались поверхности воды, а нижние – дна емкости. Наблюдения проводились при естественном освещении, проникавшем через окна помещения. Половина емкости была затенена, таким образом достигалась разница в освещенности субстратов в 2 раза, независимо от изменения общей освещенности в помещении, средняя величина которой составляла в 12 ч – 200 лк, в 24 ч – 50 лк.

Таким образом, в каждой емкости располагались следующие типы субстратов: освещенные у поверхности воды, освещенные у дна, затененные у поверхности и затененные у дна. Все субстраты имели одинаковую площадь поверхности.

Ежедневно в 12 ч и 24 ч учитывалось количество глаукотоэ, находящихся на различных типах субстратов, в толще воды и на дне емкости. Продолжительность эксперимента составила 23 сут. Эксперимент выполнен в четырех повторностях.

Для определения наличия статистически значимых различий между количеством особей, отмеченных в дневное и ночное время, использовали непараметрический критерий Вилкоксона для двух связанных групп, а при оценке достоверности изменения численности особей на

субстрате использовали непараметрический критерий Фридмана для связанных групп. При сравнении заселенности субстратов разных типов применялся непараметрический U-критерий Манна-Уитни.

Эксперимент 7.6 по исследованию фото- и геотаксиса у личинок креветки *M. rosenbergii* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Исследование реакции личинок 7-9 стадий зоза *M. rosenbergii* на свет проводили в выростной емкости (объемом воды 200 л). Ёмкость имела одну прозрачную переднюю стенку и крышку, остальные стенки и дно емкости были черного цвета. В качестве источника света использовали люминесцентную лампу мощностью 45 Вт, которая располагалась сверху емкости или горизонтально вдоль передней стенки емкости. Время экспозиции составляло 5 мин., после чего распределение личинок в емкости фотографировали (с применением фотовспышки). Чтобы избежать влияния токов воды на распределение личинок, на период проведения эксперимента аэрация и фильтрация были отключены.

Эксперимент 7.7 по исследованию предпочтения укрытий открытого и закрытого типов взрослыми особями раков *P. clarkii* в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Экспериментальная группа насчитывала 16 взрослых особей *P. clarkii* (длина тела 90-110 мм) с минимальным количеством повреждений. За время проведения наблюдений в группе происходили случаи каннибализма, погибших особей заменяли другими соответствующего размера. Экспериментальную группу содержали в емкости объемом 280 литров с площадью дна 0,5 м² (плотность посадки – 32 экз./м²). В емкости в качестве укрытий разместили 16 пластиковых трубок (внутренний диаметр – 45 мм, длина 100-120 мм). У восьми трубок с одной стороны отверстия были закрыты темной пластиковой пластинкой. Таким образом, в емкости находились 8 трубок с двумя открытыми торцами и 8 трубок с одним открытым торцом. Укрытия были прочно закреплены на дне емкости так, чтобы между трубками и между трубками и стенками емкости образовалось пространство, ограниченное с двух сторон, но не ограниченное сверху и с торцов. В общей сложности насчитывалось 20 «ограниченных пространств» между укрытиями. Схема расположения укрытий приведена на рисунке 2.15. В течение дня через каждые 30 мин регистрировали занятость убежищ и «ограниченных пространств» между укрытиями. За сутки получали около 12 регистраций. Продолжительность эксперимента составила 15 дней. В эксперименте проведено 180 регистраций расположения раков *P. clarkii* в укрытиях и в пространствах между ними. Посчитано количество случаев занятия укрытий за все регистрации в пересчете на одно укрытие.

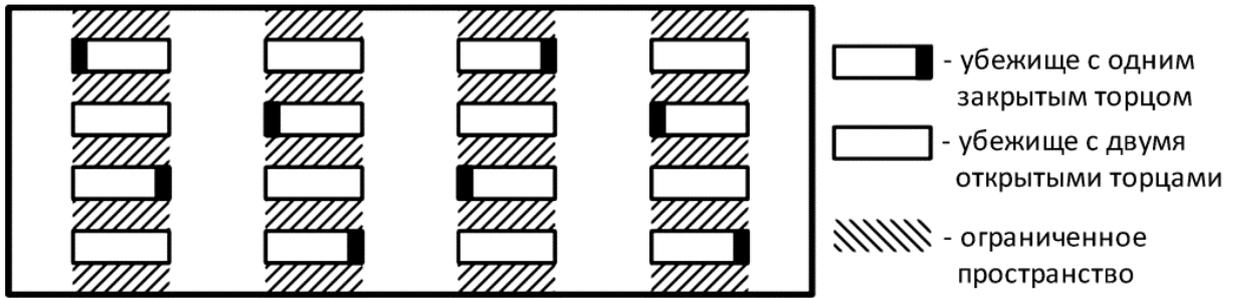


Рисунок – 2.15 Схема расположения трубок-укрытий в емкости для эксперимента с раками *Procambarus clarkii* (вид сверху)

Эксперимент 7.8 по исследованию предпочтения укрытий, расположенных в несколько ярусов, в зависимости от удалённости ото дна в разноразмерных группах раков *P. clarkii* в аквариальной отделе аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Эксперимент проводился со взрослыми особями *P. clarkii* в возрасте 6 месяцев двух размерных классов: 15 крупных (85-95 мм) и 15 мелких (65-75 мм) особей. На спинную часть карапакса и на клешни первой пары переоподов этих особей нанесли метки-номера с помощью рыболовного лака. В емкость объемом 200 литров и площадью дна 0,4 м² (плотность посадки – 75 экз./м²) разместили 48 пластиковых трубок (внутренний диаметр 45 мм, длина 100-120 мм), которые служили укрытиями для раков. Трубки расположили тремя группами по 16 штук, в каждой группе укрытия располагались по 4 яруса (рис. 2.16). Выполнены четыре серии наблюдений за экспериментальной группой раков. Каждая серия включала 6 наблюдений. Каждое наблюдение длилось 2 ч: первый час – до кормления, второй час – после кормления группы. В ходе наблюдений раков освещали как лампой дневного света, так и красной лампой. Во время наблюдений отмечали контакты между особями, абсолютное большинство которых носило агрессивный характер, а также занятость раками укрытий.

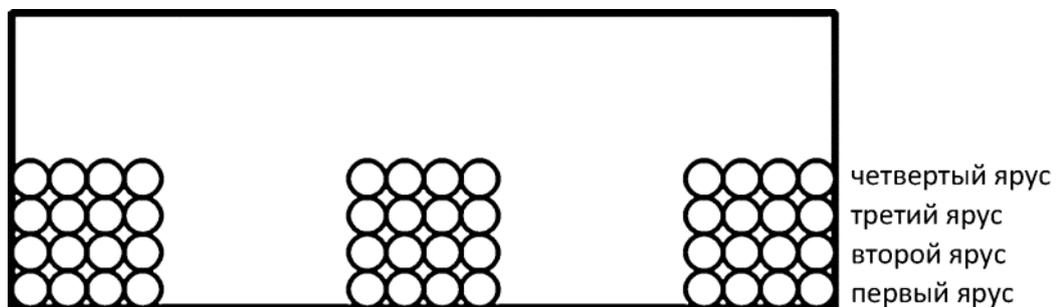


Рисунок – 2.16 Схема расположения ярусов укрытий в емкости для эксперимента

Эксперимент 7.9 по исследованию влияния субстратов на рост и развитие глаукотоз *P. camtschaticus* выполнен на базе бассейнового комплекса в пос. Авангард. Для проведения эксперимента из выростной емкости были отобраны глаукотоз *P. camtschaticus* в первые сутки

после линьки со стадии зоэа IV. Глаукотоэ рассадили в индивидуальные емкости с объемом воды 100 мл. Выполнено 3 варианта эксперимента по 25 особей в каждом, отличающиеся наличием субстрата из синтетической сетки с диаметром ячеек 1 мм и временем его установки (рис. 2.17): 1 сут, 7 сут, субстрат отсутствовал. Ежедневно регистрировалось положение особи в емкости (в толще воды, на субстрате или на дне), линьки и гибель особей. Через день проводилась смена воды на 2/3 объема. Эксперимент завершили после линьки всех особей на стадию молоди. Измерена ширина карапакса молоди. Продолжительность эксперимента составила 24 сут.

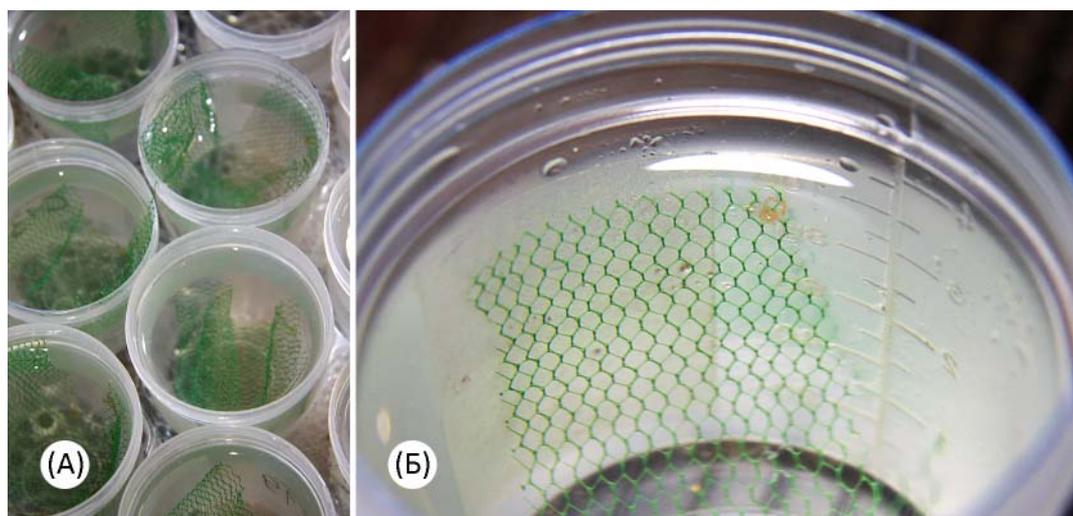


Рисунок – 2.17 Емкости в эксперименте по изучению влияния субстратов на рост и развитие глаукотоэ *Paralithodes camtschaticus*: А – общий вид; Б – с молодью на субстрате. (фото Кряховой Н.В.)

Эксперимент 8.1 по исследованию влияния совместного содержания молоди и взрослых особей рака *P. clarkii* на темп роста, уровень каннибализма и степень травмированности молоди выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». По 22 особи молоди *P. clarkii* через 12 сут после выхода из яиц (3 стадия молоди) разместили в три емкости (объемом 200 литров, площадь дна 0,4 м²). В две емкости дополнительно поместили по 5 взрослых особей красного болотного рака длиной 70-80мм. Группа молоди в третьей ёмкости являлась контролем. В качестве укрытий в емкостях находилось по 10 пластиковых трубок (диаметр 45 мм, длина 110-120 мм) и спутанные пластиковые нити, которые заполняли до половины объема емкостей. Кормление осуществляли комбикормом TetraWaferMix, личинками *Chironomus* sp., свежемороженым и варено-мороженым мясом морских беспозвоночных и рыб, свежеморожеными амфиподами *Gammarus* sp.. Через 20 и через 55 дней определяли выживаемость, число и характер травмированных особей, среднюю массу молоди. Продолжительность эксперимента составила 55 дней.

Эксперимент 8.2 по исследованию влияния размерного состава групп с высокими плотностями посадки на уровень каннибализма и характер повреждений у молоди рака *P. clarkii* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Эксперимент проводили с молодьё *P. clarkii* двух возрастов: 12 сут (3 стадия, длина тела - $10,4 \pm 2,1$ мм, масса - $0,03 \pm 0,01$ г) и 19 сут (4-5 стадия, длина тела - $16,2 \pm 3,2$ мм, масса - $0,11 \pm 0,04$ г). Для содержания молоди раков использовали 12 пластиковых емкостей с площадью дна $0,014$ м². Емкости были закреплены на плавающей подставке и помещены в один аквариум, оснащенный нагревателем, биофильтром и компрессором. Из аквариума осуществлялась индивидуальная подача воды в каждую емкость при помощи помпы и системы трубок. Дно емкостей было шероховатым. Укрытия в емкостях отсутствовали (рис. 2.18 А).

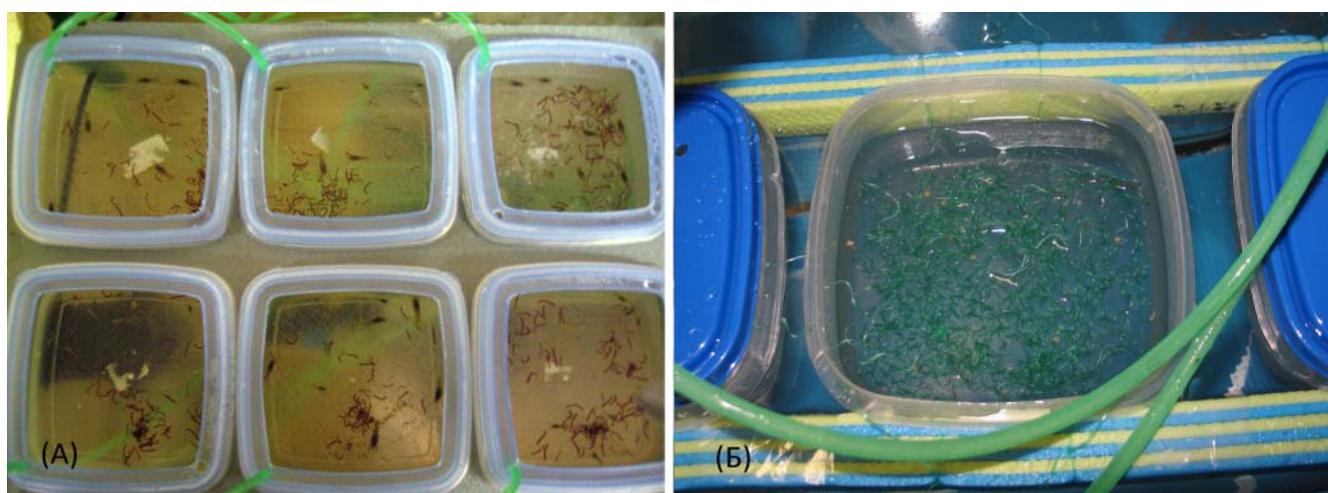


Рисунок – 2.18 Экспериментальные пластиковые емкости с площадью дна $0,014$ м²:

А – эксперимент 8.2, Б – эксперимент 8.11

Выполнено три варианта эксперимента, отличавшихся размерным составом особей: крупные особи (возраст 19 сут, 10 особей на ёмкость); группа мелких особей (возраст 12 сут, 10 особей на ёмкость); смешанная группа (5 особей возраста 19 сут и 5 особей возраста 12 сут на ёмкость). Плотность посадки раков в экспериментальных емкостях составила 700 экз./ м². Для каждого варианта эксперимента выполнено 4 повторности. В качестве корма использовали комбикорм TetraWaferMix и личинок *Chironomus* sp.. Кормление осуществляли два раза в сутки. Ежедневно отмечали количество особей, экзувиев и повреждений у особей в каждой емкости. Наличие экзувиев свидетельствует о прохождении линьки.

Эксперимент 8.3 по исследованию агрессии в разновозрастных группах рака *P. clarkii* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Эксперимент проводился с 30 взрослыми особями *P. clarkii* в возрасте 6 месяцев двух размерных классов: 15 с длиной тела от 85 до 95 мм и 15 с длиной тела от 65 до 75 мм. Особей содержали в емкости объемом 200 литров и площадью дна $0,4$ м² (плотность посадки 75

экз./м²). Укрытиями служили 48 пластиковых трубок (внутренний диаметр 45 мм, длина 100-120 мм), размещенных в емкости у дальней стенки в 4 яруса (рис. 2.19). Условия содержания были постоянны: длина светового дня (искусственное освещение) составляла 8 ч, температура – 26-27°C.

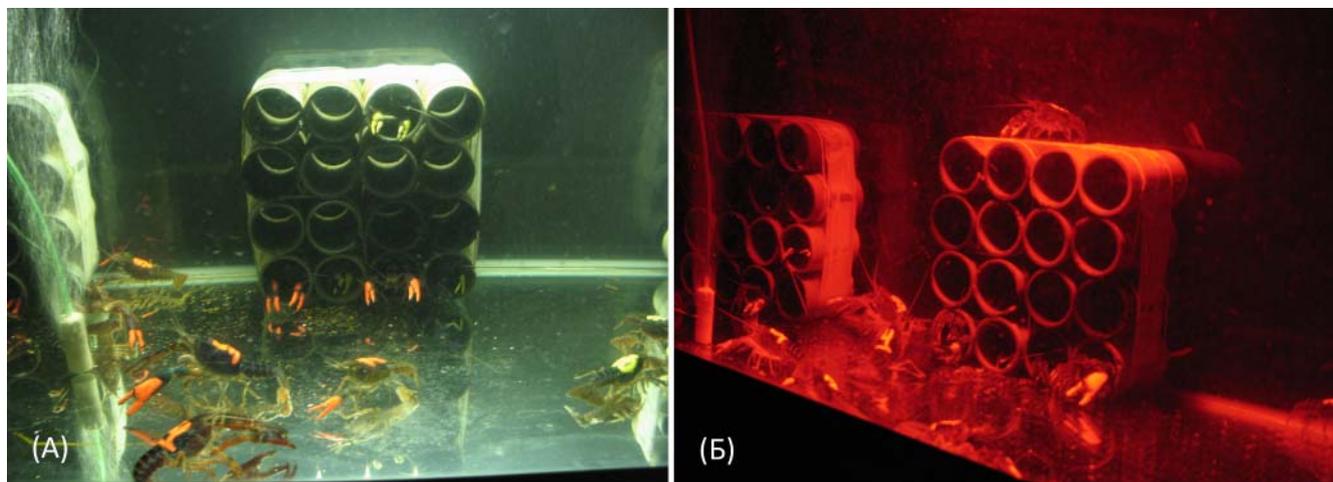


Рисунок – 2.19 Раки *Procambarus clarkii* в экспериментальной емкости при лампе дневного света (А) и при красной лампе (Б)

Проведены четыре серии наблюдений. Каждая серия включала 6 наблюдений. Каждое наблюдение длилось 2 ч: первый час – до кормления, второй час – после кормления группы. Две серии наблюдений выполнены при лампе дневного света. В одной из серий наблюдений раков кормили мелким кормом (свежемороженый *Gammarus* sp.), во второй – крупным кормом (крупные фрагменты варено-мороженой креветки). Аналогичные две серии наблюдений проведены при свете красной лампы. Количество вносимого корма было не более 5% от общей массы особей в группе. Во время наблюдений отмечали агрессивные контакты между особями. На карапакс особей были нанесены индивидуальные номера (рис. 2.19), что позволяло для каждого агрессивного контакта учесть следующее: направленность контакта; принадлежность особи к размерной группе (крупная или мелкая); пол особей; результат контакта. Всего выполнено 48 ч наблюдений.

Эксперимент 8.4 по исследованию агрессии в разновозрастных группах креветки *M. rosenbergii* выполнен в аквариальной отделе аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Экспериментальную группу составляли 30 особей в возрасте 10 месяцев из двух размерных классов: 15 с длиной тела от 81 до 95 мм и 15 с длиной тела от 45 до 55 мм. Креветок содержали в емкости объемом 200 л, и площадью дна 0,4 м² (плотность посадки 75 экз./м²). Температуру поддерживали 28°C±1°C, как оптимальную для содержания креветок [Лебедев и др., 2005]. Методика проведения наблюдений и условия содержания аналогичны эксперименту 8.3, за исключением того, что у креветок, в отличие от раков *P. clarkii*, не определяли пол

(определение пола затруднительно) и не наносили метки на карапаксы (рис. 2.20). При агрессивных контактах учитывали следующее: направленность контакта; принадлежность особи к размерной группе (крупная или мелкая); результат контакта. Всего выполнено 48 ч наблюдений.



Рисунок – 2.20 Креветки *Macrobrachium rosenbergii* в экспериментальной емкости

В экспериментах 8.3 и 8.4 наблюдались случаи каннибализма, что приводило к изменению соотношения особей разных размерных групп. Чтобы нивелировать последствия этого фактора при анализе полученных результатов рассматривали не только абсолютное количество контактов, отмеченных за время наблюдений, но и относительное количество контактов, которое вычислялось как отношение количества контактов, отмеченных за время наблюдения, к теоретически возможному числу сочетаний контактов в этом наблюдении. Для расчета теоретически возможного числа сочетаний контактов использовали формулы комбинаторики [Ивашев-Мусатов, 2003].

Эксперимент 8.5 по исследованию влияния размерного состава групп на рост и уровень каннибализма у молоди *S. quadricarinatus* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Для проведения эксперимента были отобраны особи трех размерных категорий: крупные - длина 55-69,5 мм, масса 3,42-6,69 г; средние – длина 47-56 мм, масса 2,12-3,62 г; мелкие – длина 35,5-47 мм, масса 0,94-2,00 г. Из отобранных особей сформировали 4 варианта эксперимента (табл. 2.4), включающие групповое и индивидуальное содержание. Использованы емкости двух типов (рис. 2.21 А, Б). Продолжительность эксперимента составила 120 сут.

Таблица 2.4 – Условия проведения эксперимента 8.5 по исследованию влияния размерного состава групп на рост и уровень каннибализма у молоди *Cherax quadricarinatus*

Вариант	Характеристики емкостей		Кол-во особей длиной:			Повторности
	объем воды	площадь дна	35-47 мм	47-56 мм	55-70 мм	
1	2,8	0,025	1	–	–	10
2	2,8	0,025	–	–	1	10
3	200	0,5	10	–	10	1
4	200	0,5	–	20	–	1

На 30, 60 и 120 сут. эксперимента определяли выживаемость, долю особей с повреждениями переопод, длину и массу тела раков. Кроме того, в вариантах с индивидуальным содержанием отслеживали продолжительность межлиночных периодов, а после каждой линьки измеряли длину и массу тела особей. Температуру поддерживали в диапазоне 27-29 °С. В качестве корма использовали комбикорма TetraWafer Mix. Корм вносили один раз в сутки из расчета 5-10 % от массы тела особей. Корректировку количества вносимого корма по ходу эксперимента проводили в соответствии с ростом и интенсивностью потребления корма особями. Во всех ёмкостях находились индивидуальные укрытия норного типа. В емкостях для группового содержания дополнительно устанавливали и субстраты из спутанных пластиковых нитей, увеличивающие гетерогенность пространства. Для параметрического анализа данных применяли t-критерий Стьюдента. В отдельных случаях, при сравнении выборок небольшого размера, использовали непараметрические методы (тест Колмогорова–Смиронова) при том же уровне значимости.

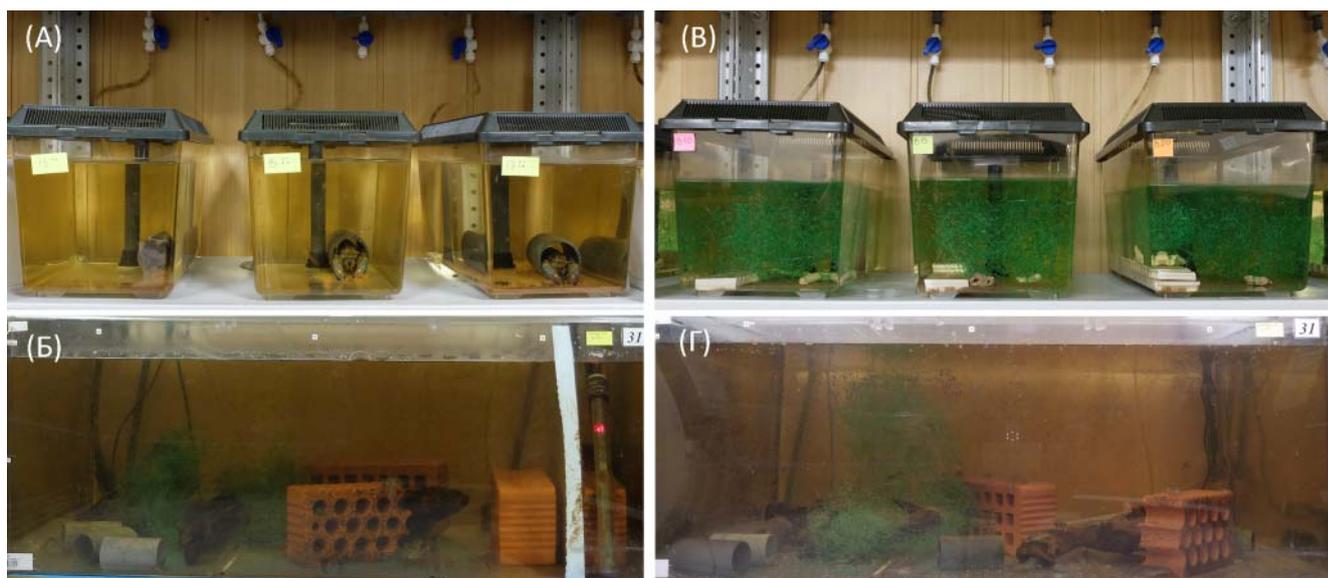


Рисунок – 2.21 Экспериментальные емкости, использованные для содержания молоди раков *Cherax quadricarinatus* в эксперименте 8.5 (А и Б) и эксперименте 8.7 (В и Г)

Эксперимент 8.6 по исследованию продолжительности проявлений заботы о потомстве у рака *P. leptodactylus* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Трех самок рака *P. leptodactylus* с 65, 113, 62 экземплярами молоди второй стадии пересадили в отдельные емкости с площадью дна 0,06 м² и одним укрытием для самки. В емкости два раза в день вносили корм. Ежедневно учитывали количество молоди на самке и в емкости. На четвертые сутки корм в емкости не вносился. После этого проведен подсчет личинок в емкостях и на самках. Проведено вскрытие самок, желудок и кишечник которых проверили на предмет наличия остатков молоди.

Эксперимент 8.7 по исследованию влияния плотности посадки на рост и уровень каннибализма у молоди *C. quadricarinatus* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Молодь раков в возрасте около 20 сут с момента выхода из икры, полученную от одной самки, использовали для четырёх вариантов эксперимента (табл. 2.5). Использованы емкости двух типов (рис. 2.21 В, Г). Продолжительность эксперимента составила 60 сут.

На 30, 60 сут эксперимента определяли выживаемость, долю особей с повреждениями переопод, длину и массу тела раков. Температуру поддерживали в диапазоне 27-29 °С. В качестве корма использовали комбикорма TetraMinGranules и TetraWaferMix (Tetra, Германия). Корм вносили один раз в сутки из расчета 5-10 % от массы тела особей. Корректировку количества вносимого корма по ходу эксперимента проводили в соответствии с ростом и интенсивностью потребления корма особями. Во всех ёмкостях находились индивидуальные укрытия норного типа и субстраты из спутанных пластиковых нитей, увеличивающие гетерогенность пространства. Для параметрического анализа данных применяли t-критерий Стьюдента.

Таблица 2.5 – Условия проведения эксперимента 8.7 по исследованию влияния размерного состава групп на рост и уровень каннибализма у молоди *Cherax quadricarinatus*

Вариант	Характеристики емкостей		Кол-во особей	Плотность посадки, экз. · м ⁻²	Повторности
	объем воды, л	площадь дна, м ²			
1	5,6	0,043	10	230	3
2	5,6	0,043	15	345	3
3	5,6	0,043	20	460	3
4	210	0,57	107	190	1

Эксперимент 8.8 по исследованию влияния плотности содержания личинок *P. camtschaticus* на интенсивность каннибализма выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Личинок поместили в 6 емкостей объемом 0,8 л (плотность

посадки 50, 75 и 100 экз./л). Один раз в сутки в емкости вносили корм, удаляли избытки корма и погибших личинок, определяли причины их гибели; один раз в трое суток полностью меняли воду.

Эксперимент 8.9 по исследованию влияния частоты кормления на каннибализм у молоди 2-3 стадии рака *P.leptodactylus* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». В 12 емкостей (аналогичных использованным в эксперименте 8.2) без укрытий с площадью дна 0,014 м² поместили по 15 особей *P. leptodactylus* второй стадии. В 6 емкостей корм вносили ежедневно, а в 6 - через день. Эксперимент проводился до момента прохождения всеми особями линьки на третью стадию. Продолжительность эксперимента составила 15 сут. Ежедневно учитывали случаи каннибализма и линьки особей.

Эксперимент 8.10 по исследованию влияния частоты кормления на каннибализм у молоди 3-4 стадии рака *P.leptodactylus* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». В 12 емкостей (аналогичных использованным в эксперименте 8.2) без укрытий с площадью дна 0,014 м² поместили по 10 особей третьей стадии. В 6 емкостей корм вносили ежедневно, а в 6 – через день. Эксперимент проводился до момента прохождения всеми особями линьки на четвертую стадию. Продолжительность эксперимента составила 14 сут. Ежедневно учитывали случаи каннибализма и линьки особей.

Эксперимент 8.11 по исследованию влияния температуры, типа субстрата и типа корма на каннибализм у молоди *P.camtschaticus* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Из выростной емкости 294 особи 1–2-й ювенильной стадии (ширина карапакса 1.8–2 мм) пересадили в 18 емкостей (аналогичных использованным в эксперименте 8.2) с площадью дна 0,014 м² (рис. 2.18 Б), установленных в три аквариума с температурой воды 7°C, 10°C и 13°C. Исследовали влияние на каннибализм наличия в емкости субстрата, структурирующего объем (спутанные пластиковые нити), и двух видов корма: комбикорма TetraWaferMix (Tetra, Германия) и естественного корма животного происхождения (личинки хирономид *Chironomus* sp., мясо кальмара и мидии). Для каждой температуры (7°C, 10°C и 13°C) выполнены следующие комбинации условий: субстрат и комбикорм, субстрат и естественный корм, без субстрата и естественный корм. Всего выполнено 9 вариантов эксперимента по две повторности в каждом. Один раз в сутки молодь кормили, подсчитывали экзувии и погибших особей. Общая продолжительность эксперимента составила 130 сут.

Эксперимент 8.12 по исследованию влияния типа субстрата на уровень каннибализма и характер повреждений у молоди рака *P.leptodactylus* выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». В эксперименте использовалась емкость с площадью дна 0,94 м² и объемом 280 л (рис. 2.22). Емкость разделили на три равные части

сетчатыми перегородками. Эксперимент выполнен с тремя вариантами субстратов (укрытий): кирпичи с отверстиями диаметром 23 мм; песок, мелкий гравий, крупный гравий, друзы и раковины *Dreissena polymorpha*, что имитировало каменистое дно естественного водоема с большим количеством микроубежищ; пластиковые спутанные нити, имитирующие сложные заросли водных растений.



Рисунок – 2.22 Экспериментальная ёмкость, разделённая на отсеки с тремя вариантами укрытий

В три отсека емкости было высажено 133, 130 и 131 экземпляров раков первого года жизни соответственно. Раки имели лишь единичные случаи повреждения первых клешнеобразных конечностей. В качестве корма использовали личинок хирономид *Chironomus* sp.. Первоначально температура воды в емкости поддерживалась на уровне 17°C, а через месяц ее повысили до 21°C. Общая продолжительность эксперимента 120 сут. По окончании эксперимента для каждого варианта эксперимента определена выживаемость, доля особей с повреждениями первых переопод, измерены размерно-весовые характеристики для выборки из 15 особей.

Эксперимент 8.12 по наблюдению за пищевым поведением самок *P. camtschaticus* в период выхода личинок из икры. Данные о пищевом поведении самок и скорости выхода личинок из икры получены в ходе экспериментальных работ в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» и в экспериментальных бассейновых комплексах по получению молоди *P. camtschaticus* на акватории Японского и Баренцева морей.

Эксперименты 8.13, 8.14 и 8.15 по исследованию явления каннибализма при культивировании личинок и стадии глаукотоза *P. camtschaticus* выполнены в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Полученных от самок, отловленных в Баренцевом море, личинок выращивали в выростных емкостях объемом воды 160 л с плотностью посадки 50 экз./л, при температуре 7–8°C. Кормили личинок 2 раза в сутки

науплиями *Artemia* sp., ежедневно проводили чистку емкости. Раз в трое суток случайным образом отбирали 100 погибших личинок и определяли причины их гибели: каннибализм – у особи повреждены или отсутствуют конечности или части тела, неудачная линька – у особи сохранилась часть старого экзuvia или отмечено начало образования нового карапакса под предыдущим, причины не определены – особь без видимых морфологических отклонений и повреждений.

В период линьки зоэа IV на стадию глаукотоз в выростной емкости установили субстраты для оседания из спутанных пластиковых нитей. Температуру воды на стадии глаукотоз повысили до 10°C, а кормление прекратили, поскольку глаукотоз не питается. Для ответа на вопрос, может ли молодь первой стадии поедать глаукотоз, в 20 ячеек (площадь дна 14 см²) поместили по одной особи глаукотоз и молоди. Корм вносили один раз в сутки. Продолжительность эксперимента составила 7 сут.

Эксперимент 8.16 по исследованию явления каннибализма у молоди *P.camtschaticus* второго и третьего года жизни выполнен в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Особи второго и третьего года жизни, отловленные в Баренцевом море, принадлежали к двум размерным группам. Первую группу (12 экз.) составляли крабы с шириной карапакса 7–9 мм и средней массой тела 0,5 г, вторую (6 экз.) – особи размером 15–18 мм со средней массой тела 2,9 г. Крабов содержали поодиночке или по две особи, которые принадлежали к одной или к разным размерным группам. Использовали естественный корм животного происхождения, температура воды составляла 10°C.

Эксперименты 8.17 и 8.18 по исследованию агрессивного поведения и каннибализма у взрослых особей *P.camtschaticus* при содержании в искусственных условиях на разных стадиях личиночного цикла выполнены на базе бассейнового комплекса в пос. Видяево. Крабов содержали в пластиковых бассейнах (2,0 × 2,0 × 0,7 м) в период с апреля по май (эксперимент **8.17**) и с января по апрель (эксперимент **8.18**). Бассейны были оснащены проточной системой водоснабжения. Температура воды при содержании крабов изменялась в диапазоне 2–6°C. Кормление осуществляли мороженой рыбой из расчета 0,5–1% от общей массы особей в сутки. Выполнено 9 экспериментов продолжительностью 30 или 60 сут, отличавшихся личиной стадией, плотностью посадки и размерным составом крабов. Все случаи линьки крабов, наблюдавшиеся до начала экспериментов, в присутствии активно питающихся особей заканчивались каннибализмом со стороны последних (отмечено 8 случаев каннибализма во время линьки, а также 3 случая, когда жертвами каннибализма стали особи, готовящиеся к линьке). Учитывая этот факт, готовящихся к линьке крабов с вздувшимися абдоменами и мягкими покровами отсаживали в отдельные бассейны.

Для определения значимости различий использовали непараметрический U-критерий Манна–Уитни.

2.3. Статистическая обработка материалов

Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методикам [Лакин, 1990]. При анализе использовали среднюю величину (M), ошибку средней величины (m_x), квадратичное или стандартное отклонение (σ).

Статистическую обработку данных выполняли в программе Statistica 6.0 (StatSoft Inc.). Для определения достоверности различий использовали: t-критерий Стьюдента, t-критерий Стьюдента для двух связанных групп, непараметрический U-критерий Манна-Уитни, непараметрический критерий Вилкоксона (для двух связанных групп), непараметрический Критерий Фридмана для связанных групп, точный критерий Фишера. Статистически значимым уровнем различий считали $p < 0,05$.

Расчеты всех числовых показателей, построение диаграмм и графиков выполнены с использованием программ Statistica 6.0 (StatSoft Inc.) и Microsoft Excel.

Глава 3. ЭТАПЫ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ

3.1. Личиночные стадии десятиногих ракообразных

Личиночные и ранние стадии молоди десятиногих ракообразных являются наиболее сложными и уязвимыми в постэмбриональном онтогенезе, когда происходят не только изменения в морфологическом строении особи, но и кардинальные перестройки в ее поведении. В связи с этим точная идентификация ранних стадий постэмбрионального онтогенеза является необходимым базисом для развития технологий искусственного культивирования и исследований биологии видов.

Постэмбриональное развитие ракообразных обычно описывается как последовательность стадий, имеющих морфологические отличия. Происходящие изменения во внешней морфологии имеют значение не только для описания онтогенеза отдельных видов, но также могут отражать филогенетические отношения между таксонами более высокого ранга [Williamson, 1974; Rice, 1980; 1983; Martin, 1988; McWilliam, 1995; Pohle, Marques, 2000]. Одним из основных критериев для классификации личиночных форм и моделей развития является морфология конечностей. Этой теме посвящены выполненные выдающимися специалистами достаточно полные обзоры [Williamson, 1982; Gore, 1985; Rabalais, Gore, 1985; Felder et al., 1985; Martin, 1988; Ingle, 1992; Williamson, Rice 1996; Clark et al., 1998]. Выделение стадий личиночного развития происходит в первую очередь по функционально-морфологическим признакам, а именно: на наличие или отсутствие функционирующих конечностей, выполняющих опорно-двигательные функции [Williamson, 1982]. На ранних стадиях плавательные придатки появляются в передних отделах тела личинки. На более поздних – развивающиеся конечности задних отделов тела берут на себя функции, связанные с движением, в то время как конечности передних отделов тела выполняют функции механо-, хеморецепции и обработки пищевых объектов. Наиболее полные обзоры по морфологии и номенклатуре личиночных стадий десятиногих ракообразных принадлежат Герни [Gurney 1939, 1942], Уильямсону [Williamson, 1969, 1982, 1988] и Ангеру [Anger, 2001]. Несмотря на большое многообразие описанных в литературе личиночных форм и их названий, для современных десятиногих ракообразных они могут быть сведены к трём основным формам: науплиус, зоэа и декаподит [Anger, 2001].

Стадия науплиуса характеризуется отсутствием торакальных сомитов. На этой стадии особь плавает за счет головных придатков антенн I-II и мандибул. Задние головные

придатки (максиллулы, максиллы) отсутствуют или рудиментарны. Среди десятиногих ракообразных единственной группой, проходящей в своём развитии все три личиночные стадии, являются представители подотряда *Dendrobranchiata* [Dall et al., 1990]. На стадии науплиуса личинки *Dendrobranchiata* не питаются [Dall et al., 1990]. В ходе дальнейшего развития (метанауплиус) двигательная функция переходит к вновь образующимся конечностям максиллярных сегментов, антенны I-II выполняют рецепторные функции, а при помощи мандибул выполняется обработка пищи. На этой стадии конечности грудных сегментов могут присутствовать, но являются рудиментарными.

Стадия зоэа отличается от науплиуса наличием функционирующих таракопод и обычно присутствием пары фасетчатых глаз. Исключение составляют стадии протозоэа у личинок *Dendrobranchiata*, у которых глаза могут быть рудиментарны, а передние головные придатки могут сохранять двигательную функцию. У остальных десятиногих ракообразных на стадии зоэа антенны I-II выполняют функции механо- и хеморецепции, мандибулы специализированы для механической обработки пищи, максиллулы и максиллы также участвуют в процессе питания. В имеющейся литературе по различным группам десятиногих ракообразных для стадии зоэа традиционно используется ряд названий, являющихся синонимами, такие как протозоэа (*protozoëa*), метазоэа (*metazoëa*), мизис (*mysis*), филлосома (*phyllosoma*) [Anger, 2001].

Большинство десятиногих ракообразных вылупляются из яйца как зоэа или как презоэа. Исключением являются представители подотряда *Dendrobranchiata* и виды с эмбрионизированным развитием, преимущественно обитающие в пресных водах, например речные раки. Презоэа представляет собой зоэа, как чехлом одетую тонкой оболочкой. Эта оболочка, по мнению ряда авторов, напоминает эмбриональные экзувии, образующиеся при линьке внутри яйца [Helluy, Beltz, 1990; 1991]. При этом щетинки, роstrum и шипы карапакса особи сформированы, но в большинстве случаев остаются ввернутыми внутрь тела. Презоэа отмечена у представителей многих таксонов десятиногих ракообразных [Gurne, 1942; Gore, 1985; Konishi, Quintana, 1987; Quintana, Iwata, F. 1987; Hong, 1988; Sasaki, Mihara, 1993; Dupré, Guisado 1996; Guillermo, Pere, 1996; Борисов, Ковачева, 2003; Корниенко, 2005; Dworschak et al., 2012], но некоторые авторы считают, что ее следует рассматривать в качестве последней эмбриональной, а не первой личиночной стадии [Williamson, 1982; Konishi, Quintana, 1987]. Продолжительность стадии презоэа небольшая и обычно составляет от нескольких минут до часа [Gonor, 1970; Pohle, Telford, 1983; Hong, 1988; Pauley et al., 1989; Sasaki, Mihara, 1993; Борисов, Ковачева, 2003; Korn et al., 2008]. Возможно, это является причиной того, что при описании личиночного развития видов упоминание о стадии презоэа часто

отсутствует. Также бывают случаи, когда презоза ошибочно описывается в качестве первой стадии зоза [Anger, 2001]. Таким образом, презоза остаётся одним из самых слабоизученных этапов в онтогенезе десятиногих ракообразных. Отсутствует также полная картина ее адаптивного значения для развития и выживаемости десятиногих ракообразных на ранних этапах постэмбрионального развития.

Стадию развития протозоза проходят креветки подотряда *Dendrobranchiata*. На этой стадии присутствуют и функционируют все пять пар придатков головного отдела: антенны I-II, мандибулы, максиллулы, максиллы. Антенны I-II сохраняют плавательную функцию, характерную для стадии науплиса. Мандибулы выполняют механическую обработку пищевых объектов. Сложные глаза развиты, но остаются рудиментарными [Elofsson, 1969]. Несмотря на наличие переходных черт между стадиями науплиуса и зоза, первую протозоза следует рассматривать в качестве зоза I, поскольку особь обладает развитыми функционирующими торакоподами (как правило, это первый и второй максиллипеды) [Williamson, 1982].

Стадия метазоза выделяется только у *Anomura* и некоторых *Brachyura*. Она рассматривается как особый, морфологически продвинутый, случай зоза [Williamson, 1982]. Для метазоза характерно наличие зачатков конечностей за максиллипедами или наличие более двух пар торакальных конечностей с экзоподитами [Gurney, 1942; Kaestner, 1980].

Термин «мизис» предложил Гурни [Gurney, 1942] для обозначения четвертой и дальнейших стадий креветок подотряда *Dendrobranchiata*. Позже он также использовался и для обозначения личиночных стадий в некоторых других таксонах десятиногих ракообразных [Kaestner, 1980; Factor 1995a]. Морфологически мизис относится к типу зойных личинок [Williamson, 1982]. Наиболее значительным изменением, характеризующим стадию мизиса, является развитие функционирующих переопод и больших экзоподитов на всех торакоподах, которые выполняют роль локомоторных придатков.

Личинки инфраотряда *Achelata* проходят через многочисленные циклы линьки во время продолжительной фазы филлосомы, которая может занять от трёх месяцев до двух лет [Booth, Phillips, 1994]. Филлосома соответствует стадии зоза, но несёт ряд специфических черт: в частности, на этой стадии карапакс личинок имеет характерную листовидную форму.

Для обозначения последней личиночной стадии, предшествующей метаморфозу на первую стадию молоди, Кестнер [Kaestner 1980] предложил использовать термин «декаподит», чтобы заменить неудачный, непоследовательно используемый термин

«постличинка», введённый Гурни [Gurney, 1942]. Эта концепция была поддержана и использовалась в ряде обзоров по личиночному развитию десятиногих ракообразных [Felder et al., 1985; Anger, 2001], хотя и не является до сих пор общепринятой. Декаподитная фаза характеризуется наличием функционирующих конечностей абдомена – плеопод, задействованных для плавания. В этот период все головные и передние грудные придатки (максиллипеды) модифицируются для выполнения новых функций.

В качестве альтернативы термину «декаподит» Уильямсон [Williamson, 1969; 1982] предложил термин «мегалоба» для замены неудачного термина «постларва». Обычно термин «мегалоба» применяется для крабов инфраотряда Brachyura, а большинство исследователей, работающих с другими группами десятиногих ракообразных, его не используют. Сходная история наблюдается для терминов «puerulus», который используется применительно к настоящим лангустам (сем. Palinuridae) [Booth, Phillips 1994], и «глаукотоз», который, как правило, используется применительно к представителям инфраотряда Anomura.

Термин «постличинка» является неудачным, поскольку подразумевает, что данная стадия не является личиночной [Williamson, 1969; 1982], но применяется как к личиночным, так и к ранним ювенильным стадиям. Таким образом, использование этого термина в литературе оказывается весьма неоднозначным. В частности, в публикациях, посвященных аквакультуре и промыслу креветок, часто остаётся неясным, применяют ли его авторы к поздним личиночным или к ранним ювенильным стадиям. Такое применение термина может быть отчасти оправдано тем, что у креветок Dendrobranchiata и Caridea наблюдается постепенный переход между поздними личиночными и ранними ювенильными фазами онтогенеза. Однако, строго говоря, до тех пор, пока у особи наблюдаются функционирующие личиночные органы, такие как экзоподиты переопод, они являются личинками, несмотря на наличие определённых черт ювенильной фазы [Anger, 2001], и, напротив, после их утраты или существенной редукции и смене функций особь следует рассматривать в качестве молоди.

В большинстве таксонов ракообразных присутствуют виды и таксоны более высокого ранга с сокращённой пелагической личиночной фазой развития. Аналогичная ситуация, за исключением Dendrobranchiata, часто встречается и у десятиногих ракообразных, для которых выделяется несколько типов сокращённого развития [Gore, 1985; Rabalais, Gore, 1985]. Самым крайним вариантом является полное отсутствие в онтогенезе пелагических личиночных стадий - прямое развитие, когда из яйца выходит ювенильная особь, ведущая бентосный образ жизни. Такой вариант развития характерен для речных раков, крабов и многих креветок, обитающих в пресной воде, но практически

отсутствует среди морских видов [Anger 1995b; Vogt, 2016]. Другой вариант, когда у вида наблюдается существенное сокращение личиночного развития по сравнению с другими близкими видами или таксонами: из яйца выходит личинка, морфологическое строение которой соответствует более поздним этапам развития (например стадии декаподита), или резкие и необычно большие изменения в морфологии происходят на более поздних стадиях развития. При этом, как правило, для перехода на ювенильную стадию оказывается необходимым меньшее количество стадий, а их продолжительность часто короче, чем у обычных планктонных личинок, так что время полного личиночного развития сокращается. Сокращение или полное отсутствие личиночной фазы чаще всего встречается среди обитателей пресных водоемов, высоких широт и глубоководных видов [Макаров, 1968; Thorson, 1950; 1961; Ghiselin, 1987; Komai, Mizushima 1993; Sastry, 1983]. Это указывает на то, что данный способ развития связан с факторами окружающей среды [Макаров, 1968; Strathmann, 1977]. Отсутствие личиночной стадии или сокращённое личиночное развитие часто коррелирует с недостаточным, непредсказуемым или сезонным сокращением пищевых ресурсов для планктонных организмов.

Еще одним способом избежать влияния неблагоприятных условий среды является частичное или полное лецитотрофное развитие. Этот вариант развития часто, но не обязательно, сочетается с общим сокращением личиночного развития. В качестве примера могут служить крабоиды *Lithodes maja* (L., 1758) и *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 (сем. Lithodidae) – субарктические глубоководные виды. У этих видов очень крупные личинки, которые проходят три стадии зоэа и стадию глаукотэа, перед тем как линяют на стадию молоди. Все личиночные стадии этих видов являются лецитотрофными [Anger, 1996; Zhou, 1997]. Вариант, при котором использование энергетических источников желтка может сочетаться с питанием, рассматривается как факультативно-лецитотрофный тип питания [Allena, Pernet, 2007]. Наличие лецитотрофного и факультативно-лецитотрофного питания установлено для ранних постэмбриональных стадий многих представителей отряда десятиногих ракообразных: у всех видов речных раков [Holdich, 2001]; креветок *Palaemonetes argentinus* (сем. Palaemonidae) [Ituarte et al., 2005] и *Lysmata* spp. (сем. Hippolytidae) [Calado et al., 2007]; крабов *Sesarma curacaoense*, *Armases miersii* (сем. Grapsidae) [Anger, 1995a, 1995c] и симбиотического вида *Tunicotheres moseri* (сем. Pinnotheridae) [Hernandez et al., 2008]; раков-котов *Callianassa tyrrhena* (сем. Callianassidae) [Thessalou-Legaki et al., 2006]; крабоидов *Lithodes santolla* и *Paralomis granulose* (сем. Lithodidae) [Calcagno et al., 2005]. Лецитотрофный и факультативно-лецитотрофный (смешанный с планктотрофным) типы питания у первых стадий зоэа

описаны и у представителей рода *Macrobrachium*, в частности у *M. nipponense* [Хмелева и др., 1997], *M. amazonicum* [Anger, Hayd, 2009, 2010], *M. jelskii* [Rocha et al., 2016].

Несмотря на длительную историю изучения и коммерческого использования многих видов десятиногих ракообразных, именно ранние этапы онтогенеза остаются недостаточно изученными, или относительно них имеются значительные противоречия. Как ни странно, причиной последнего часто является длительная история коммерческого использования видов и их разведение в аквакультуре. Чаще всего использование вида для коммерческих целей приводит к накоплению достаточно большого объёма неверной или недостаточно корректной информации в технической литературе, которая является причиной возникновения путаницы в понятиях и терминах.

Для первых стадий постэмбрионального онтогенеза характерны кардинальные изменения в поведении особи. Эти изменения могут происходить неоднократно и носить как постепенный, так и резкий характер. Тип движения, способ питания и в конечном счете все остальные особенности поведения в первую очередь определяются функционированием конечностей десятиногих ракообразных. Существенные изменения, происходящие в морфологии, являются маркерами этапов развития особи. Исследования изменений морфологии и поведения в онтогенезе видов являются важными не только с точки зрения фундаментальных исследований, но и имеют существенное практическое значение, являясь основой для создания новых, а также развития и модернизации существующих биотехник культивирования видов десятиногих ракообразных. Точная идентификация стадий по морфологическим признакам необходима для осуществления контроля за скоростью развития особей в аквакультуре. Происходящие кардинальные изменения в поведении ранних стадий развития требуют изменения условий содержания, кормления и выполнения различных специализированных мероприятий при их культивировании. Проведённые нами исследования направлены на уточнение и обобщение имеющихся данных о раннем онтогенезе видов, на поиск общих закономерностей и морфологических маркеров этапов и стадий раннего онтогенетического развития у изученных видов. Особое внимание уделено изучению развития конечностей и изменения их функций в процессе онтогенеза.

3.2. Постэмбриональный онтогенез Astacidea

У представителей рода *Homarus* в ходе раннего постэмбрионального развития происходит ряд существенных изменений в морфологии (прил. 1) и поведении. Из яйца выходит презоза [Farmer, 1974b; Helluy, Beltz, 1991; Browne et al., 2009], которая напоминает презоза *Anomura* и *Brachyura* и имеет тонкую кутикулу (кутикулярный чехол), плавательные выросты на антеннах I-II и тельсоне, на остальных конечностях кутикулярная оболочка не имеет сформированных выростов или щетинок. В течение короткого промежутка времени презоза линяет на первую стадию зоза. Зоза крупная, имеет функционирующие переоподы с полностью сегментированными эндоподитами и развитыми экзоподитами. Поскольку подобное морфологическое развитие личинок обычно достигается на более поздних стадиях, этот тип развития может рассматриваться в качестве сокращённого [Gore, 1985]. Плавательные придатки абдомена начинают функционировать на четвертой стадии (без учёта презоза), которая, таким образом, уже не является стадией зоза. На этой стадии начинается оседание особей на субстрат [Phillips, Sastry, 1980; Factor, 1995a], которое становится более выраженным на следующей стадии [Templeman, 1936; Ennis, 1995; Lawton, Lavalli, 1995]. Онтогенетические изменения функциональной морфологии плавательных и пищеваряющих придатков личинок омаров подробно описаны в ряде обзорных статей и монографий [Laverack et al., 1976; MacMillan et al., 1976; Neil et al., 1976; Factor 1981, 1989; Phillips et al., 2006]. Тем не менее, все ещё существуют некоторые терминологические разногласия, касающиеся фазы развития стадии IV. Обычно в литературе ее называют термином «постличинка» [Phillips, Sastry, 1980; Charmantier et al., 1991; Factor 1995a; Lawton, Lavalli, 1995] или «декаподит» [Williamson, 1982], то есть рассматривают в качестве личиночной стадии. Эта точка зрения основана на том, что у стадии IV сохраняется способность плавать с использованием плеопод. Однако этот аргумент не совсем убедителен, поскольку активное плавание часто наблюдается и на более поздних возрастных стадиях и даже у взрослых ракообразных, которые считаются донными видами [Hartnoll, 1971]. Специализированные личиночные органы, такие как экзоподиты переопод, утрачиваются на стадии IV. Большая часть морфологических (прил. 1), анатомических, физиологических и биохимических характеристик особи на стадии IV соответствует более поздним ювенильным стадиям, хотя некоторые из них (особенно касающиеся физиологии и поведения), по-видимому, могут считаться переходными. Таким образом, существенным этапом в постэмбриональном онтогенезе омара является переход с III на IV стадию, когда особь подвергается значительному метаморфозу [Charmantier, Aiken, 1987; Charmantier et al., 1991; Ennis, 1995], а стадию IV следует рассматривать в качестве первой ювенильной

стадии [Anger, 2001]. Несмотря на это, многие авторы традиционно придерживаются мнения о четырёх личиночных стадиях [Factor, 1995a; Nicosia, Lavalli, 1999; и др.].

Речные раки полностью утратили планктонную личиночную фазу, и из яйца выходит особь, соответствующая ведущей бентосный образ жизни молодежи [Hobbs, 1991; Huner, 1990]. Утрата планктонной личинки, прямое развитие и вынашивание молодежи на плеоподах после вылупления являются одними из главных приспособлений речных раков к обитанию в пресноводных водоемах [Vogt, 2016]. Эмбрионизация развития у речных раков сопровождалась увеличением размера яиц и, как следствие, сокращением их количества. Эмбриональное и постэмбриональное развитие многих видов речных раков подробно описано в литературе [Huxley, 1879; Andrews, 1907; Thomas 1973; Price, Payne, 1984; Koksal, 1988; Celada et al., 1991; Hamr 1992; Yamanaka et al. 1994; Yamanaka et al., 1997; Scholtz, Kawai 1999; Reynolds 2002; Scholtz 2002; Scholtz and Kawai 2002; Rudolph, Rojas 2003; Vogt et al., 2008].

Вылупившаяся молодежь по плану строения в целом соответствует взрослой особи, но ее конечности и придатки тела ещё сильно недоразвиты (прил. 2 и 3). Большая часть конечностей не функционирует, на них отсутствуют щетинки, глаза сидячие, антенны I-II загнуты вниз и назад, рострум маленький и загнут вниз, уropоды и тельсон находятся внутри единой хвостовой лопасти, покровы прозрачные, под ними видны красные хроматофоры (рис. 3.1 А и 3.2 А). Развитие на первой и частично второй стадии молодежи (у Parastacidae на первой, второй и частично третьей стадии молодежи) происходит за счет запасов желтка, занимающих большую часть головогруди, имеющей необычно выпуклую форму (рис. 3.1 А и 3.2 А). Важную роль в развитии молодежи речных раков играет забота о потомстве. Развитие молодежи первой-второй стадии сем. Astacidae, первой-третьей стадии у сем. Parastacidae и Cambaridae происходит на плеоподах самки (рис. 3.1 Г и 3.2 Г). Сразу после выхода из яйца особь остаётся связанной с самкой за счёт нити тельсона [Borisov, Tertitskaya, 2010]. У представителей семейств Astacidae и Cambaridae особь использует для прикрепления к яичевым оболочкам и щетинкам на плеоподах самки клешни первой пары переопод. Их дактилоподит и проподит слегка изогнуты и при смыкании заходят друг за друга наподобие ножниц. Дактилоподит и проподит оканчиваются крупными загнутыми назад крючками (рис. 3.1 А). Представители семейства Parastacidae для закрепления на самке используют дактилусы 4-5 пары переопод, которые оканчиваются загнутыми крючками (рис. 3.2 А). На первой стадии молодежь всех видов речных раков не способна передвигаться по дну. Переоподы специализированы для прикрепления к самке и не могут использоваться для хождения по дну, и молодежь практически неподвижно висит на плеоподах самки.

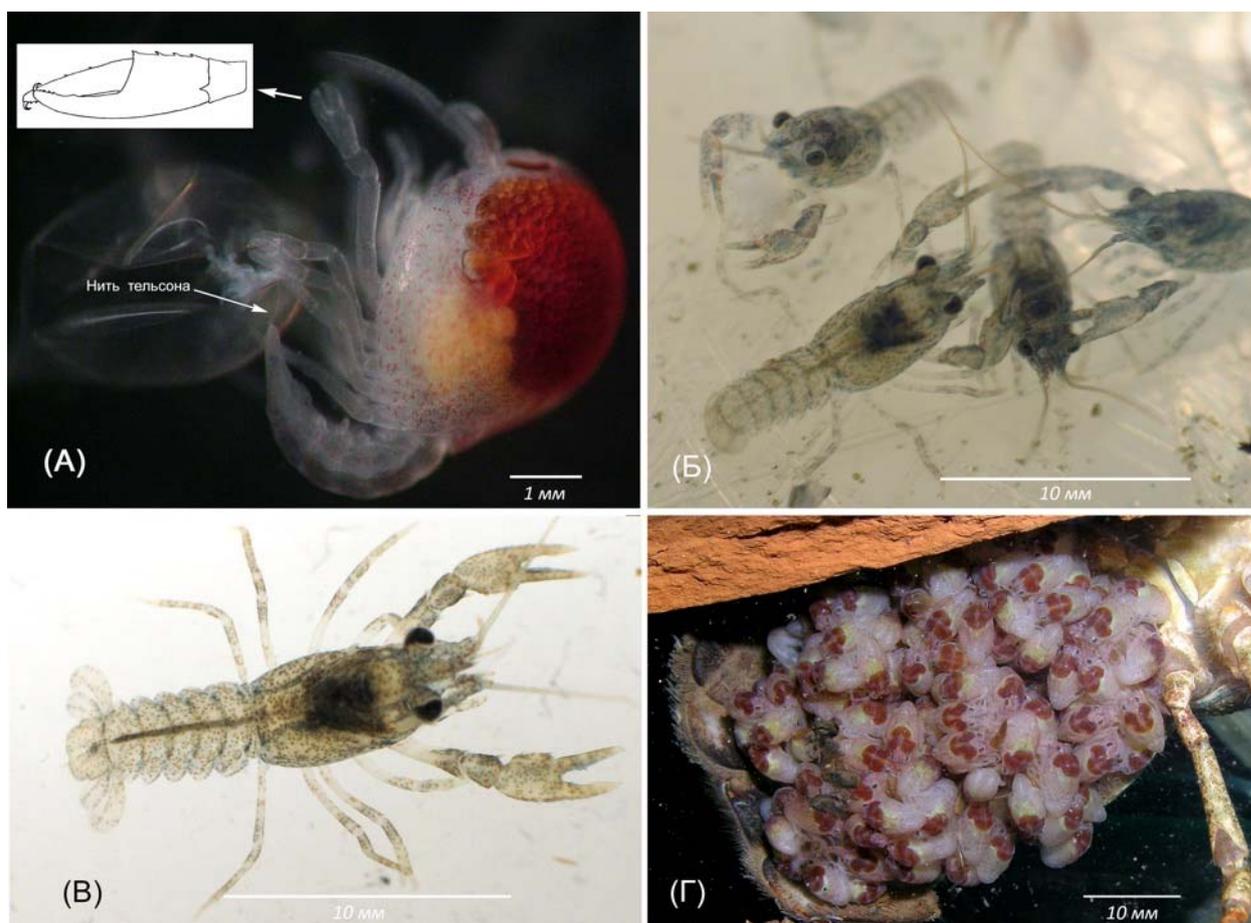


Рисунок 3.1 – Молодь рака *Pontastacus leptodactylus*: А – первая стадия ; Б – вторая стадия; В – третья стадия; Г – первая стадия на самке

После линьки на вторую стадию внешняя морфология особей меняется и они начинают больше походить на взрослых раков. У представителей семейства Astacidae молодь на второй стадии способна самостоятельно передвигаться (рис. 3.1 Б), тогда как у представителей сем. Parastacidae молодь на этой стадии все ещё не может использовать переоподы для перемещения по дну, остается маоподвижной и продолжает висеть, удерживаясь за плеоподы самки (рис. 3.2 Б). В головогруды особей второй стадии сохраняются остатки желтка. Тельсон и уropоды все ещё объединены вместе. На этой стадии начинает формироваться пигментация покровов. Глаза находятся на стебельках. У раков семейства Parastacidae на конечностях появляются отдельные щетинки, но особи всё ещё не могут самостоятельно перемещаться по дну (рис. 3.2 Б), у представителей семейства Cambaridae молодь хоть и выглядит более развитой за счёт большого количества щетинок, но по-прежнему остаётся на самке. У представителей сем. Astacidae молодь второй стадии ведёт себя более активно (рис. 3.1 Б), придатки тела несут многочисленные щетинки, а молодь может начать покидать самку в конце стадии.

Пропорции тела молоди третьей стадии в целом соответствует взрослой особи (рис. 3.1 В и 3.2 В). Тельсон и уropоды становятся независимыми и имеют щетинки.

Особь способны самостоятельно перемещаться и питаться, на этой стадии они постепенно покидают самку.



Рисунок 3.2 – Молодь рака *Cherax quadricarinatus*: А – первая стадия ; Б – вторая стадия; В – третья стадия; Г – первая стадия на самке

Наблюдаемая у речных раков длительная забота о потомстве фактически обеспечивает на протяжении первой и второй стадий окончательное формирование морфологии особи. Под защитой самки, но уже за пределами яйца, этот процесс развития происходит за счёт энергетических ресурсов желтка. К полностью самостоятельной жизни молодь переходит только после второй линьки.

Из-за морфологических особенностей первых двух постэмбриональных стадий речных раков некоторые авторы даже называют их личиночными. В ряде практических руководствах термин «личинка» применяют к молоди рака произвольно, часто вплоть до конца лета, когда молодого рака начинают называть сеголетком [Цукерзис, 1989; Александрова, 2005; Мицкевич, 2006]. Такое применение термина «личинка», на наш взгляд, является ошибочным, поскольку в жизненном цикле речных раков отсутствует личиночная стадия. Из яйца выходит молодь, первые две стадии которой имеют характерные морфологические черты, связанные с лецитотрофным развитием и заботой о

потомстве. Вместе с тем следует отметить, что имеющиеся морфологические и поведенческие особенности особей на этих стадиях необходимо учитывать при проведении технологических мероприятий по культивированию. В этой связи встаёт вопрос о поиске морфологических маркеров, характеризующих развитие, которые можно использовать в процессе культивирования. Примером такого морфологического маркера динамики развития особи в постэмбриональном периоде у речных раков является развитие комплекса, образованного терминальным сегментом абдомена, уropодами и тельсоном – хвостового веера. Хвостовой веер является специфической чертой организации Malacostraca. Единство плана строения позволило рассматривать его в качестве отдельной каудальной тагмы – уросомы [Макаров, 1978]. Именно его морфологию обычно используют для идентификации первых постэмбриональных стадий развития речных раков в аквакультуре. Нами было подробно изучено развитие хвостового веера у четырёх видов речных раков [Борисов, 2005; Borisov, Tertitskaya, 2010] из трёх наиболее крупных семейств (Astacidae, Cambaridae и Parastacidae).

У раков *P. leptodactylus* и *A. astacus* (сем. Astacidae) процесс развития хвостового веера идёт сходным образом. К моменту выхода из яйца зачатки уropод увеличиваются в размерах и приобретают двуветвистое строение (рис. 3.3 А). По краю хвостовой лопасти на месте будущих щетинок хорошо видны выросты кутикулы (рис. 3.3 А) - щетиночные предшественники [Thomas, 1973]. Расположенные в дистальной части щетиночные предшественники (5-8 шт. с каждой стороны от выемки) отличаются от прочих тем, что их вершины прирастают к эмбриональной оболочке (рис. 3.3 А).

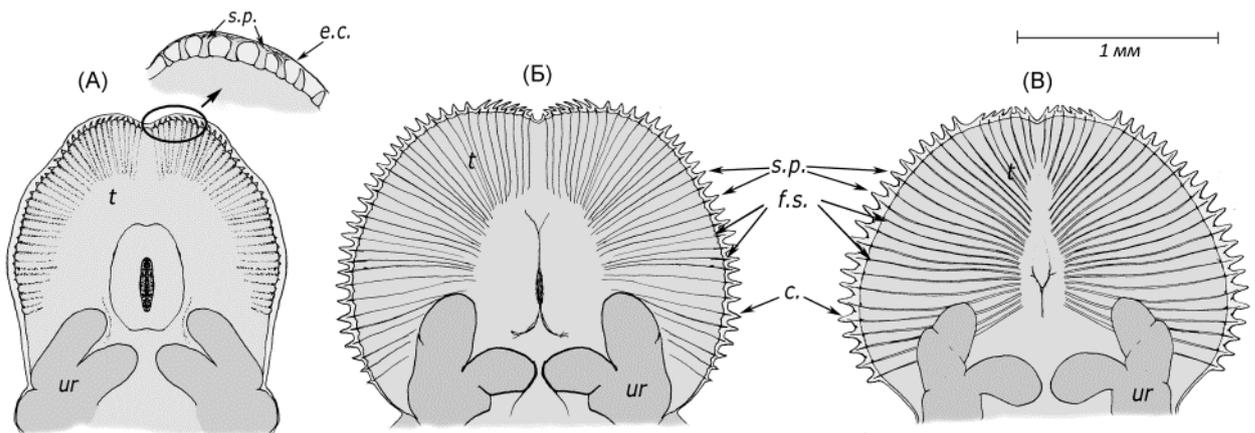


Рисунок 3.3 – Хвостовая лопасть: А – эмбриона *Pontastacus leptodactylus* перед выклевом; Б – молоди *P. leptodactylus* первой стадии; В – молоди *A. astacus* первой стадии.
 ur – зачатки уropоды; e.c. – яйцевая оболочка; s.p. – щетиночные предшественники; t – тельсон; f.s. – зачатки щетинок; c. – кутикула

После вылупления особь повисает на эмбриональной оболочке (нити тельсона). Одна её часть остаётся прикрепленной к яйцевым оболочкам, а вторая – к щетиночным

предшественникам хвостовой лопасти (рис. 3.1 А). Сразу после вылупления молодой рак малоподвижен и не может закрепиться на самке с помощью клешен первых переопод. Ему требуется время, чтобы расправить все части тела и обрести необходимую подвижность, но благодаря нити тельсона он остаётся на самке. Нить тельсона обрывается через 2-3 сут после вылупления. В это время молодь уже прочно держится за щетинки на плеоподах самки с помощью первых переопод.

На первой стадии хвостовая лопасть лишена щетинок (рис. 3.3 Б, В). По её краю располагаются щетиночные предшественники, количество которых примерно совпадает с числом перистых щетинок, появляющихся на 2-ой стадии. С нижней стороны хвостовой лопасти хорошо видны небольшие зачатки уропод, а тельсон занимает всю площадь хвостовой лопасти (рис. 3.3 Б, В). На этой стадии различия в морфологии хвостовой лопасти у раков *P. leptodactylus* и *A. astacus* минимальны (рис. 3.3 Б, В). На второй стадии хвостовая лопасть у обоих видов остаётся слитой (рис. 3.4). По её краю появляются перистые щетинки и небольшое число коротких, по-видимому чувствительных, щетинок. Молодые раки после линьки обретают способность самостоятельно передвигаться, небольшие остатки желтка быстро расходуются. Молодь начинает покидать самку в поисках пищи, но возвращается к ней для защиты. На второй стадии внутри единой хвостовой лопасти продолжается развитие уропод и тельсона. Уроподы заметно увеличиваются в размерах и приобретают чёткие очертания (рис. 3.4). После второй линьки у молоди раков уроподы становятся независимы и хвостовой веер приобретает сформированный вид (рис. 3.1 В).

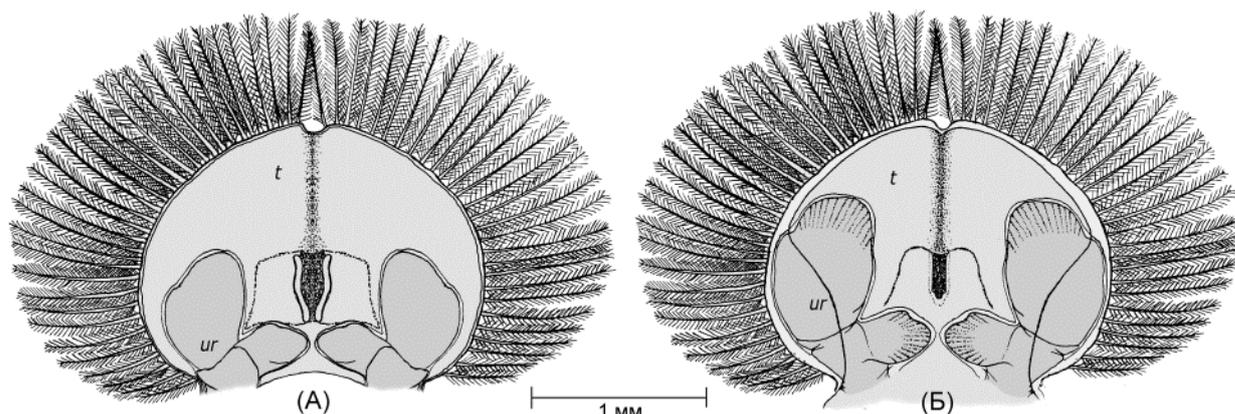


Рисунок 3.4 – Хвостовая лопасть: А – молоди *Pontastacus leptodactylus* второй стадии; Б – молоди *A. astacus* второй стадии. ur – зачатки уроподы; t – тельсон

Хвостовой веер у молоди раков *P. clarkii* (сем. Cambaridae) также появляется после второй линьки. Развитие тельсона и уропод на первых двух личиночных стадиях происходит внутри единой хвостовой лопасти (рис. 3.5 А, Б), а у личинок 1-ой стадии

имеется “нить тельсона” (рис. 3.5 А). Зачатки уropод на 1-ой личиночной стадии у *P. clarkii* крупнее, а форма хвостовой лопасти более вытянутая (рис. 3.5 А), чем у молоди раков семейства Astacidae (рис. 3.3 Б, В). На 2-ой стадии у *P. clarkii* хвостовая лопасть сохраняет вытянутую форму, а перистые щетинки расположены только в её терминальной части (рис. 3.5 Б).

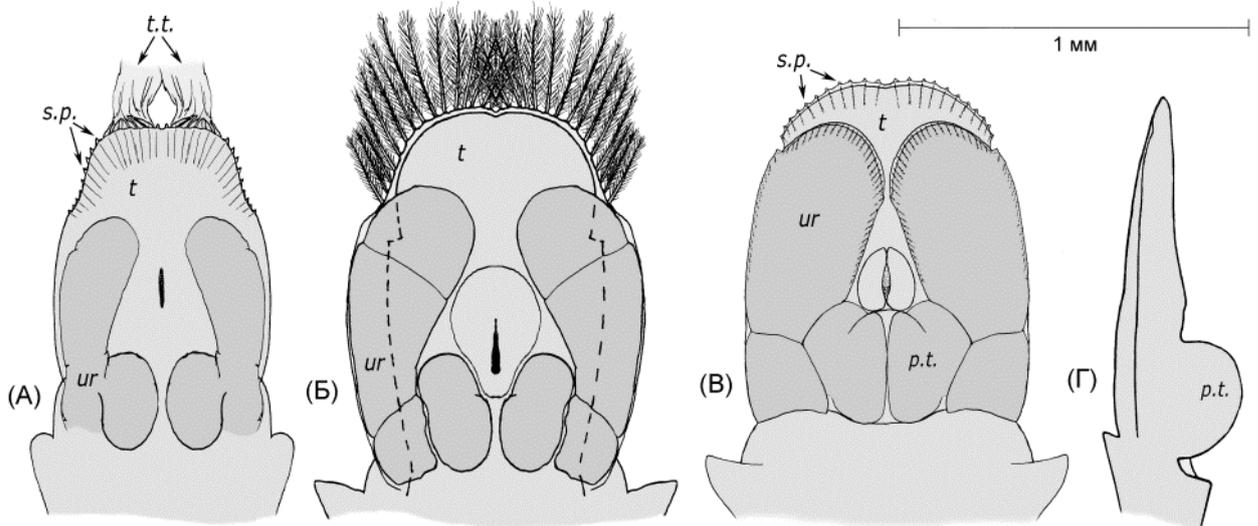


Рисунок 3.5 – Хвостовая лопасть: А – молоди *Procambarus clarkii* первой стадии; Б – молоди *Procambarus clarkii* второй стадии; В и Г – молоди *Cherax quadricarinatus* второй стадии. ur – зачатки уropоды; е.с. – яйцевая оболочка; s.p. – щетиночные предшественники; t – тельсон; t.t. – нить тельсона; p.t. – f.s. – зачатки щетинок; с. – кутикула

По нашим наблюдениям, развитие тельсона и уropод у молоди раков *C. quadricarinatus* (сем. Parastacidae) происходит на первой и второй стадиях внутри единой хвостовой лопасти и соответствует описаниям для другого вида австралийских раков – *Parastacoides tasmanicus* [Hamr, 1992]. На первой стадии имеется нить тельсона, связывающая молодь после вылупления с самкой. Вторая стадия *C. quadricarinatus* выглядит гораздо менее развитой (рис. 3.2 Б), чем вторая стадия молоди раков семейства Astacidae (прил. 2 и 3). На этой стадии особь имеет большой запас желтка и не может самостоятельно передвигаться, окраска тела только начинает формироваться, щетиночное вооружение развито не полностью. Сразу после линьки на вторую стадию экзувий продолжает висеть на самке, а молодь остаётся связанной с ним анальной нитью. Анальная нить является экзувием задней кишки первой стадии, остающейся прикрепленной к перелинявшей особи. Наличие анальной нити характерно и для других видов австралийских раков [Hamr, 1992]. Анальная нить сохраняет связь малоподвижной особи второй стадии с самкой, пока она прикрепляется к щетинкам плеопод самки крючками четвертых и пятых переопод. Хвостовая лопасть молоди второй стадии лишена щетинок, а на их месте располагаются щетиночные предшественники (рис. 3.5 В).

Отсутствие щетинок по краю хвостовой лопасти на второй стадии отмечается и у других австралийских раков [Hamr, 1992]. Зачатки плеопод на второй стадии *C. quadricarinatus* крупные, внутренние их ветви свернуты таким образом, что выпирают из плоскости хвостовой лопасти и образуют крупную папиллу на ее вентральной поверхности (рис. 3.5 В, Г), расположенную перед анусом. На тельсоне и уроподах видны развивающиеся щетинки (рис. 3.5 В), которые появятся на следующей стадии. Третья стадия *C. quadricarinatus* по своей морфологии подобна взрослой особи и имеет полностью развитый хвостовой веер (рис. 3.2 В).

Дальнейшее развитие речных раков сопровождается относительно небольшими изменениями в морфологическом строении [Борисов, 1999]. Основные изменения можно наблюдать в конечностях и придатках тела, которые у взрослых особей используются в процессе спаривания. У представителей семейств Astacidae и Cambaridae у самцов первая и вторая пара плеопод специализируется для переноса сперматофоров на самку. Формирование гонопод происходит постепенно. Так у *P. leptodactylus* зачатки гонопод самца можно уверенно различить после 3-4 линек с момента вылупления [Борисов, 1999], но полностью их формирование заканчивается незадолго до момента достижения особью половой зрелости (на втором году жизни).

Проводя сравнение полученных нами и другими исследователями данных о постэмбриональном развитии молоди видов речных раков: *Astropotamobius pallipes* [Thomas, 1973], *Cambaroides japonicus* [Ymanaka et al., 1997; Scholtz, Kawai, 1999], *Orconectes neglectus chaenodactylus* [Price, Payne, 1984], *Pacifastacus leniusculus* [Andrews, 1907; Ymanaka et al., 1994], *Astacopsis gouldi*, *Astacopsis franklinii* and *Parastacoides tasmanicus tasmanicus* [Hamr, 1992], *Cambarus* sp. [Vogt, 2008; Vogt, Tolley, 2004], можно сделать вывод, что изменения в развитии хвостовой лопасти хорошо согласуются с филогенетическими отношениями у речных раков. В то же время в развитии хвостового веера присутствует ряд общих для всех видов речных раков черт. На первой и второй постэмбриональных стадиях хвостовая лопасть включает в себя тельсон и уроподы. Щетинки по краю хвостовой лопасти на первой стадии отсутствуют. Щетинки по краю хвостовой лопасти или тельсона и уропод появляются, только когда молодь становится способна самостоятельно передвигаться. Имеется нить тельсона, связывающая молодь с самкой в первое время после вылупления.

Наличие таких приспособлений для удержания на самке, как нить тельсона и анальная нить, отмечает наиболее уязвимые этапы в постэмбриональном развитии молоди раков. В эти периоды покровы особи слишком мягкие, а конечности, ответственные за движение, питание и ориентацию в пространстве, недоразвиты. Появление щетинок на

хвостовой лопасти совпадает с появлением развитого щетиночного вооружения на ротовых конечностях и началом их функционирования (прил. 2 и 3). К этому моменту изменяется морфология переопод и личинка обретает способность перемещаться по дну. Таким образом, появление щетинок на хвостовой лопасти маркирует её переход к началу самостоятельной двигательной активности. При этом молодь *Astacidae* имеет более выраженное щетиночное вооружение и уже на этой стадии может покидать самку, тогда как у *Cambaridae* щетиночное вооружение хвостовой лопасти менее развито, и молодь практически всю стадию проводит на плеоподах самки. Появление уропод и формирование развитого хвостового веера (прил. 2 и 3) совпадает с моментом окончания периода, связанного с заботой о потомстве, лецитотрофным питанием. Молодь окончательно покидает самку и переходит к самостоятельной жизни. Выполненные нами исследования [Борисов, 2001a; Борисов, 2005; Borisov, Tertitskaya, 2010] позволяют заключить, что по набору конечностей (прил. 2 и 3) раки после выхода из яйца в целом соответствуют стадии молодки (отсутствуют гоноподы и уроподы). Однако недоразвитость щетиночного вооружения на различных участках тела особи и особенности поведения, связанные с заботой о потомстве (в том числе специализированные приспособления для закрепления на самке), позволяют рассматривать первую-вторую стадии молодки речных раков в качестве отдельного этапа онтогенеза. Эту специфику необходимо учитывать в том числе при проведении работ по культивированию.

3.3. Постэмбриональный онтогенез *Anomura*

Для многих представителей *Anomura* показано наличие в жизненном цикле фазы презоза [Wear, 1965a,b; Pellegrini, Gamba, 1985; Saelzer et al., 1986; Борисов, Ковачева, 2003; Корниенко, 2005]. После выхода из яйца презоза в течение короткого времени линяет на стадию зоза. Из-за короткого срока существования презоза является достаточно слабо изученной фазой развития десятиногих ракообразных.

Нами впервые подробно описана морфология и поведение особей на этой стадии у крабоидов *P. camtschaticus* и *P. platypus* [Борисов, Ковачева, 2003; Борисов и др., 2016]. Презоза обоих видов имеют сходное морфологическое строение. На этапе презоза тело особи представляет собой зоза I, как чехлом одетое тонкой оболочкой (рис. 3.6), которая на концах конечностей неплотно прилегает к телу (рис. 3.7 А-Г). Характер выростов, имеющих на оболочке, сильно отличается от внешнего вида конечностей и их щетиночного вооружения зоза I (рис. 3.7 А-Г). На антеннах I-II и тельсоне имеются полые перистые кутикулярные выросты (рис. 3.7 А, Б; 3.8). Под оболочкой хорошо видны кончики сформированных, но пока ещё ввёрнутых внутрь тела личинки щетинок (рис.

3.7 В, Г; 3.8). Стенки кутикулярных выростов тонкие, как и другие части оболочки, а вторичные выросты на них полые (рис. 3.8). В выросты, расположенные на тельсоне, заходят щетинки зоеа I (рис. 3.7 Б, 3.8 Б), которые составляют около половины их длины и придают им некоторую жёсткость. У презоза не развит рострум и некоторые другие выросты тела (рис. 3.6; 3.7.А-Б), характерные для зоеа I.

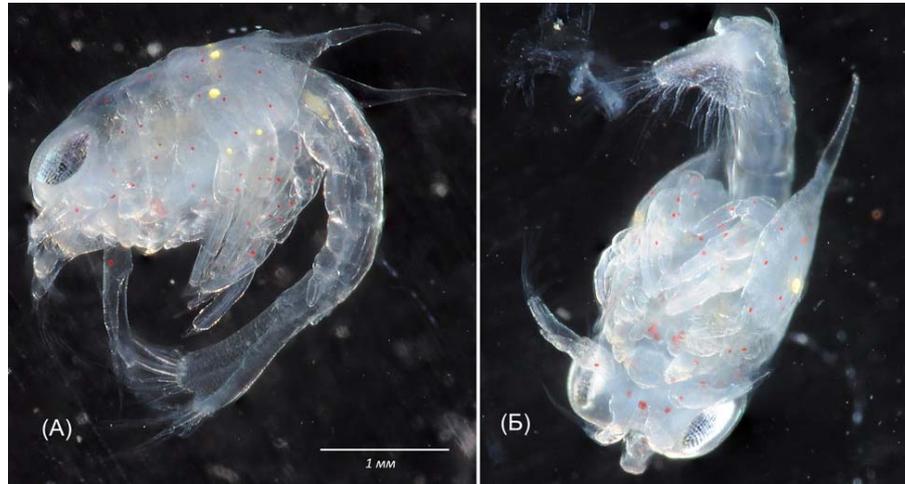


Рисунок 3.6 – Презоза *Paralithodes camtschaticus*: латеральный (А) и вентральный (Б) виды

По нашим наблюдениям, презоза использует тельсон и расположенные на нем кутикулярные выросты в качестве гребной лопасти. Она плавает, совершая периодические хлопающие движения брюшком. При этом кутикулярные выросты на антеннах I-II образуют подобие веера и, как парашют, замедляют погружение личинки. В аквариальных условиях презоза поднимаются в толщу воды и движутся в направлении источников света. Можно предположить, что в естественных условиях это приводит к рассредоточению личинок от места выхода из яиц и помогает избежать хищников. Так же как и на остальных конечностях, щетинки на ротовых конечностях презоза не расправлены (рис. 3.7 В), и презоза не питается. Продолжительность существования презоза очень короткая. Как правило, особь линяет на стадию зоеа I в течение нескольких минут или десятков минут после вылупления. При линьке тонкая оболочка сбрасывается, разворачиваются щетинки на конечностях, рострум и другие выросты тела личинки. У личинок, не перелинявших в течение полутора часов с момента вылупления, отмечались многочисленные деформации рострума, шипов карапакса, щетинок конечностей и тельсона. Такие личинки погибали или имели ограниченную подвижность вследствие неправильного развития придатков тела [Эпельбаум, 2004]. Деформации придатков тела обнаруживались у ослабленных личинок или личинок, вышедших из яиц раньше срока вследствие стресса. Как показали проведённые нами эксперименты, выраженность таких

нарушений оказывала существенное влияние на дальнейшую жизнеспособность личинок.

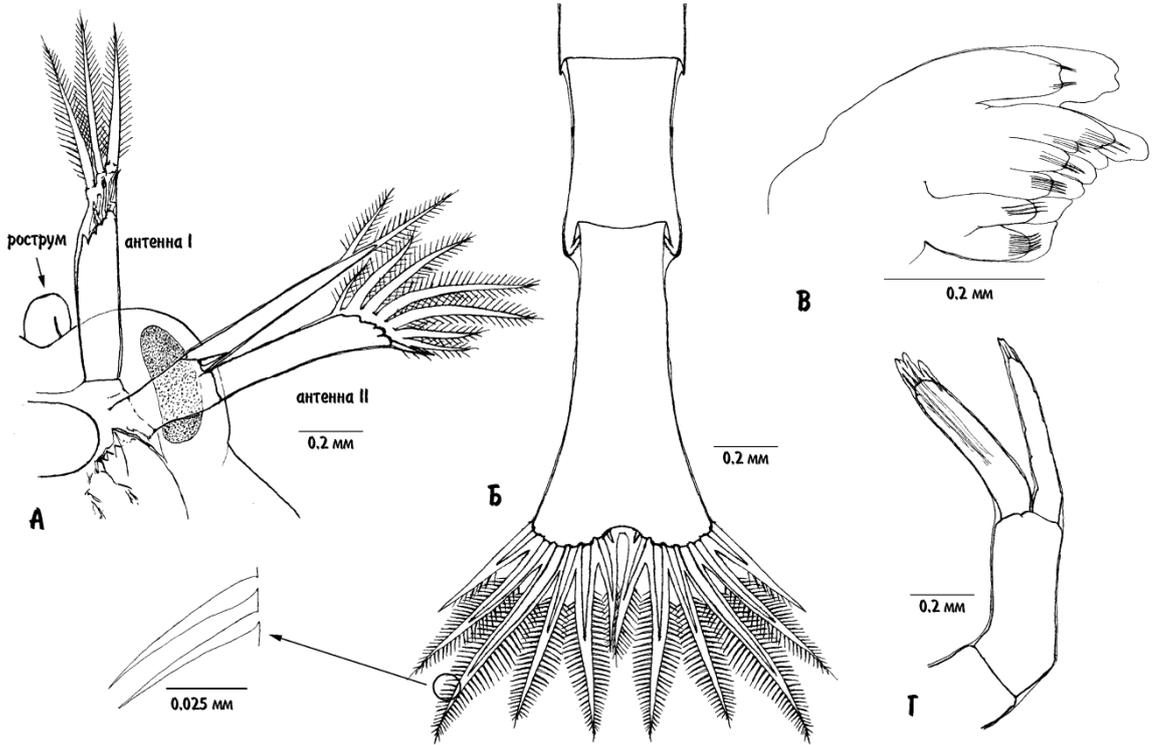


Рисунок 3.7 – Презоза *Paralithodes camtschaticus*: А – антенны I-II; Б – тельсон; В – mxII; Г – mxrI

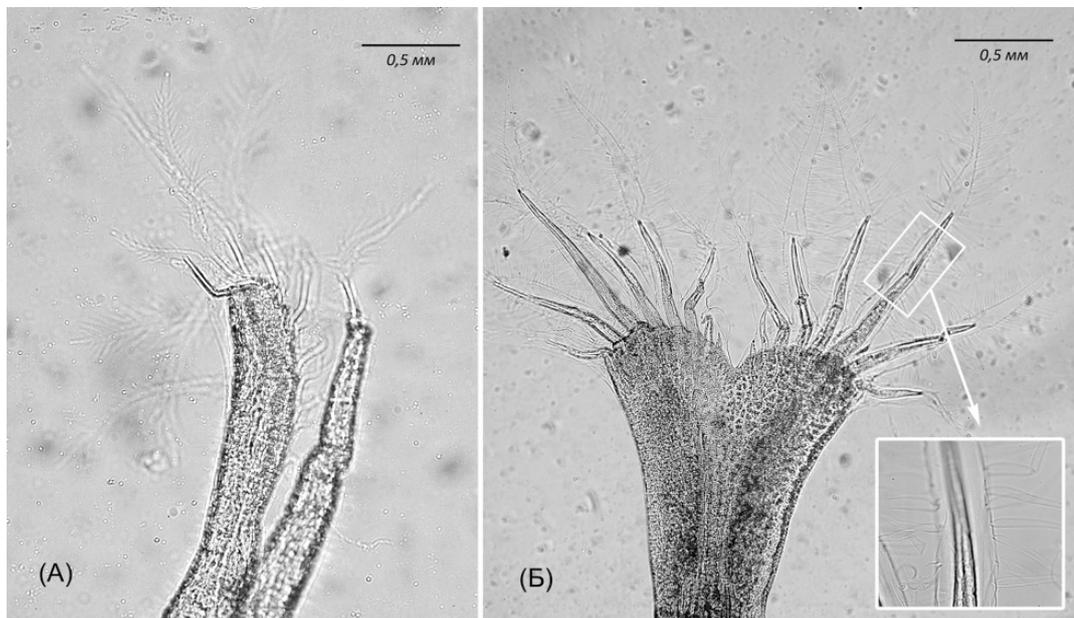


Рисунок 3.8 – Презоза *Paralithodes platypus*: А – антенна I; Б – тельсон

Переход от презоза к зоза (рис. 3.9) сопровождается не только существенными изменениями морфологии конечностей (прил. 4). Меняется способ и направление движения личинки. В качестве локомоторного аппарата зоза использует экзоподиты максиллипед, двигаясь тельсоном вперёд. Тельсон утрачивает локомоторную функцию и выполняет роль руля. Направление движения личинки меняется при изменении угла

наклона положения абдомена и тельсона относительно тела зоэа. Меняется внешний вид особи, в первую очередь это выражается в изменении формы карапакса и в развёртывании рострума и других выростов тела.

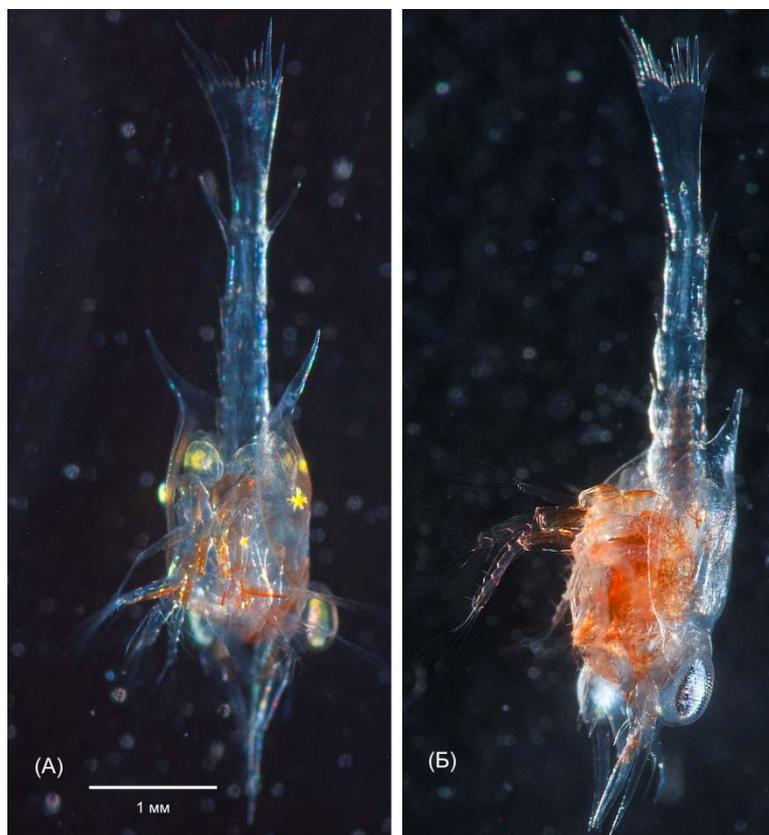


Рисунок 3.9 – Зоэа II крабов *Paralithodes camtschaticus* (А) и *Paralithodes platypus* (Б)

У десятиногих ракообразных достаточно часто встречается лецитотрофное питание, в том числе оно характерно для большинства представителей Lithodidae, [Anger, 1996; Calcagno et al., 2005]. Выполненное нами исследование яиц и зоэа I *P. camtschaticus* показало, что у эмбрионов структурированный желток может сохраняться до выхода личинок из яиц. Но у личинок уже в первые сутки после выклева структурированный желток, как правило, отсутствует, а сквозь покровы видны липидные капли, предположительно являющиеся запасом питательных веществ.

Для определения, в какой степени у *P. camtschaticus* энергетические запасы зоэа I могут быть использованы для компенсации недостатка или отсутствия корма, выполнен эксперимент 3.1. Варианты эксперимента отличались временем начала кормления личинок (1, 3, 5 суток), ещё одну группу особей содержали без корма на протяжении 28 суток.

В варианте эксперимента без кормления личинки не перелиняли на стадию зоэа II, а к 28 суток большая часть особей (85%) погибла. В группе с началом кормления на пятые

сутки выживаемость до стадии зоэа II составила 85%, а в группах, где пищевые объекты стали поступать на первые и третьи сутки – 100%.

Раньше всех перелиняли на стадию зоэа II личинки, корм которым начали вносить в первые сутки после выхода из яиц (рис. 3.10 А). Продолжительность стадии зоэа I в этой группе составила в среднем 16,5 суток. В вариантах эксперимента, где кормление личинок начали на 3 и 5 сутки, линька на стадию зоэа II прошла позже, а продолжительность стадии зоэа I в среднем составила 18,7 и 19,5 суток соответственно (рис. 3.10 А). Отмеченные различия между всеми тремя группами были статистически значимы ($p < 0,05$: непараметрический U-критерий Манна-Уитни).

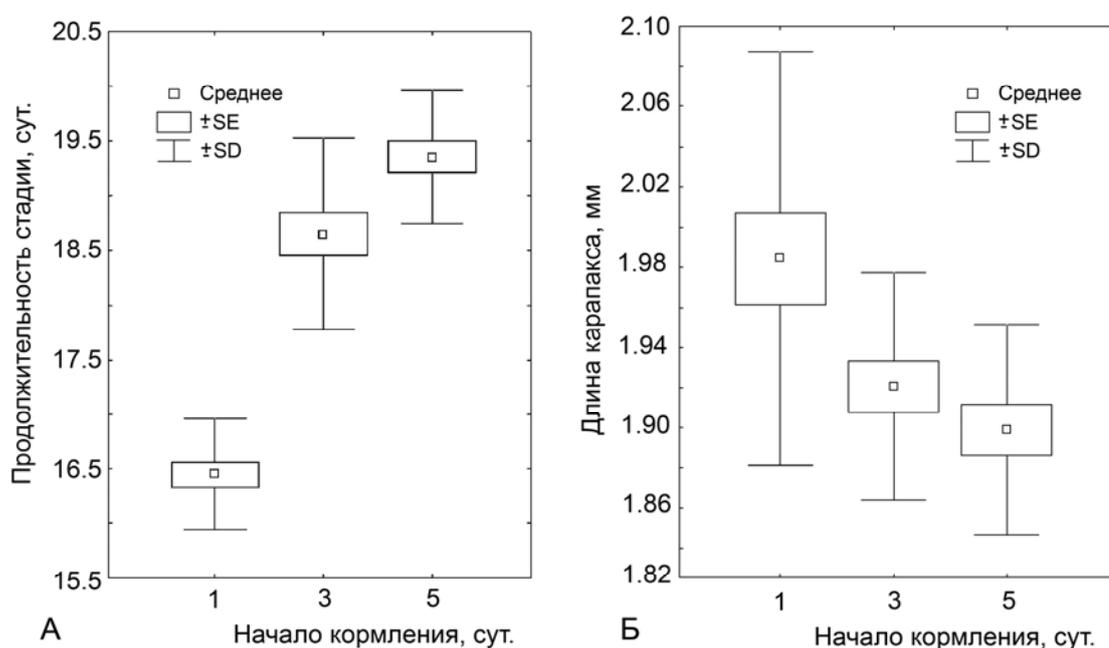


Рисунок 3.10 – Зависимость роста и скорости развития личинок *Paralithodes camtschaticus* от времени начала кормления: А – Продолжительность стадии зоэа I; Б – Длина карапакса личинок зоэа II (без учёта задних шипов карапакса и рострума)

Зоэа II в варианте эксперимента, в котором особи получали корм с первых суток, были крупнее (рис. 3.10 Б), чем зоэа II в двух других группах ($p < 0,04$; t-критерий Стьюдента). Аналогичная зависимость наблюдалась при сравнении сухого веса особей. Средний сухой вес личинок составил при начале кормления на первые, третьи и пятые сутки – 0,185, 0,167 и 0,165 мг соответственно.

Полученные в эксперименте результаты показали, что личинки *P. camtschaticus* после выхода из яиц имеют энергетические резервы, позволяющие им пережить отсутствие корма в течение 5 и более суток. Однако это негативно сказывается на росте и скорости развития личинок. Возможность существенной задержки в развитии при недостатке питания на первых стадиях личиночного цикла подтверждается результатами

других исследований [Anger, Nair 1979; Anger, Dawirs 1981; Anger et al., 1981; Dawirs, 1984; McConaugha 1985; Staton, Sulkin 1991; Mikami, Takashima 1993; Mikami et al., 1994, Abrunhosa, Kittaka 1997b]. Это позволяет сделать вывод, что у личинок *Paralithodes camtschaticus* лецитотрофное питание отсутствует, а имеющиеся запасы питательных веществ позволяют лишь частично компенсировать возможный недостаток кормовых объектов в первое время после выхода из яиц.

P. camtschaticus и *P. platypus* в онтогенезе проходят 4 стадии зоэа [Ковачева, 2002; Ковачева и др., 2005; Epelbaum et. al., 2006; Борисов и др., 2016]. На этапе зоэа у этих видов нами было отмечено три типа морфологических изменений. Во-первых, происходит развитие имеющихся и функционирующих конечностей за счет увеличения количества щетинок. Например, у *P. camtschaticus* количество щетинок на экзоподитах максиллипед увеличивается с четырех до восьми [Epelbaum et. al., 2006]. Во-вторых, развиваются и начинают функционировать конечности, которые дополняют функционал уже имеющихся конечностей и частей тела. На второй стадии зоэа начинают функционировать $m\chi r III$, а на третьей – уроподы (прил. 4). В-третьих, на протяжении всего периода происходит сначала появление, а затем развитие зачатков конечностей (переопод и плеопод), которые будут функционировать только на стадии глаукотэ (декаподита) (прил. 4). Все эти процессы не сопровождаются изменениями в характере движения и питания особи [Epelbaum, Borisov, 2006]. Первые два типа морфологических изменений направлены на сохранение и повышение эффективности работы локомоторного и пищедобывающего аппаратов, которые необходимы в связи с увеличением размеров особи. Тогда как происходящее формирование и развитие зачатков новых морфологических элементов обеспечивает подготовку к следующему этапу развития – стадии глаукотэ.

Переход на стадию глаукотэ сопровождается существенными изменениями морфологии, затрагивающими в той или иной степени большинство конечностей особи (прил. 4). Глаукотэ внешне напоминает молодь краба (рис. 3.11, 3.12), имеет развитые переоподы, экзоподиты максиллипед сохраняются, но утрачивают локомоторную функцию. Глаукотэ ведёт планктоно-бентосный образ жизни и плавает, используя плеоподы. Она может опускаться на субстрат и удерживаться на нем за счёт переопод. При этом, по нашим наблюдениям, у изученных видов глаукотэ не может использовать переоподы для активного перемещения по субстрату. Характерной особенностью стадии глаукотэ является афагия. Её ротовые конечности подвергаются существенной редукции [Epelbaum, Borisov, Kovatcheva, 2006]. На этой стадии особь использует энергетические ресурсы, накопленные на стадии зоэа [Эпельбаум, 2002; Epelbaum, Borisov, 2006]. Такой вариант развития был назван Ангером [Anger, 1989] «вторично лецитотрофным».

Основной функцией глаукотоз является поиск подходящего места и субстрата для оседания.

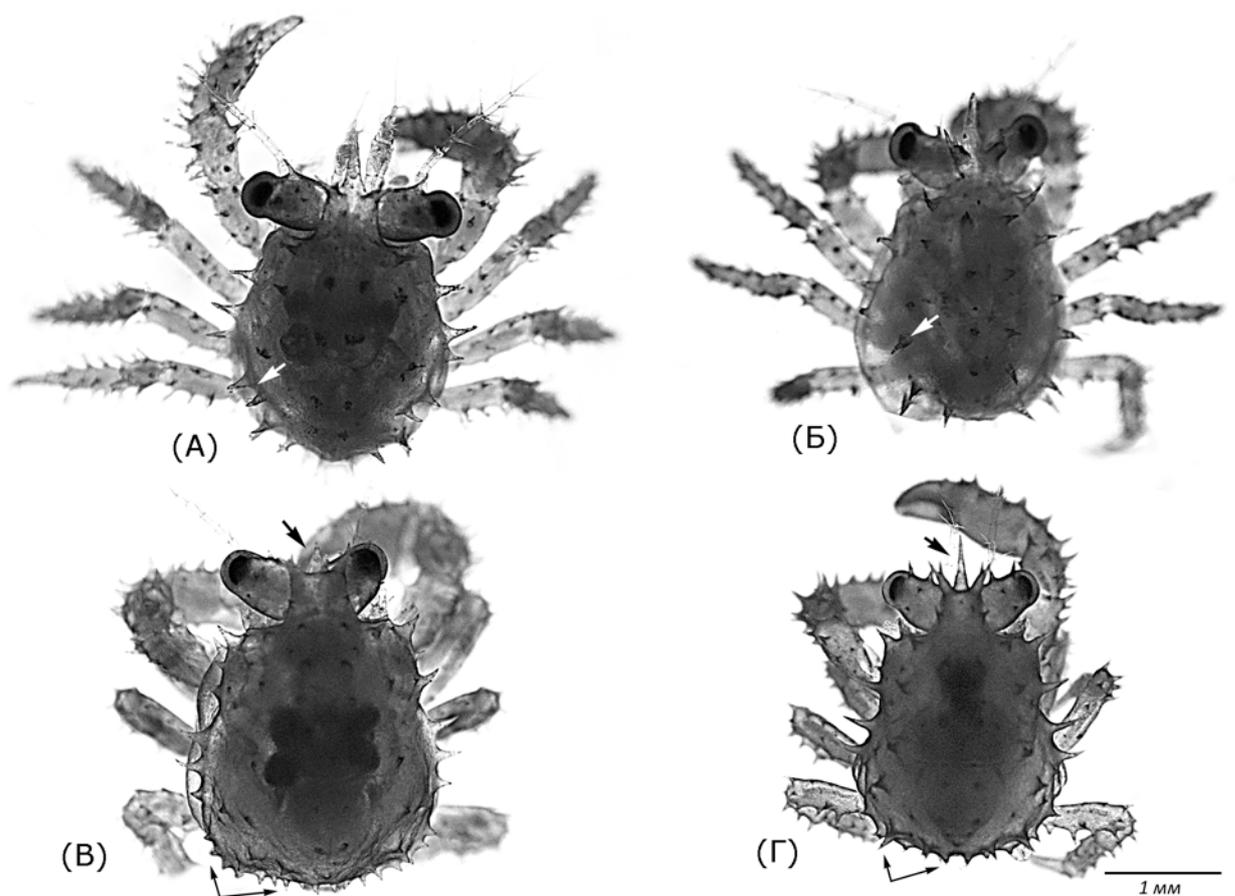


Рисунок 3.11 – Стадии глаукотоз и молоди *Paralithodes platypus* (А, В) и *Paralithodes camtschaticus* (Б, Г). Стрелками показаны основные отличительные морфологические признаки этих видов на данных стадиях жизненного цикла

На стадии молоди происходит переход к полностью бентосному существованию, который сопровождается рядом изменений в морфологии [Epelbaum, Borisov, Kovatcheva, 2006]. Плеоподы редуцируются, вторая-третья пара переопод начинают функционировать для хождения по дну, покровы кальцифицируются и становятся непрозрачными.

По внешней морфологии ранние стадии *P. camtschaticus* и *P. platypus* очень похожи [Борисов и др., 2016]. Отличия в основном касаются пропорций тела, количества и формы некоторых щетинок и шипов (рис. 3.9, 3.11). Зоа *P. platypus* несколько крупнее зоа *P. camtschaticus*, но имеют более короткий рострум (рис. 3.9). Глаукотоз *P. platypus* имеют удлинённые сенсиллы на шипах карапакса и конечностей и дополнительный шип в заднелатеральной части карапакса (рис. 3.11 А, Б). Рострум и шипы на карапаксе у молоди *P. platypus* короче, а число шипов на карапаксе больше, чем у молоди *P. camtschaticus* (рис. 3.11 В, Г). При общем сходстве внешней морфологии ранние стадии *P. camtschaticus* и *P. platypus* существенно отличаются по окраске (см. главу 5).

После перехода на стадию молоди состав конечностей и их функции больше не претерпевают существенных изменений (прил. 4). Однако изменения в морфологии особи не заканчиваются полностью с ее переходом на стадию молоди. Между ранней молодью и взрослыми особями имеются существенные различия в соотношении различных частей тела, окраске, скульптуре покровов и т.д. (рис. 3.12) [Борисов, 2004; Kovatcheva et al., 2006; Павлов, 2007].



Рисунок 3.12 – Изменение внешнего вида особи и скульптуры карапакса у краба *Paralithodes camtschaticus* в процессе роста: А – молодь первой стадии (ШК 1,8 мм); Б – молодь в возрасте 7 месяцев с момента выхода из яйца (ШК 12 мм); В – взрослая особь (ШК 210 мм)

Выполненные нами исследования позволили описать изменения, происходящие во внешней морфологии молоди *P. camtschaticus* в первые два года жизни, и выделить критерии, позволяющие идентифицировать первые стадии молоди [Борисов, 2004; Kovatcheva et al., 2006]. На первой стадии молодь имеет вытянутую грушевидную форму карапакса, практически каждый шип карапакса молоди несёт сенсиллу, выполняющую, по-видимому, рецепторную функцию (рис. 3.13 Е). На абдомене могут располагаться в разной степени редуцированные плеоподы, которые полностью исчезают на второй стадии. Молодь первой и второй стадий отличается числом шипов, расположенных на заднем крае карапакса (рис. 3.13 А, Б). Молодь первой стадии имеет на этом участке карапакса не более 5 шипов, между которыми после линьки на вторую стадию появляются 2-4 шипа меньшего размера. Начиная с третьей стадии, изменения, происходящие во

внешней морфологии молоди *P. camtschaticus*, уже имеют существенную индивидуальную изменчивость, что затрудняет выделение признаков для точного определения стадии.

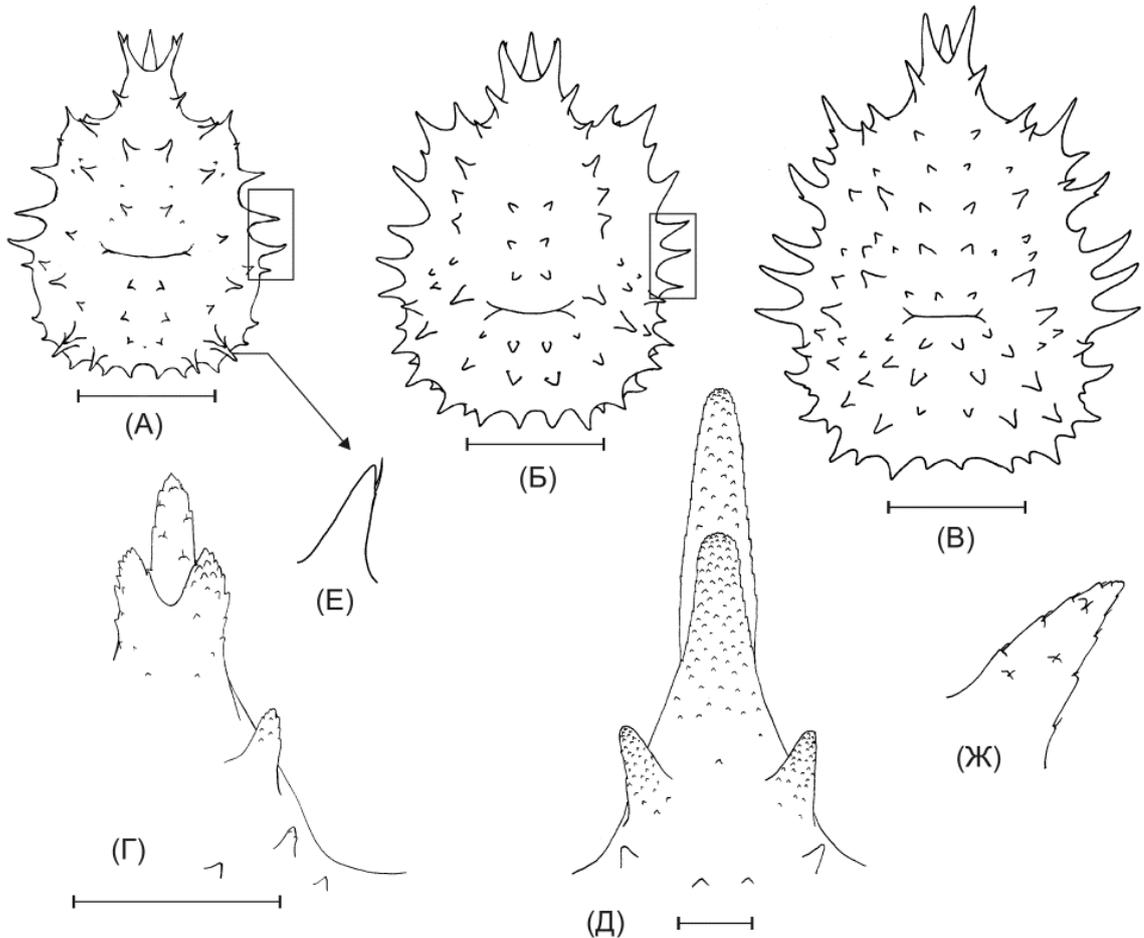


Рисунок 3.13 – Молодь *Paralithodes camtschaticus*. Карапаксы молоди первой (А), второй (Б) и третьей (В) стадий; форма роострума молоди в 1,5 (Г) и 2,5 (Д) года, мальков первой стадии (Е) и второго года жизни (Ж). Масштаб 0,5 мм

После нескольких линек многие шипы карапакса молоди теряют свою остроту. Количество сенсилл на них увеличивается, а на их месте появляются зарубки (рис. 3.13 Ж). У взрослых особей шипы карапакса вновь становятся острыми. В отличие от молоди, их вершины сильно склеротизированы и практически лишены сенсилл, которые расположены несколько ниже (рис. 3.12.В). По мере роста особи бронхиальные отделы карапакса разрастаются [Павлов, 2007] и ширина карапакса становится больше его длины (рис. 3.12). Относительные размеры роострума существенно уменьшаются, а некоторые его элементы (шипы) постепенно сливаются вместе (рис. 3.13 Г, Д). Половую принадлежность молоди становится возможным определить по форме склеритов брюшка после 2-4 линек с момента перехода со стадии глаукотоэ. В это время у самок появляются зачатки плеопод.

Для раннего развития *P. camtschaticus* и *P. platypus* характерно наличие довольно резких изменений в морфологии и функционировании конечностей: презоза – зоэа; зоэа – глаукотоз; глаукотоз – молодь (прил. 4). Эти переходы сопровождаются сменой способа локомоции (прил. 4). Тогда как изменения морфологии и увеличение числа конечностей на стадии зоэа не сопровождаются изменениями в поведении особи, а направлены на компенсацию потребностей, вызванных ее ростом. Аналогичная динамика наблюдается в изменении формы тела, числа щетинок и шипов карапакса молодки. Она носит постепенный, поступательный характер и соответствует росту и изменению образа жизни молодки. При этом наиболее значимые изменения в морфологии наблюдаются при переходе с первой на вторую стадию молодки и сопровождаются существенными изменениями в поведении (увеличением двигательной активности, перемещением с верхних на нижние части субстратов [Переладов, 2003]).

3.4. Постэмбриональный онтогенез *Brachyura*

Личиночное развитие представителей *Brachyura* в целом аналогично таковому у *Anomura*. Из яйца выходит презоза. Продолжительность этого периода очень небольшая: у краба *Erimacrus isenbeckii* – не более 30 мин [Sasaki, Mihara, 1993]. Кутикулярная оболочка презоза *E. isenbeckii* имеет полые, мягкие выросты на антеннах I-II и тельсоне (рис. 3.14). По нашим данным, в отличие от *P. camtschaticus* и *P. platypus*, их вторичные выросты не полые внутри (рис. 3.8 Б и 3.14 А). Наличие презоза отмечено у многих видов *Brachyura* [Корниенко, Корн, 2004; Корниенко, Корн, 2010; Roesijadi, 1976; Campbell, Fielder, 1987; Guerao, Abello, 1996].

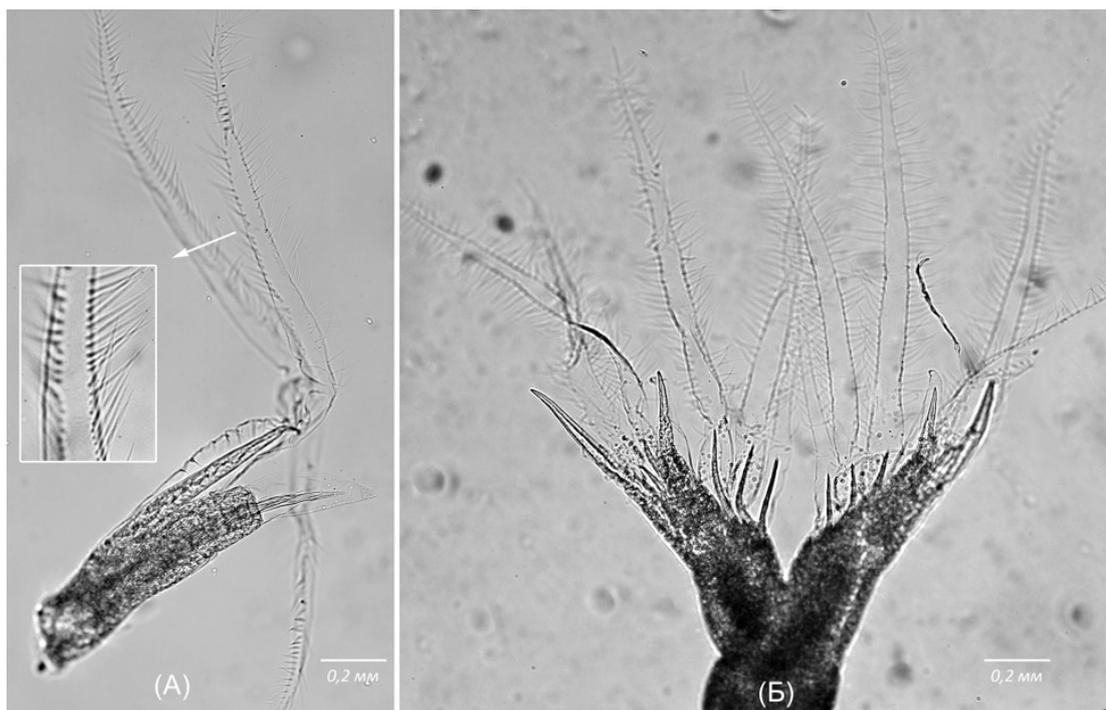


Рисунок 3.14 – Презоза краба *Erimacrus isenbeckii*: антенна I (А) и тельсон (Б)

Личиночное развитие краба *E. isenbeckii* включает пять стадий зоэа и стадию мегалопы (декаподита) (рис. 3.15) (прил. 5). Морфология ранних стадий этого вида подробно описана в работах японских и российских исследователей [Kurata, 1963a; Макаров, 1966; Корниенко, Корн, 2010]. Кроме того, в Японии в лабораторных условиях были получены и подробно изучены стадии презоэа и зоэа I [Sasaki, Mihara, 1993], а также выполнен ряд работ, направленных на подбор оптимальных условий содержания и кормления личиночных стадий *E. isenbeckii* при культивировании в искусственных условиях [Jinbo et al., 2007; 2012; 2013].



Рисунок 3.15 – Зоэа I (А) и мегалопа (Б) краба *Erimacrus isenbeckii* (фото Печёнкина Д. С.)

Личиночное развитие краба *Eriocheir japonica* по числу стадий аналогично развитию *E. isenbeckii*. Помимо презоэа, оно включает пять стадий зоэа и стадию мегалопы (рис. 3.16) (прил. 6). Морфология личиночных стадий этого вида достаточно подробно описана как в российской [Корниенко, Корн, 2005; Корниенко, Корн, 2010], так и в зарубежной литературе [Morita, 1974; Lai et al., 1986; Kim, Hwang, 1990]. Такое пристальное внимание к личиночному развитию данного вида объясняется интересом к нему как к потенциальному объекту аквакультуры, поскольку близкий к нему вид *Eriocheir sinensis* Milne Edwards, 1853 активно культивируется в Китае [Sui et al., 2011].

У краба *Chionoecetes opilio* из яйца выходит презоэа [Aikawa, 1937; Hauns, 1973]. Краб *C. opilio* в развитии проходит только две личиночные стадии зоэа (прил. 7) [Kurata, 1963b; Motoh, 1973; Корниенко, Корн, 2010]. Однако развитие зоэа I-II достаточно длительное и в сахалинских водах составляет около двух месяцев [Первеева, Абрамова,

2005]. Стадия мегалопы также продолжительная и может составлять до 60 сут [Kon et al., 2003].



Рисунок 3.16 – Зоэа I и мегалопа краба *Eriocheir japonica*

Линька презоэа на стадию зоэа у исследованных видов крабов характеризуется началом функционирования комплекса конечностей головогруди (прил. 5-7), но, в отличие от *Anomura*, у большинства крабов *Brachyura* на стадии зоэа функционируют только две первые пары максиллипед [Anger, 2001]. Зоэа *Brachyura* имеют характерную сферическую форму карапакса часто с длинными спинными, ростральными и / или боковыми шипами (рис. 3.15 А, 3.16 А). Но в целом можно сказать, что личиночное развитие *Brachyura* и *Anomura* проходит сходным образом. Переход к стадии декаподита (рис. 3.15.Б, 3.16.Б) у *Brachyura*, так же как и у *Anomura*, сопровождается наиболее серьёзными перестройками как в морфологии конечностей, так и в их функционировании (прил. 5-7). Двигательные функции переходят от экзоподитов максиллипед к плеоподам, начинают функционировать переоподы и $m\chi r III$. Несмотря на то, что мегалопа имеет развитые переоподы, подобно глаукотоэ *Anomura* она использует их для удержания на субстрате, но не для хождения. Переход со стадии мегалопы на стадию молоди сопряжён с существенными изменениями в функционировании конечностей, и это в первую очередь касается изменений локомоторного аппарата. Плеоподы редуцируются и практически исчезают у молоди, но позже у самцов и самок формируются заново в виде гонопод у самцов и плеопод, используемых для вынашивания яиц, у самок (прил. 5-7), аналогичная судьба плеопод отмечена и для других видов *Brachyura* [Junior, Fransozo, 2016]. На стадии молоди переоподы наконец начинают функционировать в качестве полноценных ходильных конечностей (прил. 5-7). Важным отличием в развитии исследованных видов

является то, что мегалопы *Brachyura* имеют развитые ротовые конечности и питаются, тогда как у глаукотэ *Anomura* ротовые конечности редуцируются, а особи не питаются (прил. 5-7).

Крабы *E. isenbeckii* и *E. japonica* в развитии проходят 5 стадий зоэа. Развитие краба *C. opilio* включает всего 2 стадии зоэа. Интересно, что при неблагоприятных условиях у краба *E. sinensis* [Anger 1991, Montú et al., 1996] и некоторых других видов крабов [Pestana, Ostrensky, 1995; Giménez 2000; Montú et al., 1990] отмечено увеличение числа стадий зоэа в онтогенезе. Это может свидетельствовать о том, что число стадий зоэа является достаточно мобильным признаком, который легко изменяется в эволюционном плане с учётом условий, в которых происходит личиночное развитие вида. В противоположность этому стадия мегалопы всегда сохраняется в виде одной стадии. Это позволяет рассматривать стадию зоэа как стадию, направленную на рост и расселение, тогда как стадия декаподита (глаукотэ, мегалопа) десятиногих ракообразных является переходной и выполняет роль мостика между планктонной и бентосной стадиями жизненного цикла. На этой стадии происходит перемещение к месту оседания и выбор подходящих субстратов. На успешное выполнение данных функций направлены морфологические и поведенческие особенности стадии декаподита (мегалопы и глаукотэ).

3.5. Постэмбриональный онтогенез Caridea

Личинки *Caridea* вылупляются в виде креветкоподобной зоэа, обычно с сидячими сложными глазами и функционирующими экзоподитами на грудных конечностях. Зоэа движутся за счет экзоподитов хвостом вперед. Личинки могут также совершать быстрые скачки за счёт резкого сгибания абдомена. На второй стадии глаза всегда располагаются на стебельках. Чаще всего развитие стадий зоэа характеризуется последовательным увеличением и развитием несущих экзоподиты торакальных конечностей, а также формированием плеопод и урупод. Количество стадий зоэа сильно колеблется как между разными видами, так и у одного вида в зависимости от условий, в которых протекает развитие [Хмелева и др., 1985; New, Valenti (eds), 2000; New, et al. (eds), 2010]. У многих видов *Caridea*, жизненный цикл которых полностью проходит в пресной воде, произошла эмбрионизация планктонных стадий развития, и из яйца выходит уже сформировавшаяся молодь [De Grave et al., 2008]. Напротив, у *Macrobrachium rosenbergii*, развитие личинок которых проходит в водах эстуариев, насчитывается от 11 стадий зоэа [Uno, Kwon, 1969] до 17 [Díaz, Kasahara, 1987; Agard, 1999].

Переход между фазами зоэа и декаподита является постепенным у большинства видов [Anger, 2001]. По нашим наблюдениям, поздние стадии зоэа имеют плеоподы с неполным щетиночным вооружением, которые играют вторичную роль в локомоции личинки (собственные наблюдения для *M. rosenbergii* и данные Ангера [Anger, 2001] для *Palaemonetes argentinus*), поскольку их морфология, мускулатура и иннервация недостаточно развиты [Anger, 2001]. Сходная ситуация наблюдается с экзоподитами переопод у первых ювенильных стадий. Рудименты экзоподитов могут сохраняться у нескольких первых стадий, а их исчезновение происходит постепенно. Таким образом, переход между фазами зоэа, декаподита и молоди носит постепенный характер. Каестнер [Kaestner, 1980] классифицировал этот тип личиночного развития как анаморфный. По мнению Ангера [Anger, 2001], у креветок Caridea выраженный метаморфоз отсутствует, а применение терминов зачастую является субъективным решением исследователя. Однако проведённые нами исследования показали, что, несмотря на возникающие сложности в выделении и классификации фаз развития, все же наблюдается переход между планктонной и бентосной фазами у *M. rosenbergii* и планктонно-бентосной и бентосной фазами у *Pandalus latirostris* [Борисов и др., 2016]. В этот момент в ходе одной линьки происходят существенные перестройки как в морфологии, так и в поведении.

Личиночное развитие *M. rosenbergii* подробно изучено рядом исследователей [Ling, 1969; Uno, Kwon, 1969; Díaz, Kasahara, 1987; Agard, 1999 и др.]. Полученные нами результаты об изменениях в морфологии конечностей личинок [Борисов, Кряхова, 2011] подтвердили актуальность описаний, которые выполнили Уно и Квон [Uno, Kwon, 1969]. Мы не обнаружили в развитии *M. rosenbergii* фазы, схожей с презоэа, а Gurney [Gurney, 1942] указывает, что у креветок Caridea покрывающая эмбрион оболочка не имеет специальных выростов, как у Brachyura или Anomura. Вместе с тем, характерным признаком зоэа I являются сидячие глаза (рис. 3.17). Размеры особи на стадии зоэа I меньше, чем зоэа II. В головогрудь имеется большое количество жировых капель, что указывает на возможность лецитотрофного питания этой стадии (рис. 3.17). На стадии зоэа I имеется полный набор сформированных ротовых конечностей (прил. 8). Их щетиночное вооружение по качественному и количественному составу незначительно отличались от второй-третьей личиночной стадии. У зоэа I отсутствуют переоподы III-V, плеоподы и уроподы (прил. 8). Первая и вторая пара переопод представлена двуветвистыми зачатками (рис. 3.18).

У личинок *M. rosenbergii* сформированные, с щетиночным вооружением, переоподы I-II появляются на стадии зоэа II (рис. 3.18). Они состоят из эндоподита, участвующего в захвате пищевых объектов, и экзоподита, выполняющего локомоторную

функцию. Переоподы III и V на стадии зоэа II присутствуют в виде нерасчленённых зачатков (рис. 3.18). Объем и количество липидных капель в головогрудь личинок на стадиях зоэа I-II постепенно сокращаются. Окончательно крупные липидные капли исчезают в начале стадии зоэа III (рис. 3.17).

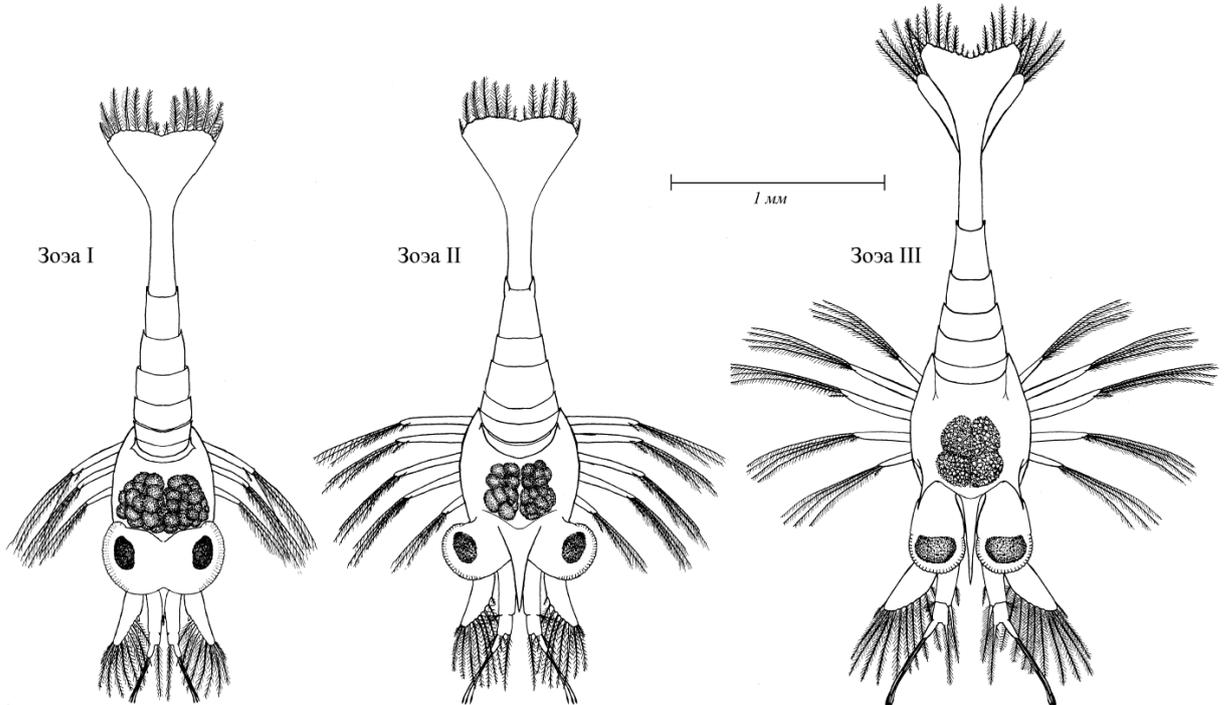


Рисунок 3.17 – Внешний вид зоэа I-III *Macrobrachium rosenbergii*

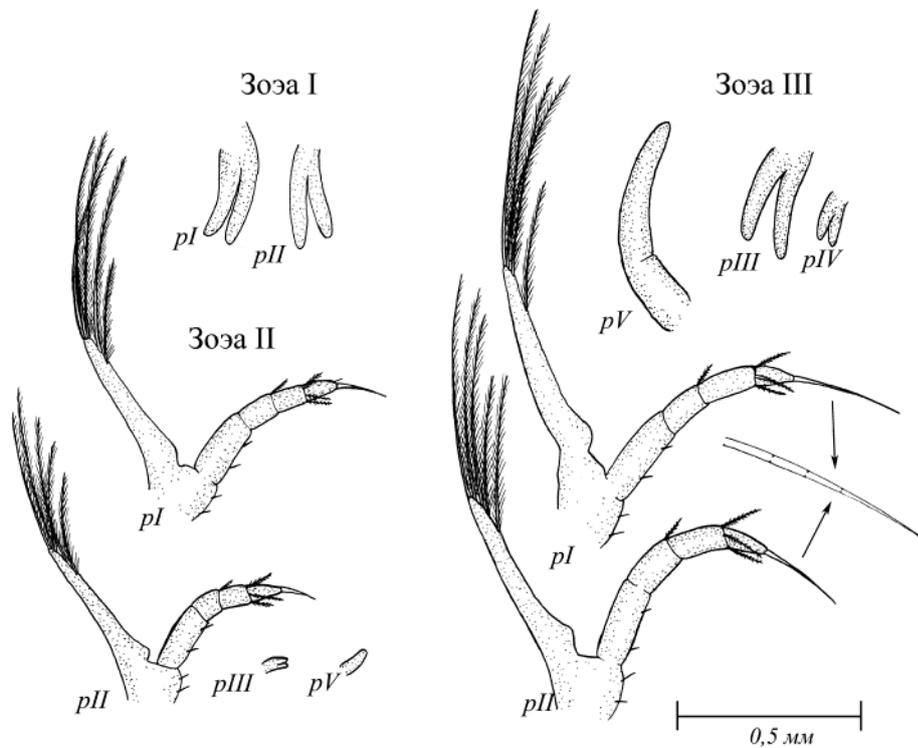


Рисунок 3.18 – Переоподы I-V (pI-V) зоэа I-III *Macrobrachium rosenbergii*

Продолжительность стадии зоза I составляет при температуре 29-30 °С менее суток. В ходе выполненных нами наблюдений в эксперименте 3.2 по исследованию питания ранних личиночных стадий *M. rosenbergii* корм в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) у личинок зоза I обнаружен не был. За время визуальных наблюдений за отдельными личинками у зоза I питания или захвата корма отмечено не было. Пищевое поведение личинок впервые наблюдалось на стадии зоза II. Однако в начале стадии зоза II не все особи потребляли предложенный им корм. Активность в поиске, захвате и потреблении пищевых объектов заметно увеличилась в конце стадии. Доля особей с наполненным желудочно-кишечным трактом составляла 17%, 5% и 50% на 2, 3 и 4 сут после выхода из яиц (1, 2 и 3 сут стадии зоза II) соответственно.

Результаты эксперимента 3.3 продемонстрировали зависимость выживаемости и скорости развития личинок от момента начала питания (рис. 3.19). Максимальные значения выживаемости (100%), скорости роста и развития были получены для варианта, когда корм в емкости с личинками начали вносить в первые сутки эксперимента. В варианте, когда корм начали вносить только на 4 сутки, выживаемость составила всего 30%. Показатели скорости роста и развития в этом варианте эксперимента были статистически значимо ниже, чем при начале внесения корма на 1 и 2 сутки. При начале внесения корма в 1 и 2 сутки статистически значимыми ($p=0,036$; непараметрический U-критерий Манна-Уитни) были только различия в длине карапакса личинок.

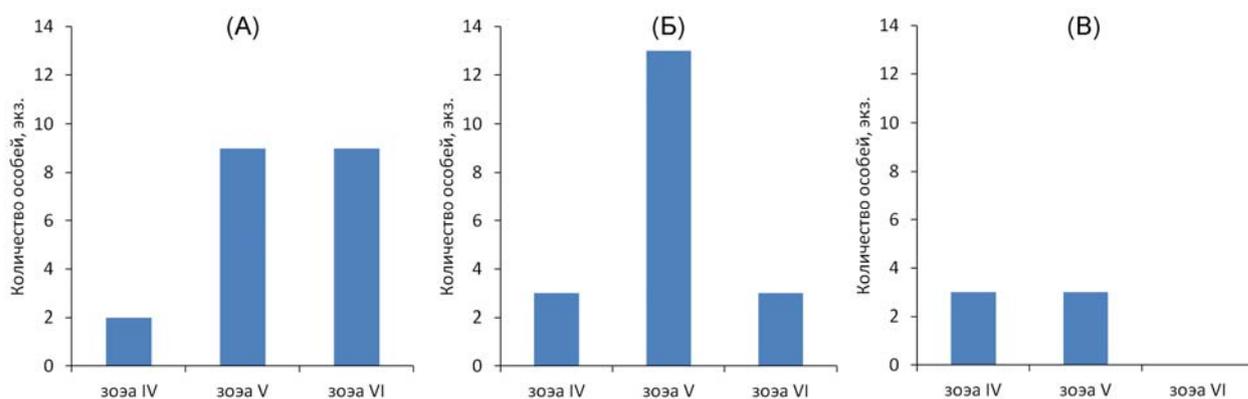


Рисунок 3.19 – Стадии развития и выживаемость личинок *Macrobrachium rosenbergii* на 10-е сутки эксперимента при начале внесения корма в емкости: А – в первые сутки; Б – во вторые сутки; В – на четвертые сутки

Результаты наблюдений и эксперимента 3.2 свидетельствует, что на стадии зоза I личинки *M. rosenbergii* не питаются. Развитие происходит за счёт запасов желтка, которые сокращаются, но не исчезают полностью к моменту перехода личинки на стадию зоза II (рис. 3.17). Вместе с тем наличие развитых ротовых конечностей у зоза I *M. rosenbergii*,

позволяет предположить, что переход к лецитотрофному питанию у этого вида произошёл не так давно. На стадии зоза I у личинок отсутствуют развитые переоподы. Функционирующие первые две пары переопод появляются на стадии зоза II (рис. 3.18). Это значительно расширяет возможности личинки для захвата кормовых объектов. Потребление пищи на стадии зоза II увеличивается по мере сокращения запасов желтка. Оставшиеся с эмбрионального периода запасы желтка позволили отдельным личинкам выжить в течение 4 суток без пищи и успешно пройти две линьки. Однако большая часть личинок погибла, а выжившие особи были меньше по размеру и развивались медленнее, чем особи, получавшие корм с начала стадии зоза II. Таким образом, энергетических резервов, сохраняющихся к стадии зоза II, оказывается уже недостаточно. Для нормального развития личинкам на стадии зоза II необходимо начать питаться, а имеющиеся остатки желтка могут лишь частично компенсировать недостаток кома. Близкий тип онтогенеза питания описан для ранних стадий другого вида креветок рода *Macrobrachium* – *M. amazonicum*. На стадии зоза I личинки *M. amazonicum* развиваются исключительно за счёт лецитотрофного питания. На стадии зоза II и в начале зоза III лецитотрофное питание дополняется факультативным планктонным хищничеством [Anger, Hayd, 2009; Anger, Hayd, 2010].

Наличие полного или частичного развития личинок за счёт лецитотрофного питания у десятиногих ракообразных рассматривается как важная преадаптация к существованию в пресных и холодных водах, а также на суше [Anger, 1995b; Calcagno et al., 2005]. По нашему мнению, наблюдаемый у креветки *M. rosenbergii* переход от лецитотрофного типа питания (стадия зоза I), через факультативно лецитотрофный (зоза II), к планктотрофному (зоза III и более поздние стадии) является гибкой стратегией, обеспечивающей высокие адаптивные возможности личинок. На первой лецитотрофной стадии у личинок происходит развитие аппарата (перопод I-II) для захвата пищевых объектов. Факультативное лецитотрофное питание на второй стадии позволяет личинкам постепенно адаптироваться к новому типу питания, пережить кратковременную бескормицу и, при необходимости, переместиться в богатую кормом часть водоёма. Все это значительно повышает шансы личинок приспособиться к изменчивым условиям эстуария.

Дальнейшие изменения морфологии в личиночный период носят в целом постепенный поступательный характер (прил. 8). На стадии зоза III появляются уropоды, в два раза увеличивается длина щетинок на концах эндоподитов переопод I-II. На стадии зоза IV появляется щетиночное вооружение переопод III и V и они начинают функционировать. Переоподы IV формируются и начинают использоваться личинкой на

стадии зоэа VI. Помимо развития новых конечностей, на уже сформированных по мере роста личинки увеличивается число щетинок. Все эти изменения дополняют и совершенствуют уже имеющийся у личинки локомоторный аппарат и аппарат по захвату кормовых объектов. Они коррелируют с возрастающими по мере роста личинки потребностями в средствах захвата пищи и движения (экзоподиты переопод I-IV используются личинками при плавании). Формирование плеопод у личинок начинается в районе 6 стадии, на 8 стадии на плеоподах появляются щетинки, число и размер которых продолжает увеличиваться на следующих стадиях, но полностью функционально развитым щетиночное вооружение плеопод становится только после перехода на стадию молоди. Прохождение личиночной фазы у *M. rosenbergii* происходит постепенно и поступательно, без резких морфологических изменений между стадиями. Лишь первые стадии имеют хорошо выраженные и диагностируемые отличия (рис. 3.17). Последняя планктонная личиночная стадия отличается от первой стадии молоди как пропорциями тела, так и морфологией и функционированием конечностей (рис. 3.20).



Рисунок 3.20 – *Macrobrachium rosenbergii* А – положение, занимаемое зоэа XI в толще воды; Б – плывущая молодь первой стадии (постличинка); В – молодь первой стадии (постличинка) на субстрате (фото Паршина-Чудина А.В.)

По нашему мнению, у *M. rosenbergii* стадия декаподита отсутствует или ее нельзя выделить из общего личиночного развития. У первой стадии молоди (традиционно называемой в аквакультуре постличинкой) полностью формируется щетиночное вооружение плеопод и они начинают играть главную роль при плавании особи; экзоподиты переопод существенно редуцируются и вместе с пероподами максиллипед

перестают выполнять двигательную функцию, в результате чего меняется характер плавания; меняется морфология эндоподитов переопод, и особь становится способной перемещаться по дну и субстратам (рис. 3.20). Происходящие изменения затрагивают не только морфологию придатков тела. Существенно меняется окраска особи (см. главу 5). Молодь предпочитает занимать затенённые пространства, что свидетельствует о смене положительного фототаксиса, характерного для зоэа, на отрицательный. Формируется эффективная система осморегуляции [New, 2002]. На этой стадии в природе начинается миграция креветок из эстуариев в пресные водоёмы, а в аквакультуре креветок переводят из соленой воды в пресную [New, Singholka, 1982, 1985; New, Valenti, 2000; New, 2002; Ковачева, 2008; Ковачева и др., 2015].

Изменения в морфологии, которые можно было бы классифицировать как метаморфические, у *M. rosenbergii*, выражены слабее, чем у видов *Brachyura* и *Anomura*, развитие которых было описано выше. Однако полученные нами данные позволяют не согласиться с утверждениями [Kaestner, 1980; Anger, 2001] об их полном отсутствии. У *M. rosenbergii* в онтогенезе происходит один существенный метаморфоз при переходе от планктонной стадии к бентосной, что хорошо иллюстрирует смена функций целого ряда конечностей, происходящая в этот период, изменения в поведении и физиологии. При этом подготовительные этапы перехода от личиночного этапа к молодежи, действительно, являются более растянутыми, чем в других группах десятиногих ракообразных, а сам переход не столь выраженным, особенно в морфологическом плане. Кроме того, важным этапом являются изменения, которые претерпевает личинка при переходе с первой на вторую стадию зоэа. Хотя эти изменения и не носят характера метаморфоза, но являются важным этапом в онтогенезе и имеют существенное значение для оптимизации технологии культивирования.

Развитие креветки *P. latirostris* (прил. 9) можно рассматривать в качестве иллюстрации эмбрионизации личиночного развития [Борисов и др., 2016]. Значительное сокращение личиночного развития характерно для многих представителей *Caridea* и особенно широко распространено у видов, обитающих в пресных водоемах [Хмелева, 1997; Anger, 1995b, 2009]. Первые стадии постэмбрионального развития креветки *P. latirostris* имеют признаки, характерные как для личинок, так и для ранней молодежи. Глаза у особей первой стадии лишены подвижности и располагаются на укороченных стебельках (рис. 3.21.А). Ротрум короткий, без зубчиков. Три пары максиллипед имеют экзоподиты с длинными развитыми перистыми щетинками (рис. 3.22.А). Экзоподиты максиллипед используются при плавании. Переоподы I и II несут недоразвитые экзоподиты, лишённые щетинок. Плеоподы лишены щетинок. Уроподы в виде небольших

зачатков вместе с тельсоном входят в состав единой хвостовой лопасти (рис. 3.21.Б). По краю хвостовой лопасти расположены щетинки. Большую часть времени креветки на первой стадии сидят на субстратах и малоподвижны.

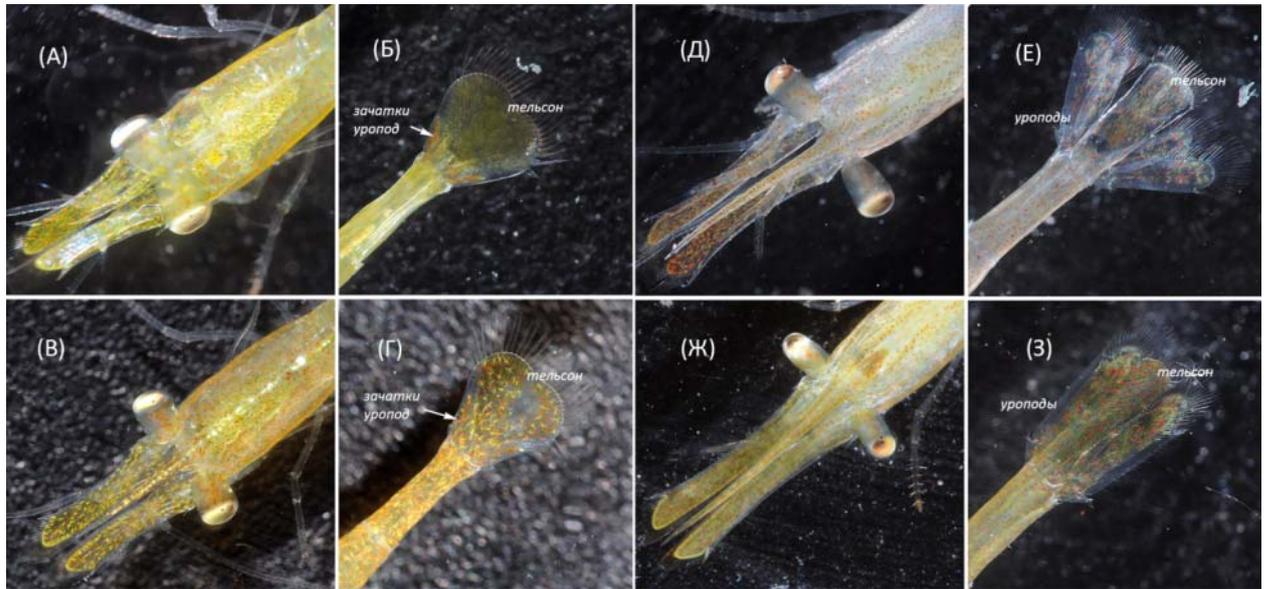


Рисунок 3.21 – Креветка *Pandalus latirostris*: А, Б – 1 стадия; В, Г – 2 стадия; Д, Е – 3 стадия; Ж, З – 4 стадия (фото Печёнкина Д.С.)

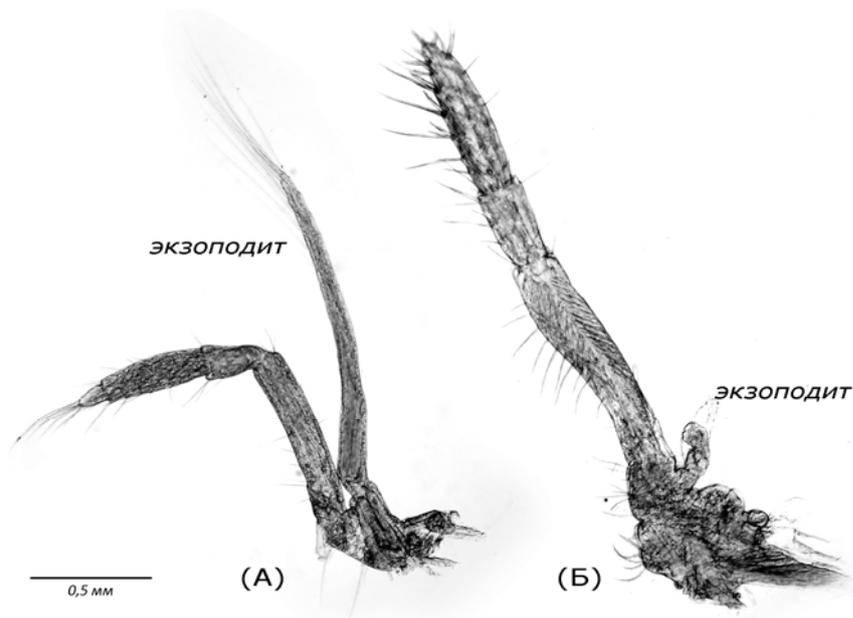


Рисунок 3.22 – Третий максиллипед креветки *Pandalus latirostris*: А – 1 стадия; Б – 3 стадия

После линьки на вторую стадию глазные стебельки удлиняются и становятся подвижными (рис. 3.21 В). Длина роstrума увеличивается, и на нём появляются зубчики. На этой стадии все экзоподиты максиллипед сохраняют щетиночное вооружение. Экзоподиты переопод по-прежнему лишены щетинок и укорачиваются. На плеоподах появляются щетинки. Зачатки уropод все ещё объединены с тельсоном внутри хвостовой

лопасти, но значительно увеличиваются в размерах (рис. 3.21 Г). Происходит ряд других мелких изменений в морфологии, которые делают особь более похожей на взрослую креветку. Большинство элементов жаберного аппарата или отсутствует, или развито не полностью.

Самые значительные изменения в морфологии происходят при переходе особи на третью стадию. Экзоподит третьей пары максиллипед редуцируется (рис. 3.22 Б). Свободные двуветвистые уropоды и тельсон формируют хвостовой веер (рис. 3.21 Е). В жаберной камере появляются зачатки артробранхий. Скафогнатит обретает характерную для взрослых особей форму, на его заднем конце появляются щетинки, участвующие в груминге жаберной камеры. В целом морфология особи третьей стадии соответствует взрослой креветке. Незначительные изменения внешнего вида и отдельных органов у особи продолжаются и в дальнейшем (рис. 3.21 Ж, З). В связи с этим авторы, изучавшие личиночное развитие *P. latirostris*, предлагали рассматривать в качестве личиночных первые четыре стадии, а молодь считать особь лишь с 5-й стадии [Kurata, 1955; Микулич, Ефимкин, 1983]. По нашему мнению, наиболее существенные перестройки морфологии особи завершаются с линькой на третью стадию. К этому моменту появляются основные структуры дыхательного аппарата, экзоподиты максиллипед III редуцируются, а в качестве основных органов движения используются плеоподы и полностью сформированный хвостовой веер. Дальнейшие изменения не сопровождаются формированием или редукцией конечностей и их частей. Они носят плавный, поступательный характер и не оказывают существенного влияния на поведение особи. В основном они связаны с развитием жаберного аппарата, постепенной редукцией неиспользуемых экзоподитов, формированием шипов на поверхности карапакса и некоторыми другими изменениями в морфологии. В связи с этим, по нашему мнению, личиночными следует считать первые две стадии, а уже с третьей стадии рассматривать особей в качестве молоди. Следует отметить, что так же как и у *M. rosenbergii* и *H. americanus*, выраженная стадия декаподита у *P. latirostris* отсутствует. Это связано с тем, что взрослые особи способны плавать за счёт плеопод в течение всей жизни. Всё это ещё больше размывает границы между личиночной фазой и фазой молоди у креветки *P. latirostris*.

3.6. Постэмбриональный онтогенез *Dendrobranchiata*

Dendrobranchiata - единственные десятиногие ракообразные с тремя личиночными фазами [Anger, 2001], которые, в свою очередь, подразделяются на несколько стадий. Penaeidae обычно имеют 5 науплиальных стадий, 6 стадий зоэа (3 стадии, называемые

часто протозоэ, и 3 стадии мизис) и стадию постларва (декаподит) [Dall et al., 1990]. Морфология и поведение личинок Penaeidae были впервые полностью описаны Мюллером [Müller, 1864], который использовал для наименования личиночных стадий термины науплиус, зоэа, мизис и постларва. Уильямсон [Williamson, 1982] и Далл с соавторами [Dall et al., 1990] использовали те же термины, а также термин мегалопа. Ангер [Anger, 2001] подразделял, подобно Уильямсону [Williamson, 1982], личиночное развитие на три фазы (науплиус, зоэа и декаподит), но отказался от использования термина мегалопа, так как он обычно употребляется только для Brachyura. Ниже приводится описание ранних личиночных стадий в соответствии с данными, опубликованными в монографии по биологии креветок Penaeidae Дейла с соавторами [Dall et al., 1990] и данными о развитии молоди, полученными в ходе собственных исследований.

Науплиус Penaeidae имеет грушевидную форму, из конечностей присутствуют три пары головных (антенны I-II, мандибулы), которые используются для плавания. На первых стадиях тело науплиуса за мандибулами не сегментировано. Науплиус не питается, и развитие до стадии протозоэа происходит лецитотрофно – за счет запасов желтка. Развитие на этой стадии заключается в появлении сегментации конечностей, зачатков карапакса, новых сегментов, mxI, mxII, mxrI, mxrII (прил. 10). Жевательные поверхности на мандибулах увеличиваются в размерах, но остаются нефункциональными.

С переходом на стадию протозоэа у личинки формируются все грудные сегменты. Две пары антенн сегментированы и все еще используются для движения вместе с первыми двумя парами максиллипед (прил. 10). Эндоподит и экзоподит мандибул утрачиваются, а жевательная поверхность мандибул развита и разделена на режущую и жевательную часть. Личинка практически непрерывно активно плавает и питается. На второй стадии протозоэа появляются зачатки mxrIII и rI-V. На последней стадии протозоэа появляются двуветвистые уроподы.

При переходе со стадии протозоэа на стадию мизиса морфология личинки подвергается серьёзным изменениям (прил. 10). Наиболее заметным является формирование функциональных переопод с большими экзоподитами, которые выполняют роль локомоторных придатков. Направление движения личинок при этом меняется, и личинки теперь располагаются в толще воды вертикально, головой вниз и плывут тельсоном вперед (медленно вращаясь вокруг вертикальной оси). Движение может дополняться быстрыми скачками за счёт резкого сгибания абдомена. Антенны утрачивают локомоторную функцию, а их внешний вид меняется. Появляется зачаток щупика мандибулы, эпиподит mxI исчезает, а на mxII, напротив, формируется скафогнатит. Все

три пары максиллипед функционируют, а на первых трех парах переопод формируются зачаточные клешни. На стадии мизиса появляются и постепенно увеличиваются зачатки плеопод.

Выделить четко обособленную стадию декаподита у *Dendrobranchiata*, так же как и у *Caridea*, представляется затруднительным. В аквакультуре после линьки с мизиса особей называют постличинками. Данное наименование скорее является технологическим термином, а продолжительность этой стадии ни как не регламентируется и является произвольной. На первый взгляд, изменения в морфологии при линьке на стадию молоди (постличинки) незначительны. Однако появление функционирующих в качестве локомоторных придатков плеопод (прил. 10) сопровождается изменением характера движения. Особь снова плывёт головой вперёд. Кроме того, происходит изменение придатков большинства конечностей. Начинают функционировать клешни переопод. Экзоподиты максиллипед и переопод редуцируются, и утрачивается их значение в качестве локомоторного аппарата. У молоди экзоподиты формируются заново: на mxpII-III в виде крупных гребных лопастей, принимающих участие в локомоции; на mxpI уплощенный экзоподит принимает участие в создании камеры скафогнатита и дыхательной трубки; небольшие экзоподиты переопод находятся в жаберной камере и участвуют в груминге жаберного аппарата (табл. 3.35). После перехода на стадию молоди (постличинки) у особей появляется механизм гиперосмотической регуляции, эффективность которого в дальнейшем продолжает возрастать [Chong-Roblesa et al., 2014]. Таким образом, в своем личиночном развитии креветка *Penaeus vannamei* несколько раз претерпевает серьёзные изменения в морфологии, сопровождающиеся преобразованиями в поведении особи, что может рассматриваться в качестве регулярного анаморфоза [Anger, 2001].

3.7. Общие закономерности постэмбрионального онтогенеза десятиногих ракообразных

Обобщая полученные результаты, можно выделить несколько закономерностей постэмбрионального онтогенеза десятиногих ракообразных, касающихся морфологических особенностей первых постэмбриональных стадий онтогенеза, характера динамики развития и морфологических маркеров этапов жизненного цикла.

По нашим наблюдениям, независимо от того, на какой стадии развития осуществляется выход из яйца (табл. 3.1), у всех рассмотренных видов только что вышедшие из яйца особи имеют много общих черт. При этом не имеет значения, появляется ли из яйца особь в качестве презоза, как у *E. japonica*, *E. isenbeckii*, *C. opilio*, *P.*

camtschaticus, *P. platypus*, *P. brevipes*, *H. americanus*, личинки на стадии зоэа – *M. rosenbergii*, науплия – *P. vannamei*, молоди – рак *A. astacus*, *P. leptodactylus*, *P. clarkii*, *C. quadricarinatus*, переходной формы между личиночной стадией и стадией молоди – *P. latirostris*. В начале постэмбрионального онтогенеза у особи отсутствуют длинные выросты тела, такие как рострум, шипы карапакса и т.д.; глаза сидячего типа; покровы тонкие; существенная часть конечностей или отсутствует, или развита не полностью; чаще всего щетиночное вооружение в той или иной степени недоразвито; особь не питается, а развитие происходит за счет запасов желтка.

Таблица 3.1 – Основные этапы раннего онтогенеза исследованных видов

Виды	Яйцо	Количество личиночных стадий			Ранняя молодь	Молодь
		Науплиус	Зоэа	Декаподит		
Подотряд Pleocyemata						
Infraorder Astacidea						
<i>Astacus astacus</i>		–	–	–	1	1
<i>Pontastacus leptodactylus</i>		–	–	–	1	1
<i>Procambarus clarkii</i>		–	–	–	1	1
<i>Cherax quadricarinatus</i>		–	–	–	2	1
<i>Homarus americanus</i>		–	Презоэа (1)	Зоэа (3)	1	
Infraorder Brachyura						
<i>Eriocheir japonica</i>		–	Презоэа (1)	Зоэа (5)	1	1
<i>Erimacrus isenbeckii</i>		–	Презоэа (1)	Зоэа (5)	1	1
<i>Chionoecetes opilio</i>		–	Презоэа (1)	Зоэа (2)	1	1
Infraorder Caridea						
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>		–	Зоэа (около 11)		1	
<i>Pandalus latirostris</i>		–	2		1	
Infraorder Anomura						
<i>Paralithodes camtschaticus</i>		–	Презоэа (1)	Зоэа (4)	1	1
<i>Paralithodes platypus</i>		–	Презоэа (1)	Зоэа (4)	1	1
<i>Paralithodes brevipes</i>		–	Презоэа (1)	Зоэа (3)	1	1
Подотряд Dendrobranchiata						
<i>Penaeus vannamei</i>		5	Протозоэа (3)	Мизис (3)	1-2	

	- находится на плеоподах самки		- момент выхода из яйца
	- отсутствует или проходит внутри яйца		- изменения метаморфического характера

Несмотря на то, что презоэа часто не рассматривается в виде отдельной стадии личиночного развития [Williamson, 1982; Konishi, Quintana, 1987], ее присутствие является характерной чертой как Anomura [Wear, 1965a,b; Pellegrini, Gamba, 1985; Saelzer et al., 1986; Борисов, Ковачева, 2003; Корниенко, 2005], так и Brachyura [Корниенко, Корн, 2004; Корниенко, Корн, 2010; Roesijadi, 1976; Campbell, Fielder, 1987; Guerao, Abello, 1996]. На этом этапе у особи отсутствуют щетинки и многие выросты тела. Продолжительность стадии презоэа всегда очень небольшая и чаще всего измеряется минутами. Для локомоции используется отличный от стадии зоэа способ. Возможность питаться отсутствует. Сходная фаза в жизненном цикле имеется и у *H. americanus*, несмотря на то, что их развитие считается сокращённым в сравнении с Anomura и Brachyura [Gore, 1985].

У речных раков, развитие которых подверглось редукции и личиночная фаза (планктонная личинка) отсутствует, первые стадии молоди демонстрируют признаки, сходные с презоэа: отсутствие развитого щетиночного вооружения на большинстве участков тела, недоразвитость выростов тела (рострума), недоразвитость большинства конечностей, лецитотрофное питание. У представителей Caridea (у *M. rosenbergii*) фаза, подобная презоэа, отсутствует, но личинка, которая выходит из яйца, также обладает рядом черт, характерных для ранних стадий других таксонов: сидячие глаза, укороченный рострум, отсутствие развитых уропод, неполное развитие конечностей, развитие за счет запаса желтка, небольшая продолжительность. Первая стадия креветки *P. latirostris*, пожалуй, меньше всего соответствует описываемым тенденциям, но и у неё глазные стебельки укорочены, глаза сидячего типа, рострум укорочен, хвостовой веер отсутствует. У Dendrobranchiata первые личиночные стадии представлены стадией науплиуса, которая имеет существенно недоразвитый набор конечностей и сегментов тела, питание на науплиальных стадиях отсутствует, а развитие происходит за счет запасов питательных веществ, оставшихся после окончания эмбрионального развития.

Таким образом, постэмбриональное развитие десятиногих ракообразных начинается с этапа, когда особь имеет упрощённое строение, лишённое значительной части сформированных конечностей, щетинок и выростов тела, а её питание полностью или частично осуществляется за счет энергетических резервов, оставшихся от эмбриональной фазы онтогенеза. Можно предположить, что возможной причиной этого являются ограничения, накладываемые на развитие особи размерами яйца. В результате за счет использования промежуточной фазы появляется возможность сформировать более крупную, с развитым щетиночным вооружением, пропорциями тела и, значит, более жизнеспособную особь. Особенно хорошо это выражено у видов, имеющих длительный период лецитотрофного развития. Например, у речных раков изменения, которые претерпевает ранняя молодь, когда находится под защитой самки, могут рассматриваться в качестве продолжающегося эмбрионального развития (варианта лецитотрофного развития), проходящего вне яйцевых оболочек. Важной функцией планктонных лецитотрофных стадий является миграция к месту оседания и расселение в новые регионы (глаукотэ Anomura). При этом особь не зависит от наличия источников питания.

Ещё одной характерной чертой десятиногих ракообразных является сокращение числа стадий личиночного развития (табл. 3.1), которое в первую очередь затрагивает начальные стадии [Макаров, 1968]. Так, стадию науплиуса из десятиногих ракообразных имеют только представители подотряда Dendrobranchiata. Наиболее сильной редукции личиночное развитие подвергается у пресноводных видов. Например, у речных раков

планктонная личинка отсутствует. Сокращение личиночного развития сопровождается появлением заботы о потомстве и увеличением размера яиц, что приводит к повышению выживаемости особей на ранних этапах постэмбрионального развития, но снижает возможности распространения за пределы репродуктивной зоны [Милейковский, 1970, 1976]. Параллельно с увеличением размера яиц происходит сокращение их числа, а виды, ведущие оседлый образ жизни, испытывают проблемы с распространением за пределы своих поселений. Примером проблем с восстановлением исчезнувших или подорванных естественных популяций могут служить речные раки, у которых восстановление популяций осложняется географической изолированностью многих пресноводных водоёмов [Алехнович, Кулеш, 2004; Борисов, 2012].

Таким образом, от типа постэмбрионального развития, плодовитости самок, наличия заботы о потомстве, активности миграции, интенсивности агрессивного и территориального поведения во многом зависит выбор возможных направлений восстановления численности естественных популяций и аквакультуры. В таблице 3.2 представлен анализ эффективности основных вариантов восстановления естественных популяций и аквакультуры исследованных видов на территории Российской Федерации с учётом их биологических особенностей. Культивирование планктонных стадий развития в контролируемых искусственных условиях позволяет за счёт создания оптимальных условий и в отсутствии хищников на несколько порядков увеличить выживаемость по сравнению с естественной средой [Damsgard et al., 1997; Левин, 2001; Ковачева, 2008]. В целом для видов с большой плодовитостью и длительной планктонной фазой развития эффективными являются работы по увеличению выживаемости планктонных стадий и использованию полученного посадочного материала для пополнения естественных популяций (*P. camtschaticus*, *P. platypus*) и интенсивного культивирования (*P. vannamei*, *M. rosenbergii*, *E. japonica*). Тогда как для видов с выраженной заботой о потомстве, низкой плодовитостью и сниженной возможностью к миграциям (*A. astacus*, *P. leptodactylus*, *P. latirostris*) наиболее актуальными являются работы по реакклиматизации [Алехнович, Кулеш, 2004; Борисов 2012], а наиболее успешными вариантами культивирования – технологии экстенсивного выращивания в естественных и искусственных водоёмах [Борисов и др., 2011]. Существенное влияние на аквакультуру десятиногих ракообразных оказывают и другие особенности их биологии, в частности проявление каннибализма (данный вопрос подробно рассмотрен в главе 8) и наличие резких изменений в морфологии и поведении особей, происходящих в раннем постэмбриональном развитии и носящих метаморфический характер. Последнее во

многим определяет последовательность технологических этапов биотехники их культивирования.

Таблица 3.2 – Анализ эффективности основных вариантов восстановления естественных популяций и аквакультуры исследованных видов на территории Российской Федерации с учётом их биологических особенностей

Вид	Восстановление численности природных популяций		Культивирование		
	Преимущественно работы по реакклиматизации и пополнению естественных популяций	Пополнение ест. популяций за счёт сокращения смертности на личиночном этапе	Экстенсивное – в искусственных и естественных водоемах	Интенсивное – в прудах, садках с использованием УЗВ	в УЗВ
Подотряд Pleocyemata					
Infraorder Astacidea					
<i>Astacus astacus</i>	+	–	+	–	–
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	+	–	+	–	–
<i>Procambarus clarkii</i>	опас. инв. вид	опас. инв. вид	опас. инв. вид	опас. инв. вид	–
<i>Cherax quadricarinatus</i>	чуж. вид	чуж. вид	–	+	+
<i>Homarus americanus</i>	чуж. вид	чуж. вид	–	–	+
Infraorder Brachyura					
<i>Eriocheir japonica</i>	–	+	+	+	+
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	–	+	+	–	–
<i>Chionoecetes opilio</i>	–	–	–	–	–
Infraorder Caridea					
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	чуж. вид	чуж. вид	–	+	+
<i>Pandalus latirostris</i>	+	–	+	+	–
Infraorder Anomura					
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	–	+	–	–	–
<i>Paralithodes platypus</i>	–	+	–	–	–
<i>Paralithodes brevipes</i>	–	+	–	–	–
Подотряд Dendrobranchiata					
<i>Penaeus vannamei</i>	чуж. вид	чуж. вид	–	+	+

На протяжении раннего постэмбрионального развития десятиногих ракообразных происходят существенные изменения в их морфологии и поведении. При этом возникает вопрос, какие из происходящих морфологических изменений могут служить в качестве маркеров, сигнализирующих о необходимости перехода на новый технологический этап в процессе культивирования. Естественно, в качестве претендентов на данную роль в первую очередь следует рассматривать изменения, происходящие в морфологии конечностей особи, поскольку именно по наличию или отсутствию функционирующих конечностей происходит выделение личиночных стадий у десятиногих ракообразных [Williamson, 1982]. Однако, помимо традиционного подхода, особое внимание нами было уделено сопоставлению изменений в морфологии с изменениями в поведении особи в ходе постэмбрионального развития.

В ходе роста и развития ракообразных наблюдаемые изменения не ограничиваются увеличением размера тех или иных морфологических структур. Чаще всего помимо этого

происходят различного рода изменения в морфологии. Основываясь на данных, полученных в ходе наших исследований, мы подразделили изменения, происходящие в морфологии и функционировании придатков тела исследованных видов десятиногих ракообразных в процессе постэмбрионального онтогенеза, на два типа. Для первого типа характерны анаморфические изменения – последовательное развитие сходных по функциям и дополняющих уже существующие и функционирующие морфологические структуры (конечности, щетинки, вторичное вооружение щетинок). Для второго типа свойственны изменения метаморфического характера – резкие изменения в морфологии существующих и / или формирование новых придатков тела. При этом происходит изменение выполняемых ими функций, или с их появлением у особи появляются новые возможности. Как первый, так и второй тип развития невозможен без предшествующего формирования придатков тела в форме зачатков. Чаще всего формирование зачатков новых придатков тела происходит в течение нескольких стадий развития. На заключительных этапах формирования по размеру они могут быть сравнимы с уже функционирующими придатками тела, но при этом они лишены щетиночного вооружения и не участвуют в выполнении каких-либо функций. Описанные выше два типа развития могут чередоваться в постэмбриональном онтогенезе особи.

Иллюстрацией описанных выше вариантов развития является изменение локомоторных функций на ранних этапах онтогенеза (прил. 1-10). В первом случае происходит постепенное увеличение числа придатков и мощности их щетиночного вооружения. Примером таких изменений может служить развитие третьей пары максиллипед у зоа *P. camtschaticus* и *P. platypus*, формирование максиллипед и переопод, снабжённых экзоподитами, у личинок креветки *M. rosenbergii*. В качестве другого аналогичного примера также можно рассматривать развитие уропод, которые фактически дополняют и совершенствуют возможности использования хвостовой лопасти в качестве руля и гребной лопасти. Происходящие изменения способствуют увеличению и совершенствованию существующих локомоторных возможностей особи. Во втором случае происходят существенные изменения в морфологии групп конечностей. При этом наблюдается изменение функций, выполняемых конечностями и придатками тела, появление новых функций, утрата функциональности, сопровождаемое редукцией конечностей. Чаще всего такие изменения затрагивают не одну, а сразу несколько групп конечностей. Например, при утрате функционирующих экзоподитов торакопод на стадии декаподита (мегалопы и глаукотоз) у крабов и крабоидов происходит формирование функционирующих плеопод. Происходящие изменения в морфологии сопровождаются резкими изменениями в образе жизни, поведении и физиологии особи. Этим изменениям

предшествуют длительные подготовительные процессы развития конечности, но непосредственное изменение морфологии конечностей чаще всего связано с появлением или исчезновением их щетиночного вооружения. Появление щетиночного вооружения происходит в процессе линьки и может классифицироваться как резкое ступенчатое изменение в процессе постэмбрионального онтогенеза десятиногих ракообразных. Особенно существенным проявлением ступенчатости в развитии является переход между разными стадиями личиночного развития, а также между этапами с исключительно лецитотрофным развитием, когда наблюдается редукция пищевобрабатывающего аппарата. Происходящие изменения в морфологии сопровождаются физиологическими перестройками и влекут за собой изменения в поведении особи. Динамика этих изменений в онтогенезе также ассоциирована с процессом линьки и имеет резкий ступенчатый характер.

Как уже отмечалось ранее, в большинстве случаев отсутствие или существенное недоразвитие щетиночного вооружения на ранних стадиях онтогенеза является свидетельством того, что конечности не функционируют (присутствуя в виде зачатков или, напротив, подвергаясь редукции). Изменения в морфологии локомоторного аппарата широко используются для идентификации личиночных стадий и первых стадий молоди и являются основным маркером фаз развития ранних стадий десятиногих ракообразных [Борисов, 1999; Корниенко, Корн, 2010; Anger, 2011 и др.]. В случае ротовых конечностей их развитие и морфологическое строение является очень важным показателем, характеризующим пищевую активность особи: отсутствие щетиночного вооружения свидетельствует о лецитотрофном питании; редукция щетиночного вооружения – о вторичном лецитотрофном питании; существенные изменения в щетиночном вооружении и морфологии ротовых конечностей свидетельствуют об изменении в рационе питания. Информация о пищевой активности очень важна для аквакультуры, поскольку вопрос кормления является в этой области одним из самых важных. Таким образом, морфология конечностей является не только хорошим способом для идентификации стадий развития, но изменения в морфологии групп конечностей являются маркерами моментов жизненного цикла особи, когда происходят существенные перестройки в различных аспектах её жизнедеятельности. Для исследованных видов нами были выделены этапы, когда изменения в морфологии конечностей носят метаморфический характер (табл. 3.1). Чаще всего они сопровождаются сменой локомоторных функций конечностей (прил. 1-10). Кроме того, им могут соответствовать изменения в пищевой активности, а так же других аспектах поведения. Наблюдаемые метаморфические изменения не во всех случаях соответствуют переходам между общепринятыми стадиями личиночного

развития десятиногих ракообразных (табл. 3.1). Число данных этапов у изученных видов разное. У речных раков (*A. astacus*, *P. leptodactylus*, *P. clarkii*, *C. quadricarinatus*) один такой этап и он связан с переходом особи к самостоятельному питанию и передвижению. У креветок *M. rosenbergii* и *P. latirostris* морфологические и поведенческие границы между декаподитом и молодью в первом случае и между зоза и декаподитом – во втором очень сильно размыты. В связи с этим у них также оказывается возможным выделить только один хорошо выраженный этап постэмбрионального онтогенеза, характеризующийся метаморфическими изменениями. Для развития омара *H. americanus* таких этапов можно выделить два. У изученных нами видов *Brachyura* и *Anomura* имеется три этапа, которые хорошо согласуются с основными личиночными стадиями развития. В жизненном цикле креветки *P. vannamei* также можно выделить три важных этапа, связанных с кардинальными перестройками морфологии и поведения, но они соответствуют другим личиночным стадиям, чем у представителей *Brachyura* и *Anomura* (табл. 3.1).

Таким образом, изменения в морфологии групп конечностей являются маркерами важных этапов онтогенеза вида, использование которых при проведении работ и разработке методик культивирования десятиногих ракообразных позволит в полной мере учитывать ступенчатую природу динамики основных процессов в раннем онтогенезе десятиногих ракообразных. Такой подход даст возможность значительно интенсифицировать процессы выращивания десятиногих ракообразных в аквакультуре.

Глава 4. ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ И ПРИДАТКОВ ТЕЛА ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ

Конечности ракообразных специализированы для выполнения большого числа функций и фактически являются основным инструментом взаимодействия особи с внешней средой [Павлов, 2000]. Десятиногие ракообразные могут нести до 19 пар конечностей [Макаров, 2004; Заренков, 2019] и являются классическими объектами для их морфологических исследований у Crustacea [Huxley, 1880; Фомичев, 1986; Holdich, Reeve, 1988; Vogt, 2002; Watling, Thiel, 2013]. Конечности подразделяют на группы (комплексы) в соответствии с их принадлежностью к определённому отделу тела и при функционально-морфологических описаниях, учитывая выполняемые ими функции (рис. 4.1). У особей ранних стадий постэмбрионального развития десятиногих ракообразных набор, морфология и функции, выполняемые конечностями, могут существенно отличаться от взрослых особей [Anger, 2001].



Рисунок – 4.1 Вариант группировки конечностей рак *Astacus astacus* с учётом расположения и выполняемых функций: А – антенны I-II; Б – ротовые конечности (мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды I-III); В – переоподы I-V; Г – плеоподы I-V; Д – хвостовой веер (уроподы и тельсон)

Для десятиногих ракообразных наиболее характерен грасперный способ захвата пищевых объектов, основная роль в котором принадлежит торакоподам, а первичный и вторичный фильтрационный тип питания встречается у них гораздо реже [Павлов, 2000]. Первичный способ фильтрационного питания имеет место главным образом у личинок на стадии зоа и мизис [Павлов, 2000]. В своих исследованиях основное внимание мы уделили изучению морфологии и функционированию ротовых конечностей, как наиболее сложному и

высокоинтегрированному комплексу конечностей, а также переопод, принимающих участие в выполнении широкого спектра функций.

У десятиногих ракообразных, так же как и у других членистоногих, опорную и защитную функции выполняет экзоскелет. В связи с этим взаимодействия между живыми тканями и внешней средой на всех уровнях должны проходить через специализированные структуры кутикулы [Garm, 2004a]. Такие свойства кутикулы, как прочность и гибкость, позволили сформировать разнообразные специфические образования – от крупных зубцов до тонких волосков. У ракообразных наиболее распространённой группой таких структур являются щетинки - удлинённые выросты кутикулы, чаще всего имеющие сочленение в основании, что делает их более гибкими [Garm, 2004a]. На данный момент существует общее мнение, что эти структуры гомологичны аналогичным структурам у других членистоногих [Garm, 2004a]. На поверхности щетинок располагаются два основных типа структур вторичного вооружения: сетулы и зубчики [Garm, 2004a]. Зубчики – небольшие, плоские, с гладким краем и не имеют подвижного сочленения со стволом щетинки. Они твёрдые, то есть просвет внутри них отсутствует, и чаще всего расположены в виде двух параллельных рядов. Сетулы имеют разнообразный вид: от длинных тонких уплощённых нитей до коротких с зубчатым или ровным краем пластинок, и чаще всего имеют подвижное соединение со стволом щетинки. Наиболее многочисленны и разнообразны щетинки на ротовых конечностях [Schembri, 1982; Lavalli, Factor, 1992; Stemhuis et al., 1998; Johnston, 1999; Garm, Нøeg, 2000; Coelho et al., 2000; Garm, 2004a]. Щетинки, расположенные на ротовых конечностях, выполняют множество функций: от механической очистки поверхности тела, механической обработки пищи до обеспечения движения воды. Кроме того, многие щетинки являются частью сенсорной системы и являются механорецепторными, хеморецепторными или бимодальными, выполняя обе функции одновременно [Garm et al., 2003; Garm et al., 2004; Garm, Watling, 2013].

Одна из первых классификаций щетинок десятиногих ракообразных была предложена Томасом [Thomas, 1970] на основе исследований щетиночного вооружения речного рака *Austropotamobius pallipes*. Система включала 20 различных видов щетинок, объединённых в 5 типов. Она была модифицирована для использования на других видах десятиногих ракообразных [Farmer, 1974a; Factor, 1978]. Драш и Жак [Drach, Jacques, 1977] разработали одну из наиболее комплексных систем щетинок у десятиногих ракообразных. Однако совершенствование системы продолжилось, и Жак [Jacques, 1989] разработал классификацию, основанную на функциональной морфологии щетинок, которую Уотлинг [Watling, 1989] использовал при исследовании гомологии щетинок ракообразных. Уотлинг [Watling, 1989] подчёркивал, что классификация щетинок должна быть основана на гомологии и предполагал, что тип соединения щетинок с базальной кутикулой является основанием для проведения такой

гомологии. Данный подход привлекателен тем, что даёт возможность легко классифицировать большинство кутикулярных структур, но, тем не менее, он не позволяет охватить и описать все наблюдаемое разнообразие. Есть данные, что не все подвижно соединённые с кутикулой выросты являются щетинками [Holmquist, 1982; Martin, 1989; Garm, Nøeg, 2000], а, с другой стороны, некоторые структуры выглядят как щетинки, но не имеют подвижного соединения в базальной части [Nøeg, Karnick, Frølander, 1994; Garm, Nøeg, 2000; Garm, 2004a]. Наконец Гарм [Garm 2004a; Garm, Watling, 2013] на основании исследований, проведённых на нескольких видах десятиногих ракообразных, выделил семь основных типов щетинок, исходя из их механических функций. Перистые (*plumose*) – длинные сетулы, расположенные двумя рядами друг напротив друга вдоль всего стержня щетинки. Это единственный тип щетинок, у которого сочленение с кутикулой тела находится на возвышении, что обеспечивает им дополнительную гибкость. Длинный стержень щетинки может иметь дополнительные перегибы. Пора на конце щетинки всегда отсутствует. Хохлатые (*rapnose*) – на длинном тонком стержне случайным образом или в несколько рядов располагаются тонкие сетулы. К концу щетинки сетулы чаще всего укорачиваются и могут заменяться короткими сетулами с зубчатым краем. Пора на конце щетинки отсутствует. Хохлато-зубчатые (*rapnoserrate*) – похожи на хохлатые щетинки. В дистальной части сетулы укорачиваются и переходят в два ряда зубчиков. В области зубчиков могут присутствовать короткие сетулы с зубчатым краем. Щетинки могут иметь терминальную пору. Композитные (*composite*) – дистально от кольцевого перехвата несут мелкие сетулы с гладким в форме листа или пальчатым краем. Проксимальный отдел стержня щетинки голый. Могут иметь терминальную пору. Зубчатые (*serrate*) – на дистальной части щетинки располагаются два ряда зубчиков, а также могут присутствовать мелкие сетулы с гладким или пальчатым краем. Проксимальный отдел стержня щетинки голый. Могут иметь терминальную или субтерминальную пору. Простые (*simple*) – поверхность щетинок гладкая, сетулы и зубцы отсутствуют, а на конце может присутствовать терминальная пора. Остроконечные (*cuspidate*) – имеют широкое основание, которое постепенно сужается и оканчивается закруглённым кончиком (отношение длины к ширине менее 8). В большинстве случаев поверхность гладкая, но иногда имеются небольшие зубцы или сетулы. Подвижность остроконечных щетинок ограничена, и в некоторых случаях они соединены с кутикулой тела неподвижно. Могут иметь субтерминальную пору. Гарм [Garm 2004a; Garm, Watling, 2013] также отметил существование переходных форм между различными типами щетинок и отсутствие на данный момент возможности создать классификацию щетинок, которая бы в полной мере учитывала эволюционные связи различных типов. Эта система не рассматривает выделенные типы щетинок в качестве эволюционно независимых линий [Garm, 2004a], а описывает и классифицирует их согласно с выполняемыми ими функциями.

4.1. Морфофункциональные комплексы ротовых конечностей и переопод десятиногих ракообразных

В комплекс ротовых конечностей входят мандибулы (mnd), максиллулы (mxI), максиллы (mxII) и три пары максиллипед (mxpI-III). Ротовые конечности образуют плотную группу (рис. 4.2; 4.9), активно взаимодействуют друг с другом, образуя единый морфофункциональный комплекс, обеспечивающий эффективное выполнение различных этапов процесса захвата и обработки пищи [Борисов, 2002; Garm, Нøег, 2000, 2001; Jaszkwiaк et al., 2015 и др.].



Рисунок – 4.2 Общий вид комплекса ротовых конечностей:

А - *Pontastacus leptodactylus*; Б - *Procambarus clarkii*; В - *Cherax quadricarinatus*; Г - *Homarus americanus*; Д - *Macrobrachium rosenbergii*; Е - *Pandalus latirostris*; Ж - *Eriocheir japonica*; З - *Erimacrus isenbeckii*; И - *Chionoecetes opilio*; К - *Paralithodes camtschaticus*; Л - *Paralithodes brevipes*; М - *Paralithodes platypus*

У десятиногих ракообразных комплекс этих конечностей чаще всего рассматривается в качестве единой функциональной группы [Farmer, 1974a; Factor, 1978; Kunze, Anderson, 1979; Suthers, 1984; Skilleter et al., 1986; Johnston, 1999; Garm, Нøег, 2000, 2001; Jaszkwiaк et al., 2015]. Наличие комплекса ротовых конечностей позволило десятиногим ракообразным использовать разнообразные пищевые ресурсы и, вероятно, стало важным аспектом их успеха,

позволив занять широкий круг экологических ниш по всему миру [Jaszkowiak et al., 2015]. Функционирование комплекса ротовых конечностей при обработке пищевых объектов подробно исследовано на примере речных раков [Гексли, 1900; Монаков, 1998; Борисов, 2001; Борисов, 2002; Thomas, 1970; Budd, et al. 1977; Holdich, Reeve, 1988; Garm, Høeg, 2001], а также ряда других видов десятиногих ракообразных [Farmer, 1974a; Caine, 1975a; Barker, Gibson, 1977; Kunze, Anderson, 1979; Alexander et al., 1980; Suthers, Anderson, 1981; Schembri, 1982; Suthers, 1984; Skilleter, Anderson, 1986; Jaszkowiak et al., 2015], но лишь частично у самого распространённого в аквакультуре вида креветок *P. vannamei* [Kim et al., 2015]. Конечности ротового комплекса не только используются для захвата и обработки пищи, но и участвуют в создании токов воды различного назначения (двигательных, дыхательных, фильтрационных, рецепторных), дыхании, хеморецепции, груминге и т.д. Специализация конечностей для выполнения определённых функций достигается за счет их морфологического строения, взаимного расположения, совершаемых движений и расположенного на них щетиночного вооружения [Stemhuis et al., 1998; Coelho et al., 2000; Garm, Høeg, 2001].

Представленные в данной главе описания функционирования ротовых конечностей и расположенных на них щетинок являются обобщением собственных исследований морфологического строения конечностей и наблюдений за процессом их функционирования, которые были дополнены данными других исследователей [Thomas, 1970; Garm, Høeg, 2000, 2001; Garm, 2004a; Wortham et al., 2014; Jaszkowiak et al., 2015]. Основное внимание уделено совместной деятельности конечностей и выполняемым ими функциям, а также роли щетиночного вооружения. Строение ротовых конечностей подробно описано во многих учебниках и монографиях, посвящённых десятиногим ракообразным [Гексли, 1900; Иванов и др., 1983; Фомичев, 1986; Holdich, Reeve, 1988; Lavalli, Factor, 1992; Holdich, 2002; Макаров, 2004 и др.] и поэтому рассмотрено кратко. Результаты наших работ по исследованию морфологии и функционирования частей конечностей, связанных с дыхательной функцией, приведены в разделе 4.4.

При описании и классификации щетинок мы придерживались системы, предложенной Гармом [Garm, 2004a; Garm, Watling, 2013]. Однако вторичное вооружение щетинок, обнаруженных нами у исследованных видов, не всегда позволяло выделить чётко обособленные типы щетинок. Достаточно часто щетинки имели переходный тип вторичного вооружения. В таких спорных случаях мы относили щетинки к тому типу, признаки которого были выражены наиболее явно. Кроме того, для более полного и подробного рассмотрения многообразия форм щетинок для каждого исследованного вида и возраста ракообразных среди описанных выше типов щетинок выделялось несколько подтипов.

У взрослых особей *P. camtschaticus* на ротовых конечностях обнаружены щетинки всех семи типов (рис. 4.3), выделенных Гармом [Garm, 2004a; Garm, Watling, 2013]. Имеющееся разнообразие вторичного вооружения щетинок позволило выделить несколько подтипов щетинок (рис. 4.3). Следует также отметить, что некоторые щетинки имели признаки, промежуточные между разными типами: хохлатыми и хохлато-зубчатыми, хохлато-зубчатыми и композитными, композитными и зубчатыми.



Рисунок – 4.3 Щетинки ротовых конечностей взрослой особи *Paralithodes camtschaticus* (ШК 190 мм): 1 – перистые; 2 – хохлатые; 3 – хохлато-зубчатые; 4 – композитные; 5 – зубчатые; 6 – простые; 7 – остроконечные

У взрослых особей креветки *M. rosenbergii* на ротовых конечностях преобладали зубчатые щетинки, отличавшиеся большим разнообразием вторичного вооружения (рис. 4.4). Хохлатые и хохлато-зубчатые щетинки у *M. rosenbergii* на ротовых конечностях отсутствовали.

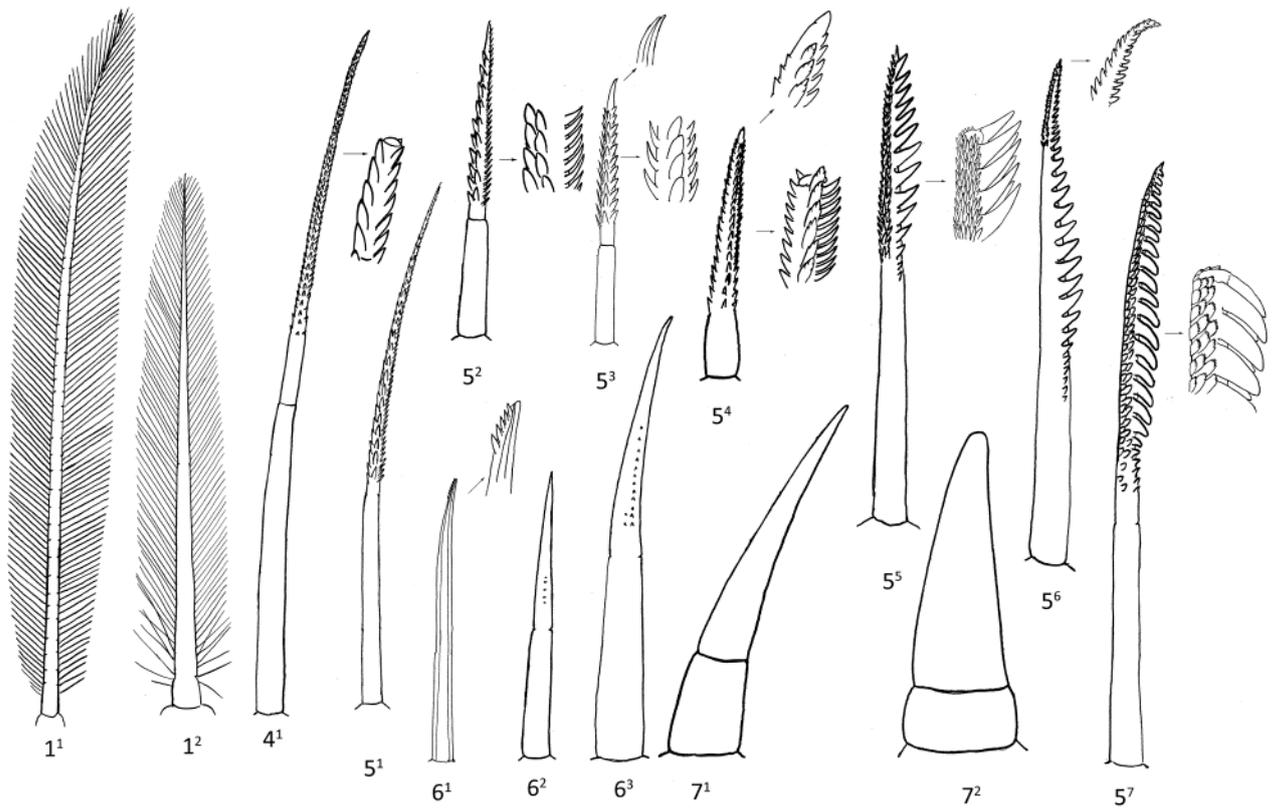


Рисунок – 4.4 Щетинки ротовых конечностей взрослой особи креветки *Macrobrachium rosenbergii* (ДК 53 мм): 1 – перистые; 4 – композитные; 5 – зубчатые; 6 – простые; 7 – остроконечные

Щетиночное вооружение ротовых конечностей рака *C. quadricarinatus* выглядело более разнообразным, чем у *M. rosenbergii* и *P. camtschaticus* (рис. 4.5). Это связано с тем, что у *C. quadricarinatus* на ротовых конечностях имеются щетинки, задействованные в очистке жаберного аппарата от загрязнений (на рисунке 4.5 они помечены номерами 4², 4³, 6⁵, 7²). Данные щетинки являются частью комплекса морфологических приспособлений, осуществляющих пассивный груминг жаберного аппарата [Thomas, 1970; Bauer, 1998; Batang, Suzuki, 2000; Bauer, 2013]. У *M. rosenbergii* [Wortham et al., 2014] и *P. camtschaticus* очистка жаберной камеры осуществляется с помощью переопод и щетинки, связанные с грумингом жаберной камеры, на других конечностях отсутствуют.

На ротовых конечностях креветки *P. vannamei* отмечены все семь типов щетинок (рис. 4.6). Щетиночное вооружение ротовых конечностей креветки *P. vannamei* (рис. 4.6) отличалось несколькими особенностями, связанными со вторичным вооружением. Перистые щетинки *P. vannamei*, расположенные, например, на экзоподитах, ближе к основанию могли иметь сетулы, расположенные в несколько плотных рядов. Некоторые щетинки зубчатого типа в нижней части несли длинные сетулы. Щетинки с выраженной концевой порой (хеморецепторные) имели богатое вторичное вооружение, тогда как у других видов они чаще всего были практически лишены вторичного вооружения.

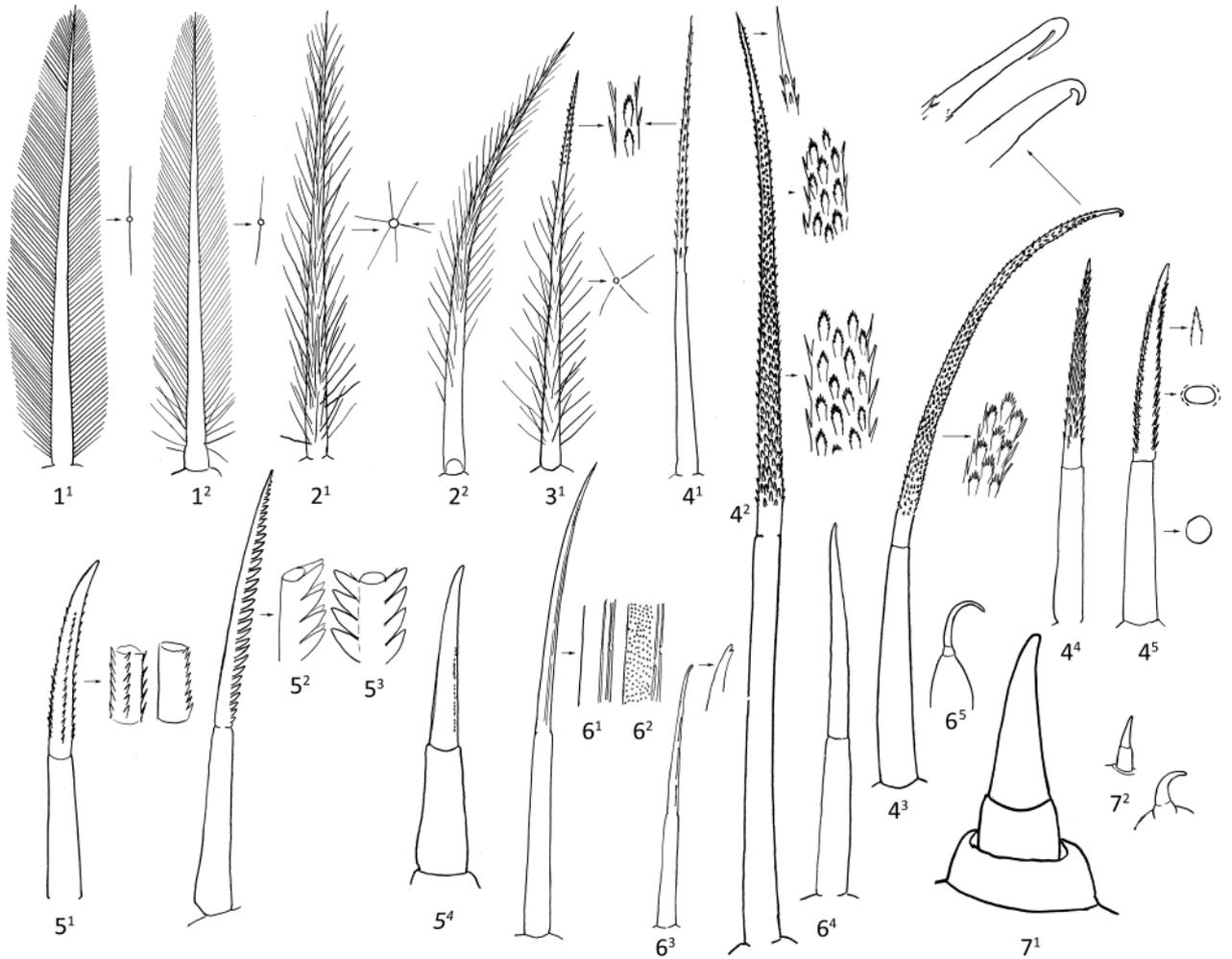


Рисунок – 4.5 Щетинки ротовых конечностей взрослой особи рака *Cherax quadricarinatus* (ДК 47 мм): 1 – перистые; 2 – хохлатые; 3 – хохлато-зубчатые; 4 – композитные; 5 – зубчатые; 6 – простые; 7 – остроконечные

Проводя сравнение общего набора щетинок исследованных видов, можно сказать, что, хотя они и имели сходный набор типов щетинок, для каждого вида были характерны свои особенности, которые обуславливались в первую очередь вторичным вооружением: формой, размером сетул и зубчиков, их взаимным расположением, количеством, характером расположения на стволе щетинки. Это делало возможным выделение многочисленных подтипов щетинок в рамках основных типов и формировало облик щетиночного вооружения, характерного для конкретного вида.

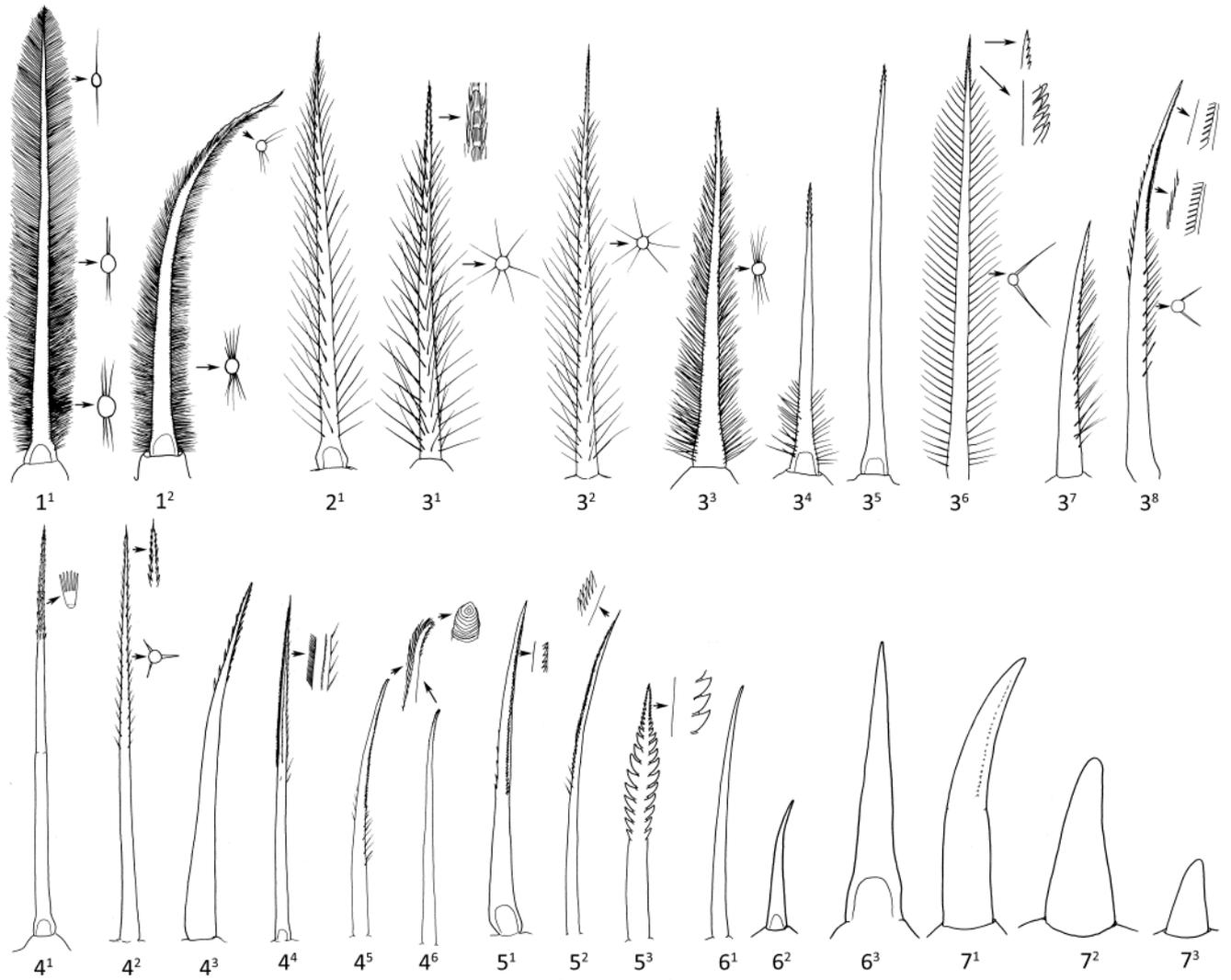


Рисунок – 4.6 Щетинки ротовых конечностей взрослой особи креветки *Penaeus vannamei* (ДК 38 мм):
1 – перистые; 2 – хохлатые; 3 – хохлато-зубчатые; 4 – композитные; 5 – зубчатые; 6 – простые; 7 – остроконечные

Топология размещения щетинок на ротовых конечностях исследованных видов имела как общие черты, так и различия (прил. 10-30). Общие закономерности в щетиночном вооружении для всех видов прослеживались в первую очередь на участках конечностей, задействованных у всех видов для выполнения однотипных функций. В этих случаях мы наблюдали щетиночное вооружение, образованное щетинками одного типа. Особенно хорошо это видно на участках конечностей, связанных с созданием токов воды или участвующих в груминге. Участки конечностей, участвующие в создании токов воды, несли перистые щетинки. В груминге антенн I-II всегда принимают участие зубчатые щетинки, а в пассивном груминге дыхательной системы задействованы крупные щетинки композитного типа. Характер вторичного вооружения щетинок хорошо коррелировал с интенсивностью механического воздействия, которое испытывают щетинки при обработке пищевых объектов. При этом на одном конце последовательности будут находиться хохлатые щетинки, которые практически никогда не

вступают в механический контакт с пищевыми объектами, а на другом – остроконечные, используемые для удержания, измельчения и манипуляций с пищевыми объектами.

Вместе с наличием общих закономерностей в распределении щетинок на ротовых конечностях у исследованных видов наблюдались и существенные различия. У взрослых особей *M. rosenbergii* в вооружении ротовых конечностей преобладали различные варианты зубчатых щетинок. У *P. camtschaticus*, несмотря на большее число обнаруженных типов щетинок, было отмечено, что у взрослых особей вторичное вооружение щетинок существенно менее выражено (прил. 11-15), чем, например, у *M. rosenbergii* (прил. 16-20). У *C. quadricarinatus* большую роль в вооружении ротовых конечностей играли щетинки с длинными сетулами (хохлатые и хохлато-зубчатые) (прил. 17-20). Особенностью щетиночного вооружения ротовых конечностей *P. vannamei* было наличие на третьей паре максиллипед длинных хохлато-зубчатых щетинок (прил. 26). Щетинки такого типа характерны для видов с фильтрационным типом питания [Павлов, 2000].

Сравнение полученных нами данных о типах и расположении щетинок на ротовых конечностях у исследованных видов и данных, полученных другими авторами [Борисов, 2002; Thomas, 1970; Martin, Abele, 1988; Woods, 1994; Johnston, 1999; Garm, Nøeg, 2000; Garm, 2004b; Horn, Bückup, 2004], показало, что систематически близкие виды часто имеют сходное щетиночное вооружение. Вместе с тем многими авторами неоднократно отмечалось, что исследование щетиночного вооружения и морфологии ротовых конечностей позволяет судить о характере питания видов [Garm, 2004a,b; Harlioglu, 2008; Sahlmanna et al., 2011; Kent et al., 2011]. В целом все изученные нами виды могут быть причислены к полифагам, но конкретные пищевые предпочтения и способы сбора и захвата пищи у них различаются. Например, креветка *M. rosenbergii* – активный хищник [Schroeder, 1983; Tidwell et al., 1995; Ковачева, 2008; Кулеш, 2010], тогда как в рационе рака *C. quadricarinatus* основную роль играет детрит и пища растительного происхождения [Хофштэттер, 2008; Борисов и др., 2013]. Креветка *Penaeus vannamei* использует mхpIII для захвата мелких пищевых частиц из толщи воды [Kim et al., 2015], совершая ими взмахи из стороны в сторону наподобие сачка. Таким образом, отличия в щетиночном вооружении ротовых конечностей исследованных видов связаны как с их существенной систематической удалённостью друг от друга, так и с различиями в пищевых предпочтениях, способе сбора и обработки пищевых объектов.

Сопоставление данных о щетиночном вооружении и функционировании конечностей ротового аппарата позволило нам определить, участие в выполнении каких функций свойственно для каждого из семи типов щетинок, выделенных Гармом [Garm, 2004a; Garm, Watling, 2013].

Перистые щетинки являются специализированным типом щетинок для создания токов воды различного назначения. На ротовых конечностях они располагаются в основном на экзоподитах максиллипед и скафогнатите максилл.

Хохлатые щетинки образуют фильтры различного назначения: препятствующие потере пищевых частиц; формирующие камеры для создания дыхательных токов воды; защищающие жаберную камеру от попадания посторонних частиц. Щетинки данного типа также могут находиться на скафогнатите максилл, участвуя в создании токов воды, особенно в тех случаях, когда щетинки располагаются по его краю в несколько рядов.

Хохлато-зубчатые щетинки выполняют функции, во многом сходные с хохлатыми щетинками, но при этом они испытывают на себе большую механическую нагрузку. Их дистальные части не только участвуют в изолировании и предотвращении потерь пищевых частиц, но, контактируя с ними, могут принимать участие в их продвижении в направлении ротового отверстия.

Композитные щетинки выполняют функции, связанные с механическим воздействием, характерной особенностью которого является равномерность нагрузки со всех сторон щетинки. Вследствие этого сетулы на стволе щетинки располагаются равномерно по всему периметру. Высокоспециализированные щетинки данного типа выполняют чистку жаберной камеры. Эти щетинки имеют подвижносочленённые со стволом листовидные сетулы с пальчатым или пальчато-рассечённым краем. Композитные щетинки также встречаются и на различных участках ротовых конечностей, участвующих в продвижении пищевых объектов к ротовому отверстию, например на базальной части максиллул и щупике мандибул.

Зубчатые щетинки - самый распространённый тип щетинок на ротовых конечностях. Как правило, на конечностях каждого вида десятиногих ракообразных присутствует несколько вариантов щетинок зубчатого типа, существенно отличающихся своим вторичным вооружением: величиной зубцов, формой и частотой расположения сетул, а также пропорциями самой щетинки. Особенности строения данного типа щетинок обеспечивают тонкую специализацию ротового аппарата для обработки пищевых объектов. Существенные отличия в характере вторичного вооружения наблюдаются между разными видами десятиногих ракообразных, что, по-видимому, отражает имеющиеся особенности в спектре и способе питания видов. Щетинки данного типа приспособлены в первую очередь для выполнения самых разнообразных действий с пищевыми объектами: захват, удержание, манипуляции, продвижение в направлении ротового отверстия, создание фильтра для предотвращения потерь пищевых объектов. Манипуляции с пищевыми объектами подразумевают существенные механические нагрузки. Взаимодействие с пищевыми объектами и их удержание обеспечивается рядами зубцов, расположенных на поверхности щетинки, которая в

взаимодействует с объектом. Чаще всего зубцы дополняются многочисленными сетулами, которые располагаются на противоположной стороне щетинки. Помимо участия в обработке пищевых объектов, щетинки данного типа используются при груминге. Именно с помощью данного типа щетинок осуществляется груминг антенн I-II.

Простые щетинки, не имеющие терминальной поры, выполняют в основном механические функции при обработке пищи. Из исследованных видов щетинки данного типа были особенно многочисленны на ротовых конечностях взрослых особей *P. camtschaticus*. Причём размещаются они на участках конечностей, где у других видов расположены зубчатые щетинки. Работы многих авторов свидетельствуют о присутствии хеморецепторов на ротовых конечностях ракообразных [Ameyaw-Akumfi, 1977; Hodgson, 1958; Huner, Barr, 1991, Иванов, 2000; Garm et al., 2003; Epifanio, Cohen, 2016]. Кроме того, это напрямую следует из функций, связанных с отбором и обработкой пищевых объектов. Простые щетинки, имеющие терминальную пору, по-видимому, могут являться органами хеморецепции (вкуса). Такие щетинки часто мельче, чем расположенные рядом с ними щетинки, выполняющие механические функции. Вершина этих щетинок тупо срезана, канал и пора хорошо заметны, вокруг вершины часто можно видеть плотно расположенные сетулы (рис. 4.3 (6¹); 3.4 (6¹); 3.5 (6³;6⁴); 3.6 (4⁵,4⁶)). Подобного типа вершину могут иметь не только простые щетинки, но и щетинки, имеющие вторичное вооружение. Щетинки с хорошо выраженной терминальной порой отмечены на базиподите mxII у всех исследованных видов. Щетинки на базиподите mxII рассматривают в качестве основного органа хеморецепции (вкуса) [Garm et al., 2003]. Щетинки с выраженной терминальной порой встречаются и на других ротовых конечностях, в частности на mxrIII (прил. 21) и mxrII (прил. 22), на участках конечностей задействованных в сортировке пищевых объектов.

Остроконечные щетинки способны выдержать существенные механические нагрузки. Они используются для удержания, манипуляций, продвижения и механической обработки пищевых объектов. У всех исследованных видов они имеются на коксоподитах mxI, а у представителей Astacidea, Brachyura, Lithodidae также и на дактилоподитах mxrII.

Используя информацию о щетиночном вооружении и функционировании (двигательной активности) конечностей ротового комплекса, мы выделили у изученных видов участки конечностей, ответственные за выполнение следующих функций: 1- создание токов воды экзоподитами; 2 - создание дыхательных токов скафогагатом; 3 - разграничение токов воды в жаберной камере; 4 - груминг антенн I-II; 5 - груминг жаберной камеры; 6 - механическая обработка пищевых объектов, участие в манипуляциях с пищевыми объектами; 7 - продвижение пищевых объектов к ротовому отверстию, участие в манипуляциях с пищевыми объектами; 8 - концентрация пищевых объектов, в том числе захват из толщи воды и

предотвращение их потерь в процессе обработки; 9 - изоляция камеры, образованной ротовыми конечностями, 10 - хеморецепция. Размещение функциональных участков на ротовых конечностях у девяти представителей четырех инфраотрядов подотряда Pleocyemata (рис. 4.7-4.10) и подотряда Dendrobranchiata (рис. 4.11) представлено на рисунках. У всех исследованных видов щетиночное вооружение играет очень важную роль в выполнении конечностями их функций. Помимо щетинок, в механической обработке пищевых объектов важную роль играют жевательная поверхность *mnd* у всех видов и зубчатый гребень ишиоподита *mхrIII* у представителей инфраотрядов *Astacidea* и *Lithodoidea*. Таким образом, щетинки являются основными функциональными элементами ротовых конечностей.

При рассмотрении в сагиттальной плоскости (рис. 4.12 А) видно, что щетинки, участвующие в обработке пищевых объектов, ориентированы в пространство между двумя рядами конечностей ротового аппарата. Дистальные части ротовых конечностей осуществляют манипуляции с пищевыми объектами, их механическую обработку, хемо- и механорецепцию. Средние части конечностей, помимо участия в манипуляциях с пищевым объектом, обеспечивают концентрацию пищевых частиц. Базальные - представлены структурами, предотвращающими потери пищевых объектов, а также обеспечивающими их продвижение в направлении ротового отверстия. Направление расположения щетинок согласуется с направлением движения конечности (рис. 4.12 Б). Важную роль при этом играет морфология конечностей, которая определяет характер движения конечностей и их частей относительно друг друга.

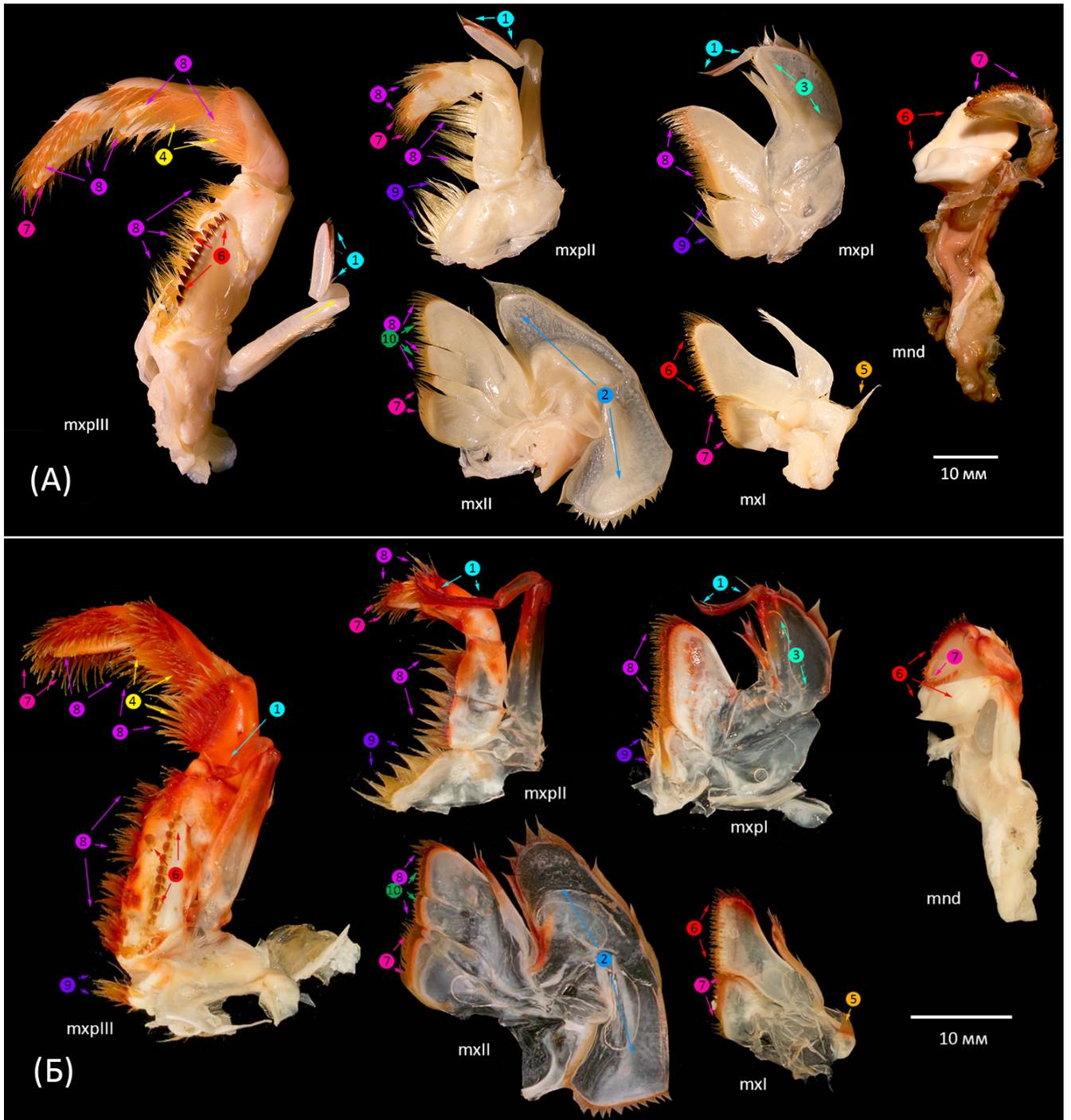


Рисунок – 4.7 Размещение функциональных участков на ротовых конечностях крабоидов *Paralithodes camtschaticus* (А) и *Paralithodes brevipes* (Б). Условные обозначения: 1– создание токов воды экзоподитами; 2 – создание дыхательных токов скафогнатитом; 3 – разграничение токов воды в жаберной камере; 4 – груминг антенн I-II; 5 – груминг жаберной камеры; 6 – механическая обработка пищевых объектов, участие в манипуляциях с пищевыми объектами; 7 – продвижение пищевых объектов к ротовому отверстию, участие в манипуляциях с пищевыми объектами; 8 – концентрация пищевых объектов, в том числе захват из толщи воды и предотвращение их потерь в процессе обработки; 9 – изоляция камеры, образованной ротовыми конечностями; 10 – хеморецепция

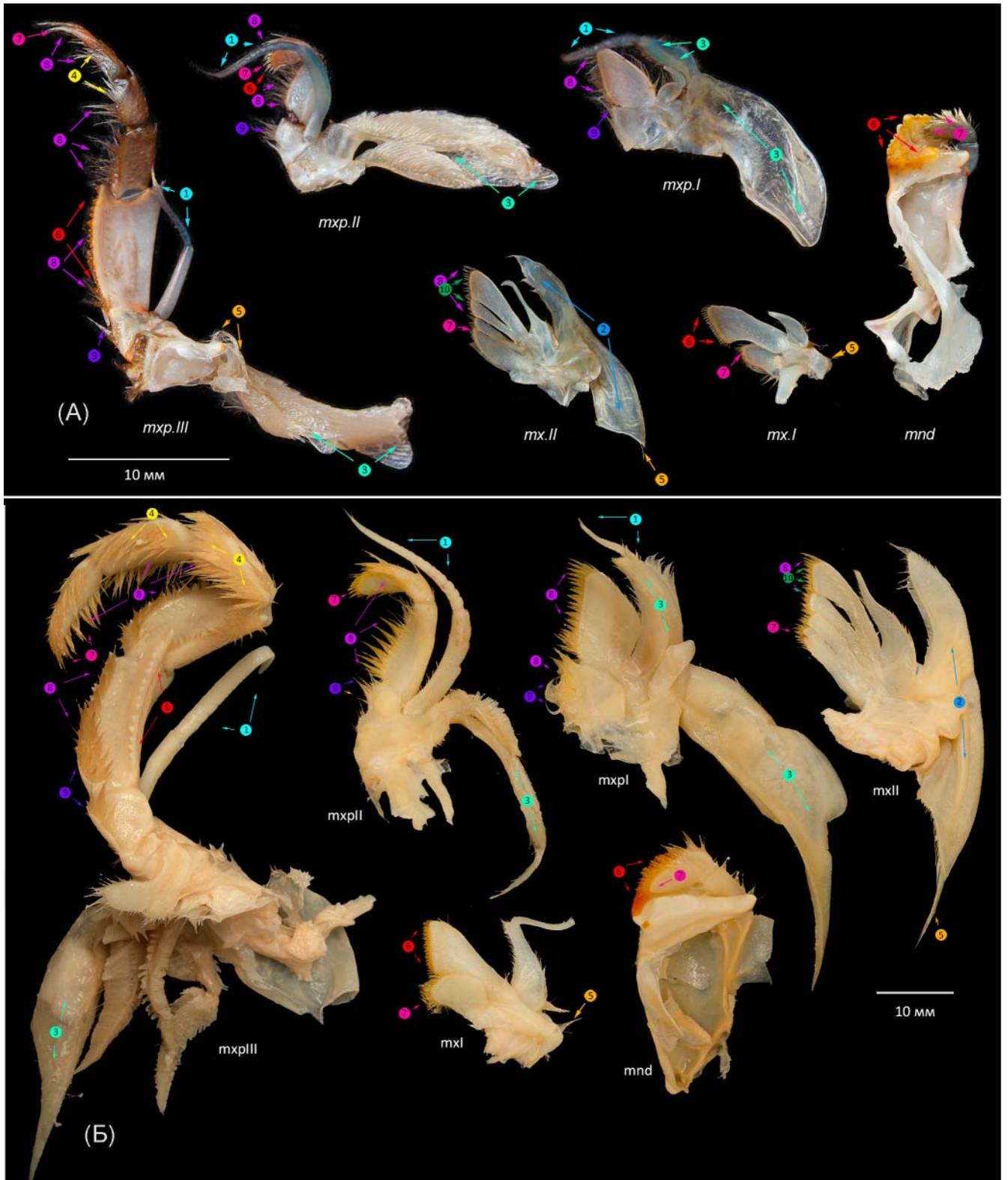


Рисунок – 4.8 Размещение функциональных участков на ротовых конечностях речного рака *Astacus astacus* (А) и омара *Homarus americanus* (Б). Условные обозначения, как на рисунке 4.7

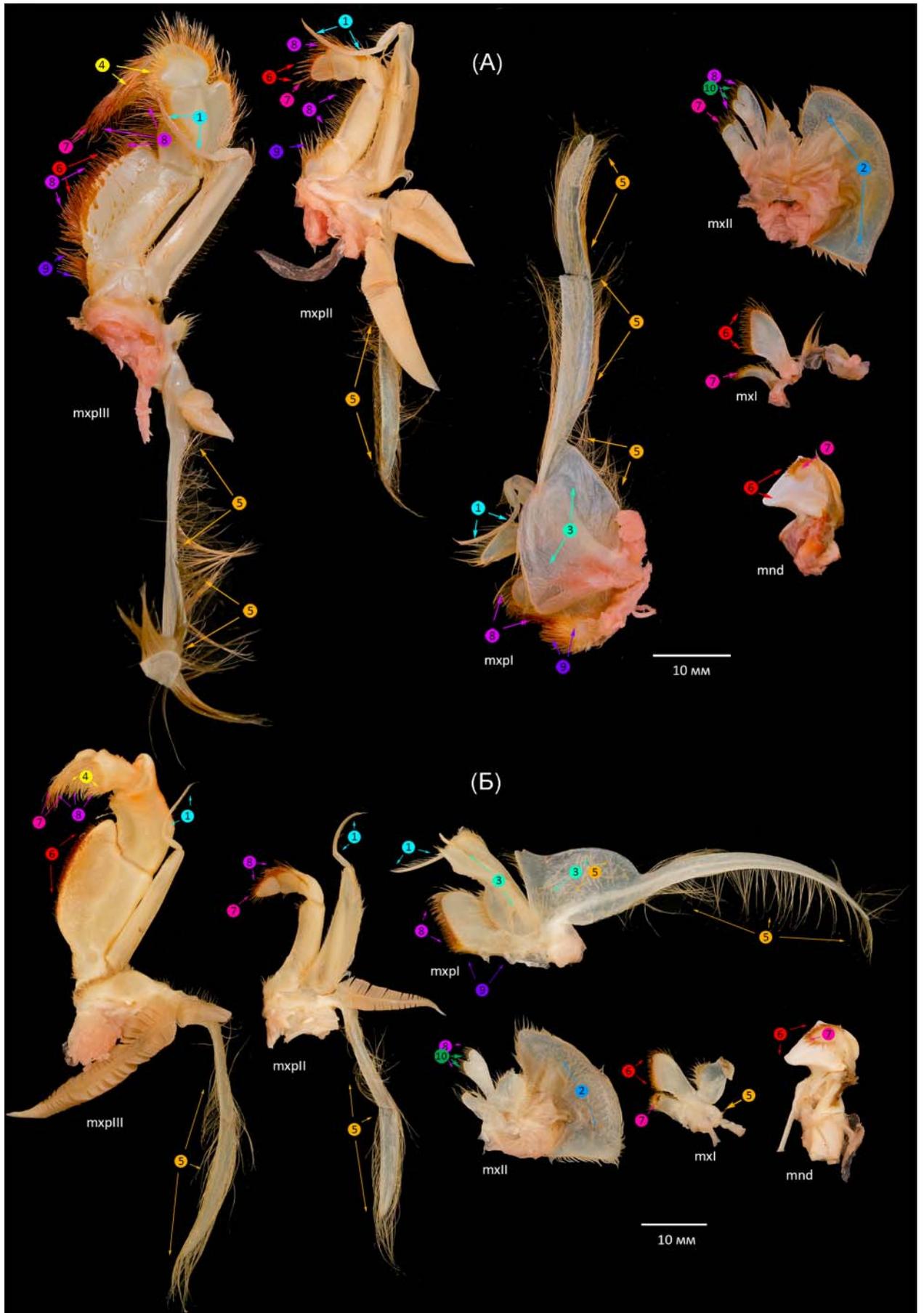


Рисунок – 4.9 Размещение функциональных участков на ротовых конечностях крабов *Erimacrus isenbeckii* (А) и *Chionoecetes opilio* (Б). Условные обозначения, как на рисунке 4.7

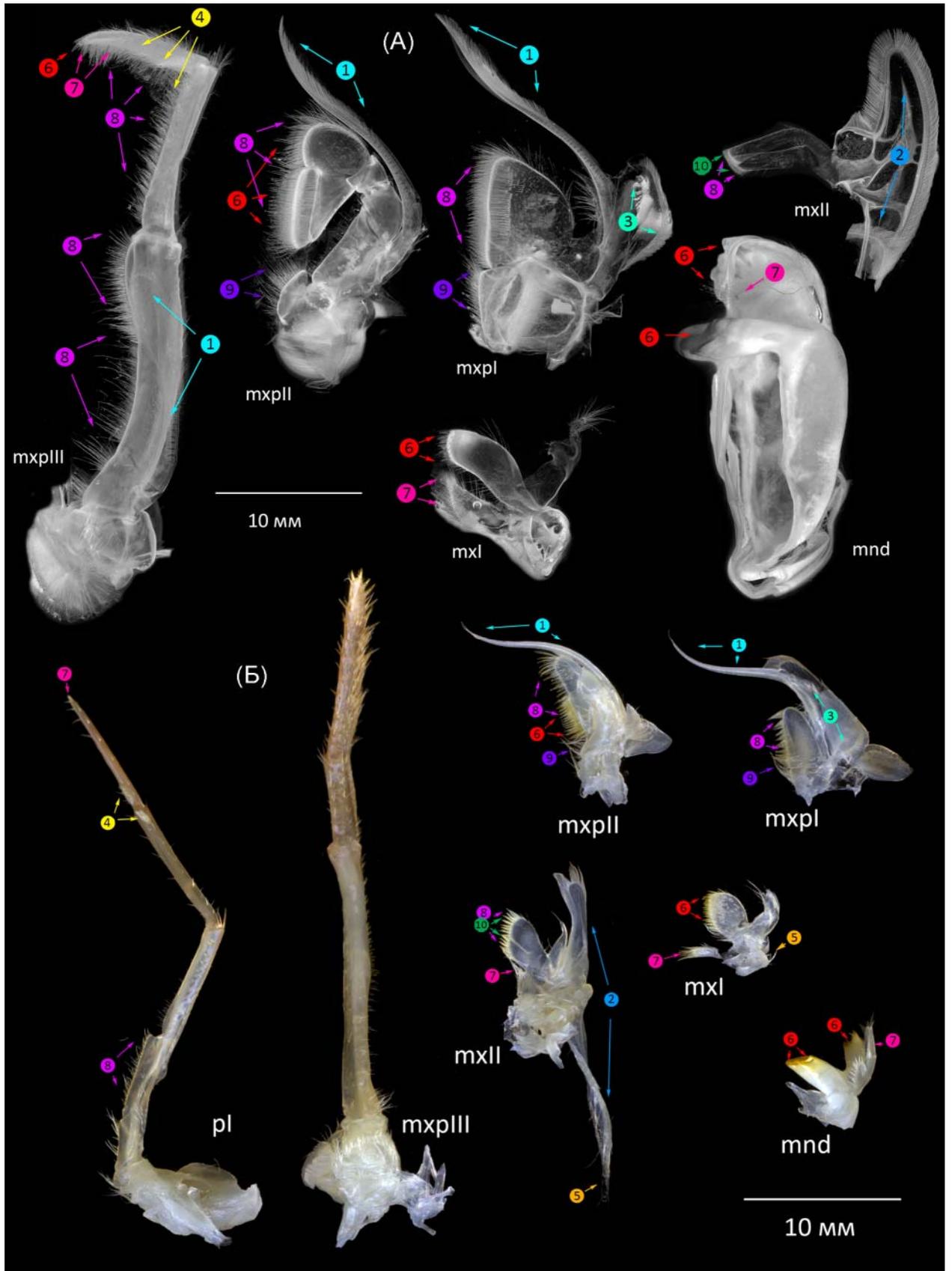


Рисунок – 4.10 Размещение функциональных участков на ротовых конечностях креветок *Macrobrachium rosenbergii* (А) и *Pandalus latirostris* (Б). Условные обозначения, как на рисунке 4.7

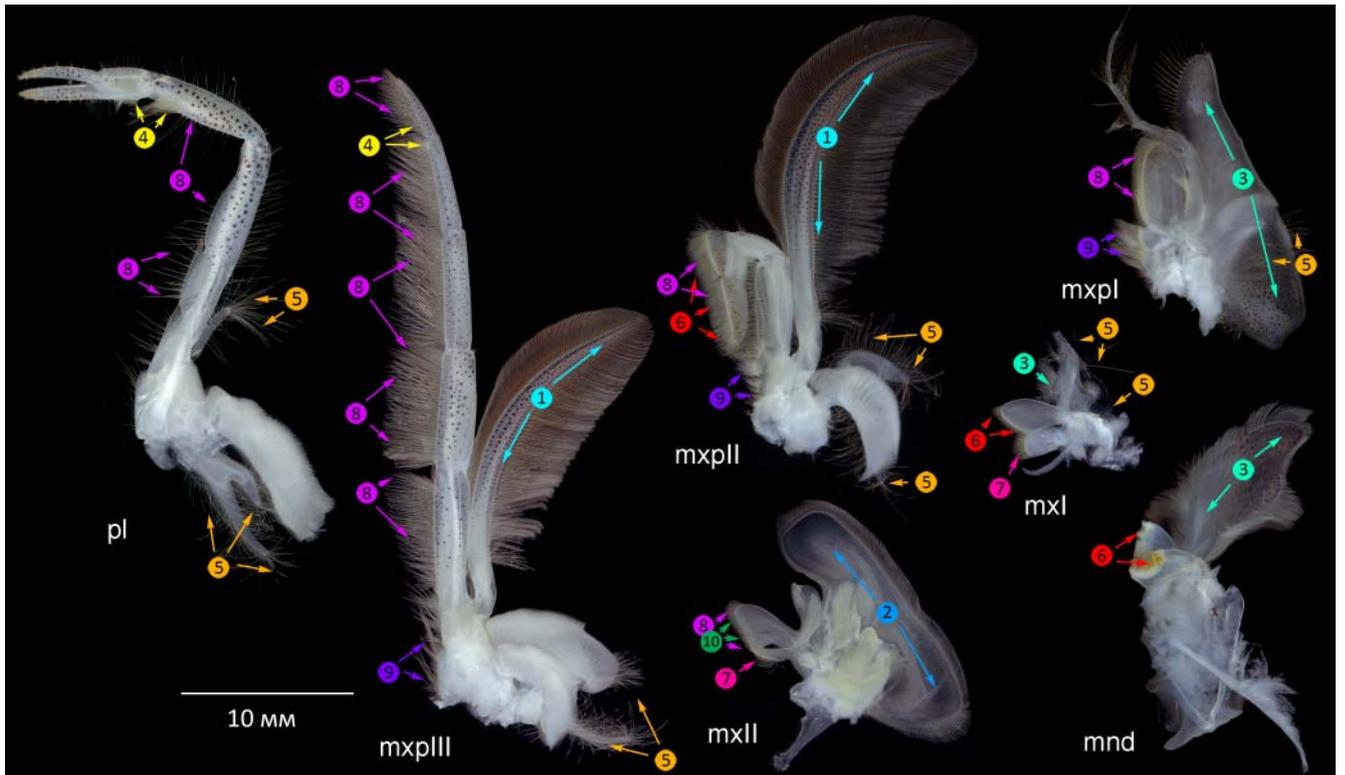


Рисунок – 4.11. Размещение функциональных участков на ротовых конечностях креветки *Penaeus vannamei*. Условные обозначения, как на рисунке 4.7

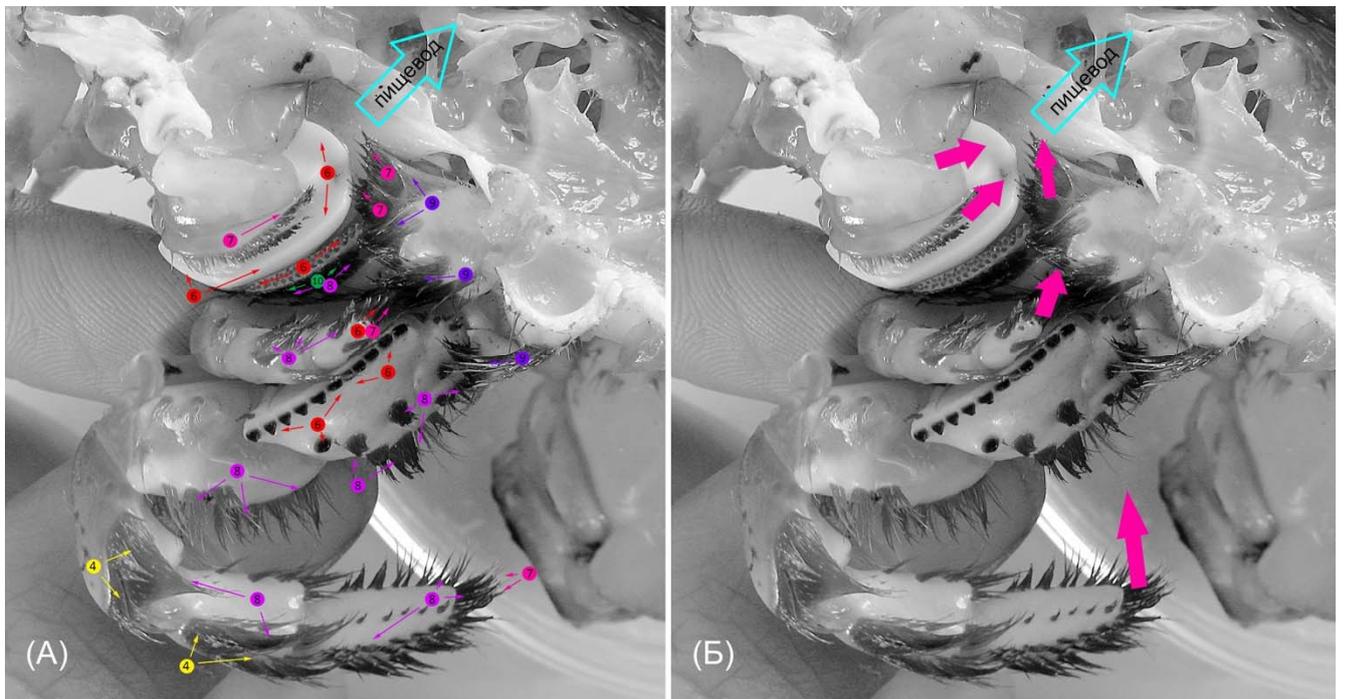


Рисунок – 4.12. Комплекс ротовых конечностей краба *Paralithodes camtschaticus*; вид в сагиттальной плоскости: А – расположение функциональных участков; Б – направление движения конечностей при продвижении пищевого объекта к ротовому отверстию. Условные обозначения, как на рисунке 4.7

Максиллипеды III - самые крупные из ротовых конечностей и имеют развитый пятичлениковый эндоподит (рис. 4.7-11). Они располагаются более независимо относительно других конечностей ротового комплекса, что обеспечивает и обладают большей свободой

движений. Складываясь, образуют подобие корзинки и полностью закрывают прочие ротовые конечности (рис. 4.2). Среди ротовых конечностей $m\chi rIII$ способны к самым сложным движениям с наибольшей амплитудой. Они осуществляют захват пищевых объектов, сложные манипуляции с ними, у многих видов ишиоподит $m\chi rIII$ вместе с мандибулами участвует в разрывании пищевых объектов. Кроме того, $m\chi rIII$ предотвращают потерю пищевых частиц и совершают груминг антенн I-II (рис. 4.7-11). Дистальные членики $m\chi rIII$ чаще всего обильно вооружены щетинками зубчатого типа, которые участвуют не только в манипуляциях с пищевым объектом, но и направляют и проталкивают его к ротовому отверстию. По-видимому, от щетинок на дистальных члениках $m\chi rIII$ особь также может получать тактильную и хеморецепторную информацию о пищевом объекте [Hodgson, 1958; Amezaw-Akumfi, 1977; Huner, Barr, 1991]. У представителей подотряда Pleosuemata экзоподиты $m\chi rI-III$ участвуют в создании токов воды, которые играют важную роль при ориентации в пространстве за счет хеморецепции [Breithaupt, 2001], а также могут использоваться в качестве фильтрационных токов при комбинированном способе питания, сочетающем элементы фильтрационного и грасперного способов, когда пищевые объекты активно выхватываются $m\chi rIII$ из токов воды [Budd et al., 1978; Holdich, Reeve, 1988; Борисов, 2001].

Форма $m\chi rIII$ существенно отличается у изученных видов десятиногих ракообразных. У *Brachyura* $m\chi rIII$ особенно плотно прилегают к прочим ротовым конечностям (рис. 4.2 Ж-И). Это достигается за счет увеличенного и уплощённого ишиоподита. По внутреннему краю ишиоподита $m\chi rIII$ у *Brachyura* располагаются несколько рядов мощных щетинок, участвующих в удержании пищевых объектов при их обработке ротовыми конечностями. У *Astacidea* (рис. 4.2 А-Г) и *Lithodidae* (рис. 4.2 К-М) $m\chi rIII$ располагаются более свободно. Это обеспечивает им больший диапазон деятельности при захвате кормовых объектов. У *Caridea* и *Penaeidae* $m\chi rIII$ наиболее независимы от группы ротовых конечностей, при этом в ряде случаев у *P. latirostris* и *P. vannamei* наблюдается передача части функций, свойственных $m\chi rIII$, первой паре переопод. У *Astacidea* и *Lithodidae* ишиоподит $m\chi rIII$ несёт по внутреннему краю мощные зубцы (рис. 4.7, 3.10). Работая синхронно с мандибулами при разрывании пищевых объектов, $m\chi rIII$, зажав пищевой объект между зубцами ишиоподитов, тянут его вниз как можно дальше. Если пищевой объект разрывается, то, пока $m\chi rIII$ продолжают двигаться вниз, прочие ротовые конечности направляют его в рот. Таким образом, зубчатый гребень $m\chi rIII$ используется при механической обработке пищи для ее разрывания, а не для ее перетирания. Щетинки, расположенные за зубчатым гребнем ишиоподита (рис. 4.7, 4.8), снижают вероятность потери пищевых частиц, а также помогают удерживать пищевые объекты.

У креветок *M. rosenbergii* и *P. latirostris* тхрIII обладают удлинённой формой (рис. 4.2), на ишиоподите зубцы и мощные щетинки отсутствуют (рис. 4.10). У этих видов часть функций тхрIII берут на себя тхрII. У *P. latirostris* тхрIII крупные (заметно крупнее первой пары переопод) и активно используются при захвате и удержании кормовых объектов (дистальные членики тхрIII несут мощные остроконечные щетинки) (рис. 4.10 Б). Функции же, характерные для тхрIII, у этого вида фактически выполняет первая пара переопод, которая имеет сходную с тхрIII других видов форму и щетиночное вооружение: уплощённый ишиоподит с рядом щетинок по внутреннему краю и пучки зубчатых щетинок на про- и карпоподитах, используемых для груминга антенн I-II (рис. 4.10 Б). Кроме того, у взрослых особей *P. latirostris* на тхрIII отсутствует экзоподит.

Экзоподиты тхрIII у креветки *P. vannamei* не используются для создания обонятельных токов, а являются частью локомоторного аппарата. *P. vannamei* использует экзоподиты тхрII-III при плавании и в качестве рулей, а их гребные движения помогают особи зависать на одном месте. Характерной особенностью функционирования тхрIII у *Penaeus vannamei* является их работа при захвате пищевых объектов из толщи воды. Максиллипеды третьей пары при этом совершают поочередные движения из стороны в сторону (рис. 4.13 А). Эффективный захват пищевых частиц обеспечивают два ряда специализированных щетинок, образующих ловчий аппарат (рис. 4.13). Такой способ сбора кормовых объектов позволяет *P. vannamei* использовать взвешенные в толще воды пищевые объекты, например при ее культивировании в системах с биофлоком [Kim et al., 2015].

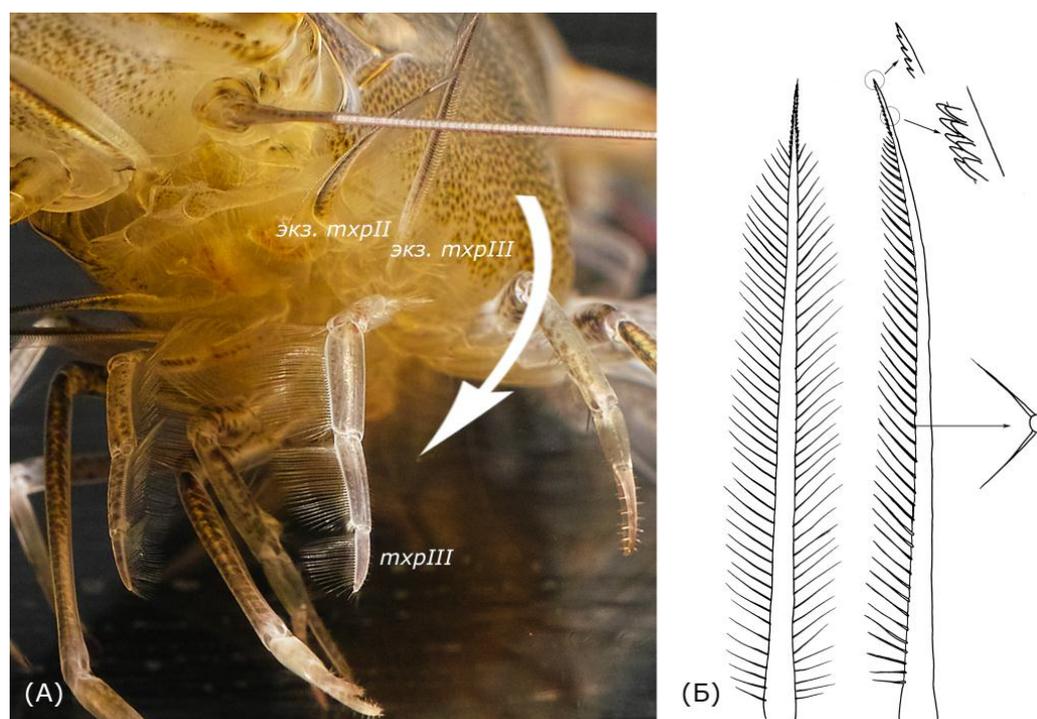


Рисунок – 4.13. *Penaeus vannamei* А - максиллипеды III (стрелкой показано направление движения конечности при захвате пищевых частиц из толщи воды); Б – щетинки максиллипеды III

МхрIII принимают участие в деятельности дыхательного аппарата. На них могут располагаться артробранхии и подобранхии. Листовидный эпиподит мхрIII у Astacidea (рис. 4.7) участвует в разграничении токов воды в жаберной камере. У Brachyura эпиподит мхрIII имеет вид длинной лопасти (рис. 4.8), по краю которой располагаются длинные щетинки. Лопасть эпиподита находится в жаберной камере и осуществляет очистку (груминг) жабр от загрязнений. У *P. vannamei* эпиподит мхрIII (рис. 4.11) вооружен щетинками, участвующими в груминге жабр. У Astacidea (рис. 4.7) и креветки *P. latirostris* (рис. 4.10 Б) на коксоподите мхрIII имеются длинные специализированные композитные щетинки (сетобранхии), участвующие в груминге жабр.

Максиллипеды II существенно меньше мхрIII, но несколько крупнее мхрI (рис. 4.7-11). Эндоподит мхрII пятичлениковый, хорошо развит, большинство его члеников уплощены и вогнуты с оральной стороны. Наличие вогнутости с оральной стороны характерно для компактной группы ротовых конечностей, которые повторяют форму расположенных впереди конечностей, и в конечном итоге воспроизводят выпуклую форму mnd. Эндоподит мхрII у Astacidea, Lithodidae и Brachyura имеет Г-образную форму, на дактилоподите имеются мощные щетинки остроконечного типа. У креветок *P. latirostris*, *M. rosenbergii* и *P. vannamei* форма мхрII отличается и определяется формой проподита (рис. 4.10-11). У этих видов мхрII выполняют часть функций, обычно свойственных мхрIII. Самый крупный членик эндоподита мхрII – мероподит. Его оральная поверхность гладкая и слегка вогнутая, внутренний край у взрослых особей несёт несколько рядов длинных щетинок (рис. 4.7-11).

Амплитуда движений, совершаемых мхрII, меньше, чем у мхрIII. Пространство для движений вверх – вниз ограничивают мхрIII и мхрI, а наиболее размашистые движения мхрII совершают из стороны в сторону. При этом мхрII часто движутся не синхронно, а поочерёдно, что напоминает удары молотов по наковальне. Вторая пара максиллипед участвует в манипулировании пищевыми объектами, продвижении пищевого объекта к ротовому отверстию, в предотвращении потерь частей пищевого объекта при его механической обработке, возможно, в хемо- и механорецепции. У всех исследованных видов экзоподит мхрII хорошо развит (рис. 4.7-11), а его функции аналогичны функциям экзоподитов мхрIII. Кроме того, мхрII чаще всего имеют аналогичные мхрIII элементы, участвующие в выполнении дыхательной функции.

МхрII и мхрIII не так плотно прилегают к остальным конечностям и благодаря этому имеют большую подвижность. Это позволяет им активно участвовать в захвате пищевых объектов и манипулировании ими. МхрIII и мхрII имеют наиболее изменчивое морфологическое строение среди ротовых конечностей изученных видов. МхрI, mxI, mxII и

мнд образуют компактную группу и более консервативны по морфологическому строению и выполняемым при обработке пищевых объектов функциям.

Максиллиеды I. Протоподит mxrI состоит из двух крупных листовидных члеников (рис. 4.7-11). Они ограничивают предротовую камеру, предотвращая потерю пищевых частиц, удерживают и направляют пищевые объекты. Базальная часть коксоподита практически полностью прикреплена к телу, а его внутренний край чаще всего уплощён и имеет вид небольшой площадки с густорасположенными щетинками. Эндоподит в форме небольшого, чаще всего членистого, придатка. У *Astacidea* и *P. vannamei* имеется большой листовидный эпиподит, отделяющий пребранхиальную камеру, в которой движется скафогнатит, от бронхиальной камеры, в которой располагаются жабры. У *Caridea* и *Lithodidae* листовидный эпиподит редуцирован или отсутствует. У *Brachyura* эпиподит участвует в образовании пребранхиальной камеры и имеет аналогичные эпиподитам mxrIII и mxrII приспособления для груминга жабр (рис. 4.8). Членистый экзоподит в той или иной степени развит у всех исследованных видов, кроме креветки *P. vannamei*, у которой экзоподит имеет листовидную форму. Базальный членок экзоподита уплощён и участвует в образовании пребранхиальной камеры скафогнатита.

Максиллы II у *Astacidea*, *Lithodidae*, *Brachyura*, *Penaeidae* имеют две тонкие листовидные лопасти, образованные косоподитом и базиподитом, в большинстве случаев лопасти делятся продольной щелью на две части (рис. 4.7-9, 4.11). У *Caridea* листовидный коксоподит отсутствует (рис. 4.10). Коксоподит mxII участвует в продвижении пищевого объекта к ротовому отверстию. На базиподите имеются хеморецепторные щетинки, которые играют важную роль в оценке вкусовых качеств пищи [Garm et al., 2003]. Эндоподит имеет форму небольшого вытянутого придатка. Экзоподит и эпиподит mxII образуют вытянутую пластинку – скафогнатит. Ритмичные движения скафогнатита создают ток воды через жаберную камеру. По краю скафогнатита располагаются перистые и/или хохлатые щетинки. На заднем конце скафогнатита у *Astacidea* и креветки *P. latirostris* имеются щетинки композитного типа, участвующие в чистке жаберной камеры от загрязнений.

Максиллы I имеют две лопасти (рис. 4.7-11), образованные коксоподитом и базиподитом, которые способны двигаться практически независимо друг от друга. Дистальная часть лопасти, образованной коксоподитом, загнута в направлении рта, и щетинки на ее вершине, заходят в ротовое отверстие (рис. 4.12). Коксоподит обеспечивает продвижение пищевого объекта к ротовому отверстию и далее в пищевод. Базиподит участвует в механической обработке пищи, удержании и направлении ее ко рту. Эндоподит имеет форму небольшого вытянутого придатка. На mxI имеется пучок щетинок, участвующих в груминге пребранхиальной камеры.

Между mxI и mnd располагаются парагнаты, которые имеют вид листовидных лопастей, прилегающих к мандибулам.

Мандибулы. Проподит mnd увеличен и сильно кальцифицирован (рис. 4.7-11). Mnd имеют режущий край и жевательную поверхность - осуществляют измельчение, откусывание и раздавливание пищи. У большинства видов благодаря совместной деятельности mxrIII и mnd происходит разрывание пищевых объектов. У представителей Pleosuemata подвижный щупик мандибулы направляет пищу во время жевания (рис. 4.12), и чаще всего в его щетиночном вооружении преобладают щетинки композитного типа. У креветки *P. vannamei* щупик mnd крупный, имеет листовидную форму, по краю вооружён каймой хохлато-зубчатых щетинок и участвует в образовании дыхательной трубки. Комплекс ротовых конечностей спереди ограничивает мускулистая верхняя губа – лабрум (рис. 4.12). Она содержит железы, выделяющие смазывающий секрет в процессе питания. Ее работа способствует продвижению пищи в ротовое отверстие. У некоторых видов на верхней губе могут также располагаться щетинки или сетулы, способствующие продвижению пищи в рот.

Несмотря на имеющиеся отличия в морфологии ротовых конечностей исследованных видов, принципиальная схема работы ротового аппарата при обработке пищевых объектов у десятиногих ракообразных является сходной. Мы выделили семь функциональных групп конечностей, обеспечивающих сбор и обработку пищевых объектов:

- захват пищевых объектов и их удержание во время обработки другими ротовыми конечностями – клешненоносные переоподы и mxrIII;
- манипулирование с пищевыми объектами – mxrIII и mxrII;
- продвижение пищи к ротовому отверстию и дальше в пищевод – проксимальные части mxrI, mxII, mxI, щупик mnd и верхняя губа, дактилоподиты mxrIII и mxrII;
- предотвращение потерь частей пищевых объектов при их механической обработке – mxrIII, mxrII и mxrI;
- отрывание частей от пищевых объектов - ишиоподит mxrIII и mnd;
- перетирание пищи - mnd и, в меньшей степени, базиподиты mxI;
- оценка вкусовых качеств пищи – клешни переопод, дистальные части mxrIII, mxrII, mxrI и mxII.

Переоподы. Спектр выполняемых переоподами функций не ограничивается передвижением по дну. Важной морфологической модификацией переопод является наличие клешен. Клешненоносные конечности используются для сбора и начальной обработки пищевых объектов [Schäfer, 1954]. У креветок рода *Atya* благодаря развитию специализированного щетиночного вооружения они преобразованы в фильтрационный аппарат [Horton et al., 1982; Fenner, Chase, 1983]. У многих видов клешненоносные конечности приобретают крупные размеры

и используются для защиты от хищников, а также для внутривидовой коммуникации, в том числе при агрессивных контактах (рис. 4.14), при спаривании (рис. 4.15) и т.д. Они также часто используются для различных видов груминга (рис. 4.16-19) [Bauer, 1979, 1981b, 2013; Belanger, Moore, 2013], плавания [Hartnoll, 1971], рытья нор, выполняют механо- и хеморецепторные функции [Фомичев, 1986; Karen, 1993; Belanger et al., 2008; Belanger, Moore, 2013]. Переоподы чаще всего несут жабры, принимают участие в формировании дыхательных токов в жаберной камере и в защите ее от загрязнения.



Рисунок 4.14 – Использование переопод при внутривидовой конкуренции:
А – *Pontastacus leptodactylus*; Б – *Cherax quadricarinatus*



Рисунок 4.15 – Использование переопод при удержании самки во время спаривания:
А – *Paralithodes camtschaticus*; Б – *Procambarus clarkii*; В – *Eriocheir japonica*



Рисунок 4.16 – Использование второй пары переопод при груминге тела у *Pandalus latirostris*

В некоторых случаях специализация для выполнения переоподами их функций достигается за счёт незначительных изменений в морфологии. Например, специализация первой пары переопод для груминга жабр у креветки *M. rosenbergii* выражается в наличии вооружения из щетинок зубчатого и композитного (с пальцевидными сетулами) типов (рис. 4.17). У других видов при специализации для выполнения той же функции могут происходить серьёзные морфологические изменения, в результате которых конечность утрачивает свои первоначальные функции, в частности не может использоваться для передвижения по дну. Например, у крабоидов рода *Paralithodes* сильно изменённая пятая пара переопод используется для груминга жаберной камеры и почти постоянно находится внутри нее (рис. 4.18).

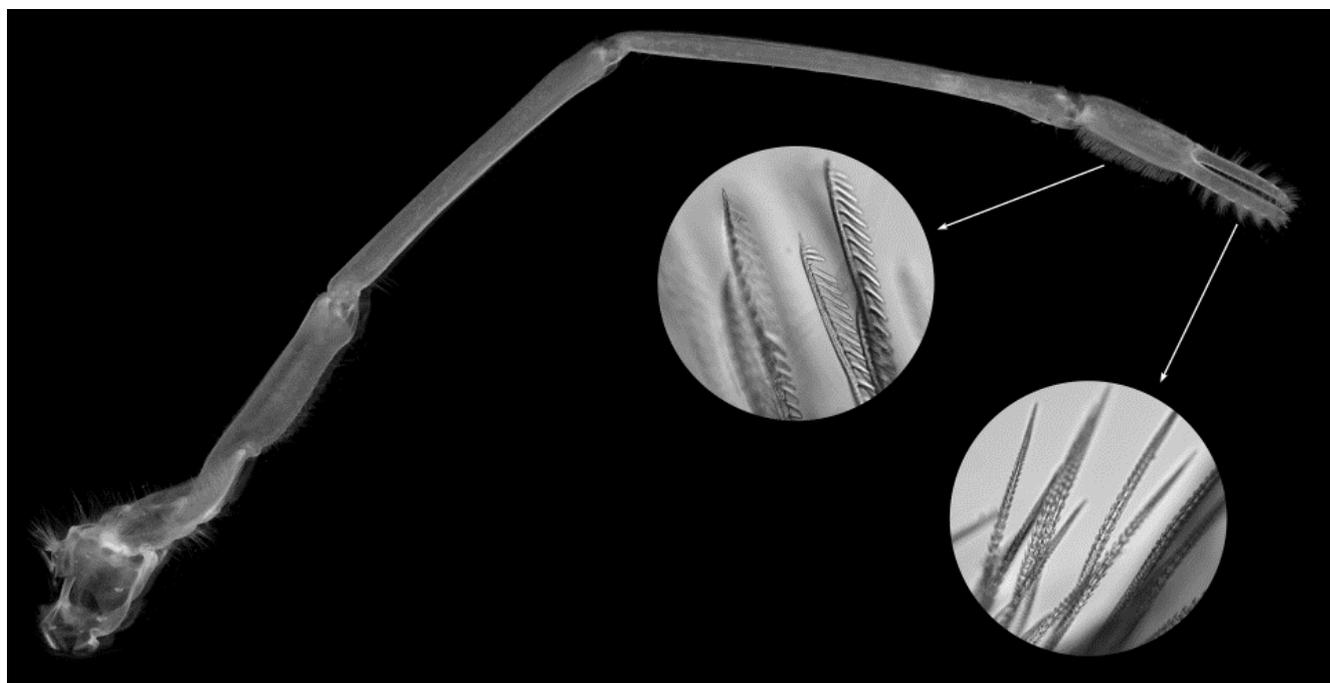


Рисунок – 4.17 Первый левый переопод гигантской пресноводной креветки и расположенные на нем щетинки, используемые при чистке жабр

На основе проведённых наблюдений в аквариальных условиях, исследований морфологии и литературных данных [Belanger et al., 2008; Belanger, Moore, 2013] у изученных видов нами проведен анализ морфологических модификаций (табл. 4.1) и функций, выполняемых переоподами (табл. 4.2). Кроме представленного в таблице 4.2 перечня функций переопод следует отметить, что многие щетинки, расположенные на переоподах, могут обладать механорецепторной чувствительностью, а на клешненосных переоподах, используемых для сбора кормовых объектов, имеются скопления хеморецепторных щетинок [Фомичев, 1986; Karen, 1993; Belanger et al., 2008; Belanger, Moore, 2013]. Базальная часть переопод участвует в формировании дыхательных токов и чаще всего несёт жабры и другие элементы, связанные с выполнением дыхательной функции.

Рисунок – 4.18 Переоподы у *Paralithodes camtschaticus*

Таблица 4.1 – Основные варианты морфологических модификаций переопод у взрослых особей исследованных видов

Вид	Морфологические модификации				
	Переоподы I	Переоподы II	Переоподы III	Переоподы IV	Переоподы V
Подотряд Pleocyemata					
Infraorder Astacidea					
<i>Astacus astacus</i>	Red	Yellow	Yellow	Green	Green
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	Red	Yellow	Yellow	Green	Green
<i>Procambarus clarkii</i>	Red	Yellow	Yellow	Green	Green
<i>Cherax quadricarinatus</i>	Red	Yellow	Yellow	Green	Green
<i>Homarus americanus</i>	Red	Yellow	Yellow	Green	Green
Infraorder Brachyura					
<i>Eriocheir japonica</i>	Red	Green	Green	Green	Green
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	Red	Green	Green	Green	Green
<i>Chionoecetes opilio</i>	Red	Green	Green	Green	Green
Infraorder Caridea					
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	Yellow	Red	Green	Green	Green
<i>Pandalus latirostris</i>	Green	Yellow	Green	Green	Green
Infraorder Anomura					
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	Red	Green	Green	Green	Blue
<i>Paralithodes platypus</i>	Red	Green	Green	Green	Blue
<i>Paralithodes brevipes</i>	Red	Green	Green	Green	Blue
Подотряд Dendrobranchiata					
<i>Penaeus vannamei</i>	Yellow	Yellow	Yellow	Green	Green

- Несут крупные клешни
- Несут мелкие клешни
- Существенно модифицированы и используются только для чистки жаберной полости
- Незначительно модифицированы, чаще всего используются для хождения

Таблица 4.2 – Функции переопод у взрослых особей исследованных видов

Вид	Функции				
	Переоподы I	Переоподы II	Переоподы III	Переоподы IV	Переоподы V
Подотряд Pleocyemata Infraorder Astacidea					
<i>Astacus astacus</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК Хождение	Хождение Грумлинг Пас. грум. ЖК	Хождение Грумлинг
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК Хождение	Хождение Грумлинг Пас. грум. ЖК	Хождение Грумлинг
<i>Procambarus clarkii</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК Хождение	Хождение Грумлинг Пас. грум. ЖК	Хождение Грумлинг
<i>Cherax quadricarinatus</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК Хождение	Хождение Грумлинг Пас. грум. ЖК	Хождение Грумлинг
<i>Homarus americanus</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК	Захват пищи Хождение Грумлинг Пас. грум. ЖК	Хождение Грумлинг Пас. грум. ЖК	Хождение Грумлинг
Infraorder Brachyura					
<i>Eriocheir japonica</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи	Хождение	Хождение	Хождение	Хождение Плавание
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи	Хождение	Хождение	Хождение	Хождение
<i>Chionoecetes opilio</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи	Хождение	Хождение	Хождение	Хождение
Infraorder Caridea					
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	Захват пищи Грумлинг Акт. грум. ЖК	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи	Хождение	Хождение	Хождение
<i>Pandalus latirostris</i>	Захват пищи Пас. грум. ЖК	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК	Хождение Пас. грум. ЖК	Хождение Пас. грум. ЖК	Хождение
Infraorder Anomura					
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи	Хождение	Хождение	Хождение	Акт. грум. ЖК
<i>Paralithodes platypus</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи	Хождение	Хождение	Хождение	Акт. грум. ЖК
<i>Paralithodes brevipes</i>	Защита и агр. конт. Спаривание Захват пищи	Хождение	Хождение	Хождение	Акт. грум. ЖК
Подотряд Dendrobranchiata					
<i>Penaeus vannamei</i>	Захват пищи Грумлинг Пас. грум. ЖК	Захват пищи Пас. грум. ЖК	Захват пищи Пас. грум. ЖК	Хождение Пас. грум. ЖК	Хождение Пас. грум. ЖК

Условные обозначения: Защита и агр. конт.– используются для защиты от хищников и при внутригрупповых агрессивных контактах; Спаривание – самец удерживает самку во время спаривания; Захват пищи – сбор и манипулирование с пищевыми объектами; Хождение – перемещение по дну и другим субстратам; Грумлинг – активный грумлинг тела и его придатков; Акт. грум. ЖК - активный грумлинг жаберной камеры; Пас. грум. ЖК - пассивный грумлинг жаберной камеры; Плавание – плавание в толще воды.

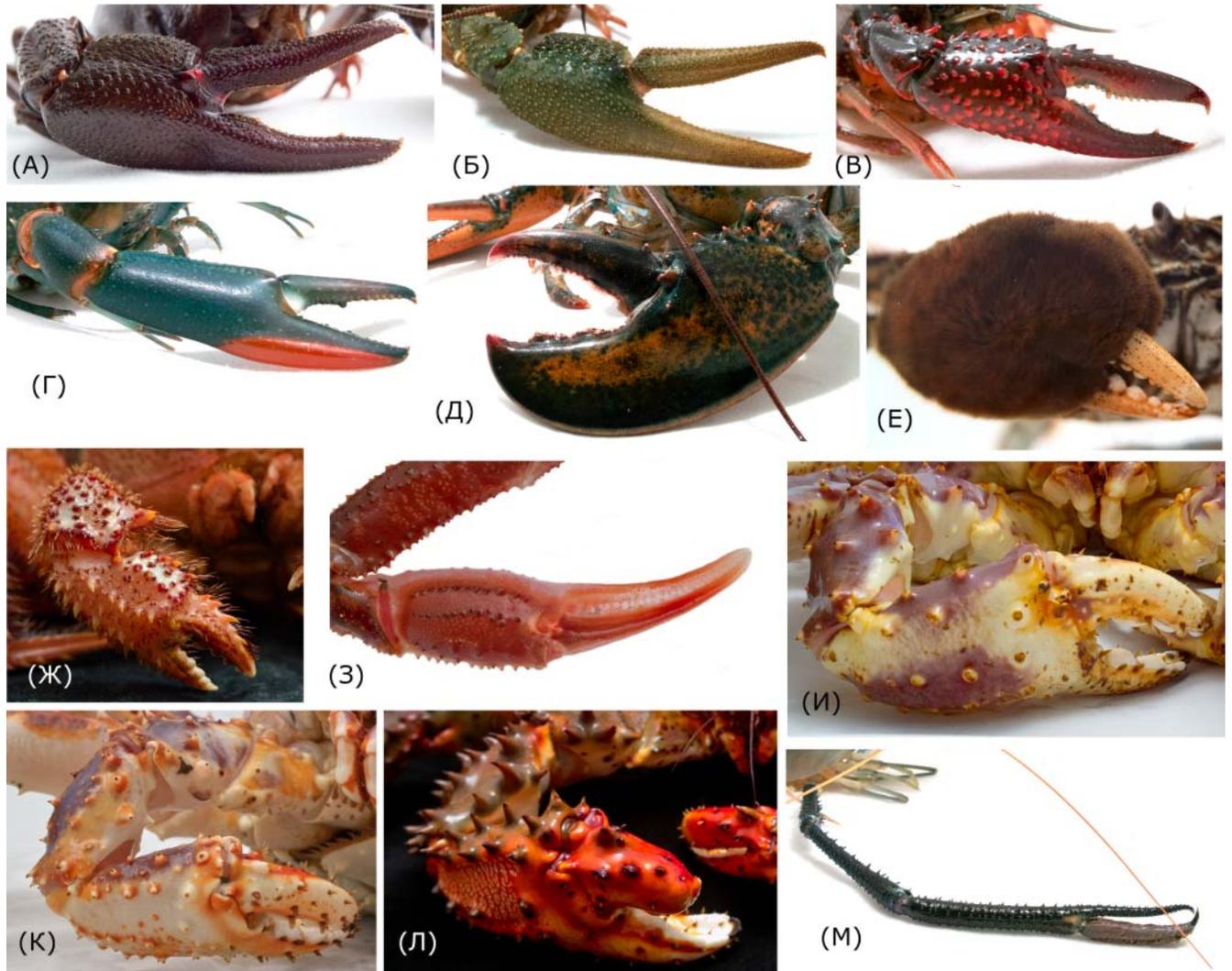


Рисунок – 4.19 Внешний вид конечностей с массивными клешнями: А - *Astacus astacus*; Б – *Pontastacus leptodactylus*; В - *Procambarus clarkii*; Г - *Cherax quadricarinatus*; Д - *Homarus americanus*; Е - *Eriocheir japonica*; Ж - *Erimacrus isenbeckii*; З - *Chionoecetes opilio*; И - *Paralithodes camtschaticus*; К - *Paralithodes brevipes*; Л - *Paralithodes platypus*; М - *Macrobrachium rosenbergii*

Щетиночное вооружение на переоподах менее развито в сравнении с конечностями ротового комплекса. Чаще всего это различного рода чувствительные щетинки и сенсиллы [Фомичев, 1998]. Хорошо развито щетиночное вооружение на участках конечностей, используемых для груминга (рис. 4.17, 4.18). В некоторых случаях щетинки используются для увеличения поверхности при плавании (*E. japonica*) или для перемещения по мягким грунтам (*A. astacus*, *P. leptodactylus*, *P. clarkii*, *C. quadricarinatus*, *H. americanus*). У краба *E. japonica* (рис. 4.19 Е) и креветки *M. rosenbergii* (рис. 4.19 М) многочисленные волоски на клешнях, по-видимому, используются для внутривидовой коммуникации. Щетинки, располагающиеся на переоподах, также могут быть задействованы при сборе пищевых объектов. Например, у креветок из семейства Atyidae на клешнях переопод имеется развитый комплекс щетинок для сбора детрита и бактериальных обрастаний [Fryer, 1977]. Однако у таких крупных видов, как

краб *C. opilio* и крабоиды *P. camtschaticus*; *P. brevipes*, *P. platypus*, на переоподах (за исключением пятой пары переопод у крабоидов) имеется лишь небольшое число чувствительных щетинок (сенсилл). В целом прослеживается тенденция, в соответствии с которой у многих видов, имеющих крупные размеры, взрослые особи на переоподах не имеют развитого щетиночного вооружения, используемого для сбора корма или передвижения.

Переоподы близких видов имеют сходный план строения (табл. 4.1) и набор функций (табл. 4.2). При этом крупные клешненосные конечности (рис. 4.19) даже у таксономически близких видов, имеют хорошо выраженные отличия, что обусловлено их важной ролью для питания, внутривидовой коммуникации и спаривания. Крупные размеры и наличие большого количества морфологических элементов (шипов, бугорков, сенсил и т.д.) приводит формированию структур, которые можно использовать для индивидуальной идентификации особей.

Методы, позволяющие производить индивидуальную идентификацию особей, являются важным инструментом, который необходим для проведения многих полевых и лабораторных экспериментов. Мечение десятиногих ракообразных является серьёзной проблемой. Большинство используемых вариантов меток, располагающихся на поверхности тела или вживляемых в мышцы, утрачиваются во время линьки вместе с экзусом. Метки являются травматичными и приводят к возникновению некрозов или слишком дороги, как например микрочипы. Использование естественных фенотипических маркеров широко применяется у млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, рыб [Grellier et al., 2003; Castro, Rosa, 2005; Hoy et al., 2016 и др.]. На сегодняшний день установлена возможность проведения индивидуальной идентификации особей и для некоторых видов ракообразных: по окраске карапакса у креветки *Rhynchocinetes typus* [Gosselin et al., 2007], по головному отделу лобстера *Jasus edwardsii* [MacDiarmid et al., 2005], по расположению шипов на карапаксе у крабов *C. opilio* и *Birgus latro* [Gosselin et al., 2007; Oka et al., 2013].

Выполненные нами исследования расположения шипов на проподите клешен краба *C. opilio* продемонстрировали, что при сохранении общих тенденций в расположении шипов, их число и взаимное расположение отличается на правой и левой клешнях и имеет существенную изменчивость, достаточную для индивидуальной идентификации особей (рис. 4.20). Расположение шипов после линьки оставалось неизменным (рис. 4.20). Аналогичные результаты были получены нами при исследовании расположения шипов на карапаксе и крабоида *P. camtschaticus* [Пат. RU 2520035C1].

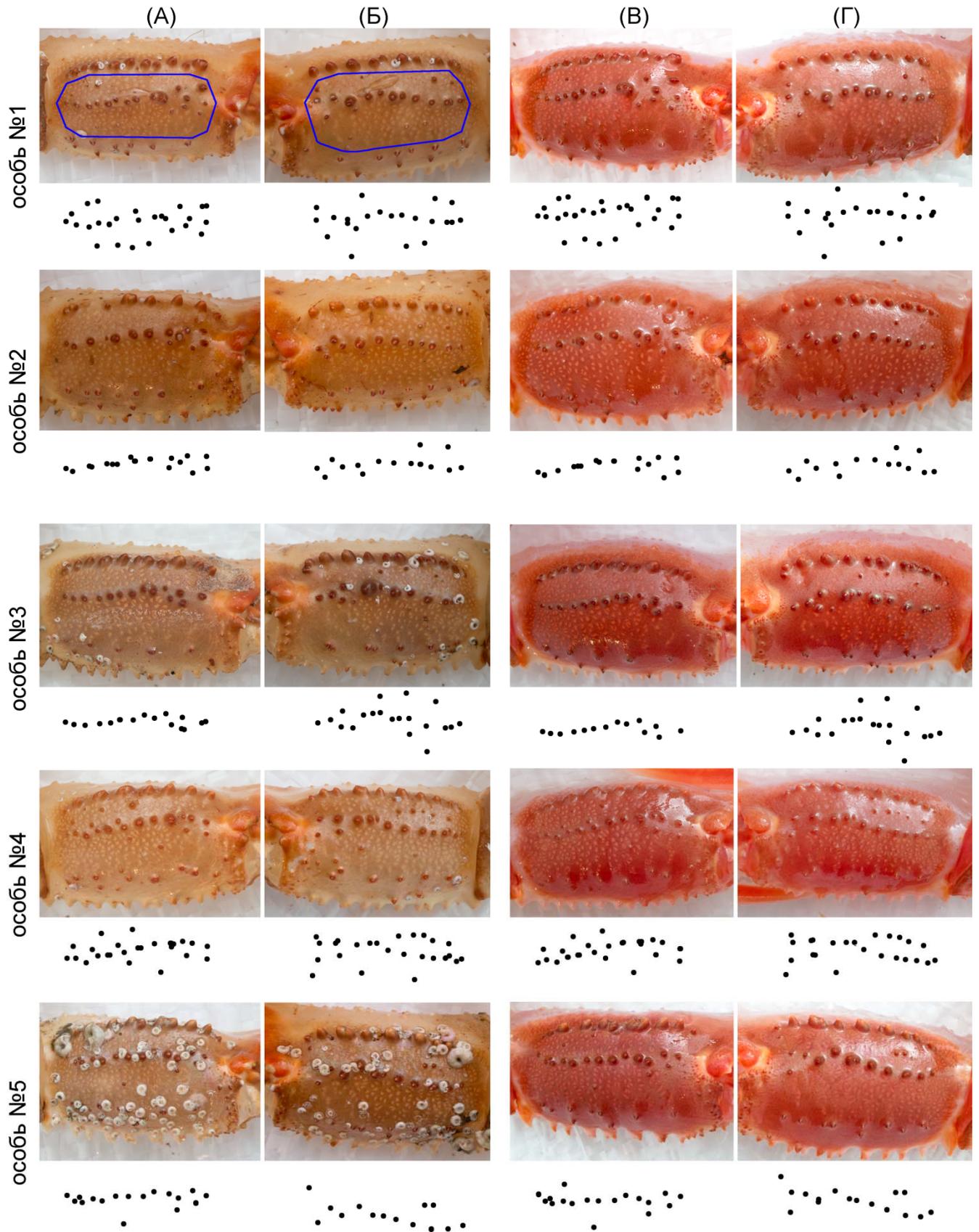


Рисунок – 4.20 Расположение шипов на проподите правой (А и В) и левой (Б и Г) клешен краба *Chionoecetes opilio*, до (А и Б) и после (В и Г) терминальной линьки.

Синим показаны участки клешен, на которых фиксировалось расположение шипов

4.2. Изменения щетиночного вооружения в постларвальном онтогенезе на примере комплекса ротовых конечностей

Одной из особенностей многих представителей десятиногих ракообразных является длительный срок жизни и крупные размеры. У десятиногих ракообразных после перехода на стадию молоди общий план строения особи в процессе ее роста меняется незначительно. При этом размер особи в процессе постларвального онтогенеза может возрасти в 50-100 и более раз. На сегодняшний день выполнено достаточно большое количество исследований щетинок взрослых особей десятиногих ракообразных [Thomas, 1970; Martin, Abele, 1988; Wood, 1994; Johnston, 1999; Garm, Høeg, 2001; Salindeho, Johnston, 2003; Horn, Buckup, 2004; Garm, 2004a; Garm, 2004b; Garm et al., 2004], имеются работы, посвящённые исследованию щетинок у личинок и молоди [Thomas, 1973; Factor, 1978; Pohle, Telford, 1981; Abrunhosa et al., 2006; Queiroz et al., 2011; Vieira et al., 2013]. Однако закономерности изменения щетиночного вооружения в процессе роста особи затрагиваются лишь в нескольких работах и чаще всего касаются первых стадий молоди [Борисов 2006б; Lavalli, Factor, 1992; Loya-Javellana, Fielder, 1997; Cox et al., 2008]. Исследования изменений щетиночного вооружения в процессе постларвального онтогенеза важны для понимания принципов функционирования щетинок в качестве морфологических элементов в разных размерных группах членистоногих и при значительных изменениях размера особи в онтогенезе. Они могут послужить в качестве дополнительной информации для определения корректности выделения типов щетинок и их формирования в процессе эволюции. Кроме того, эти исследования могут быть полезны для определения морфологических причин изменений в характере и спектре питания в процессе онтогенеза от молоди до взрослой особи, отмеченных у многих видов десятиногих ракообразных [Черкашина, 1977; Хмелева и др., 1997; Буруковский, 2009 и др.].

Нами впервые выполнено сравнительное исследование трансформации щетиночного вооружения в постларвальном онтогенезе на четырёх видах (*P. camtschaticus*; *M. rosenbergii*; *C. quadricarinatus*; *P. vannamei*), которые представляют основные инфраотряды и подотряды десятиногих ракообразных.

***Paralithodes camtschaticus*.** У молоди и взрослых особей *P. camtschaticus* на ротовых конечностях мы обнаружили семь типов и несколько подтипов щетинок (рис. 4.3 и 4.21). На конечностях молоди преобладали различные варианты хохлатых, хохлато-зубчатых и зубчатых щетинок (прил. 11-15). Хохлатые и хохлато-зубчатые щетинки несли хорошо выраженные длинные сетулы (рис. 4.21). Кроме того, на mxII были обнаружены участки с длинными тонкими образованиями, подобными сетулам хохлатых щетинок (прил. 14). В

отличие от молодежи, у взрослых особей *P. camtschaticus* большую часть щетиночного вооружения ротовых конечностей составляли зубчатые и простые щетинки (прил. 11-15).

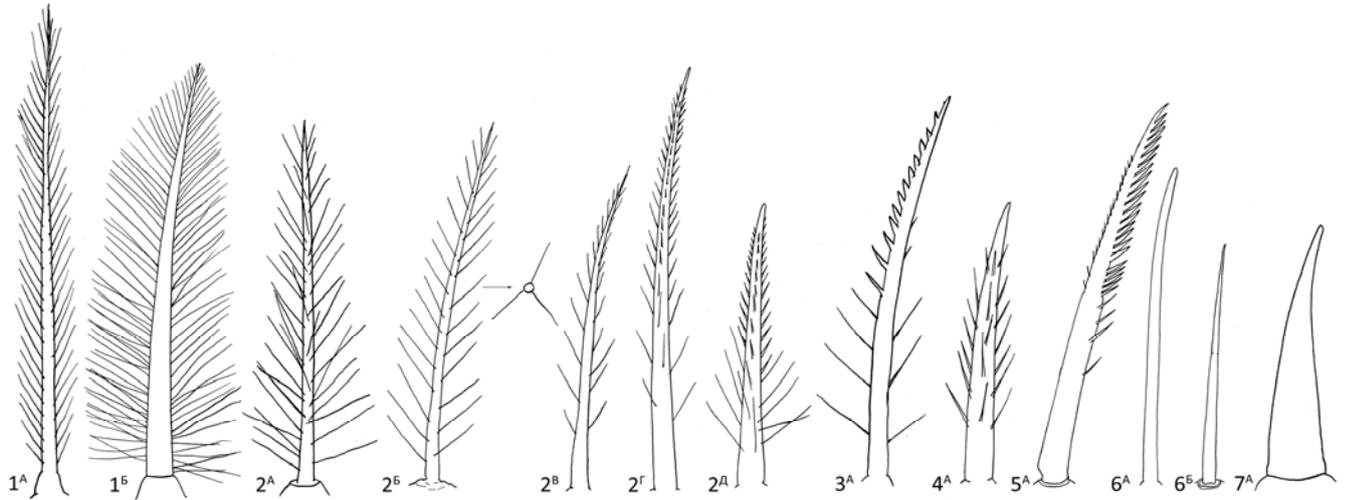


Рисунок – 4.21 Щетинки ротовых конечностей молодежи *Paralithodes camtschaticus* (ШК 1,8 мм):

1 – перистые; 2 – хохлатые; 3 – хохлато-зубчатые; 4 – композитные; 5 – зубчатые; 6 – простые; 7 – остроконечные

По мере роста у *P. camtschaticus* на многих участках конечностей отмечалась трансформация одного типа щетинок в другой. Исследования щетиночного вооружения ротовых конечностей у особей разных размеров показали, что изменение морфологии щетинок происходит постепенно (рис. 4.22). Чаще всего наблюдается укорачивание или утрата сетул, концентрация сетул и зубчиков в дистальной части щетинки. Щетинки молодежи с ШК 18 мм имели более обильное и разнообразное вооружение из сетул и зубчиков (рис. 4.22), чем щетинки крупных особей. В отличие от ранней молодежи, щетинки крупных особей чаще несли короткие сетулы и зубчики, чем длинные сетулы.

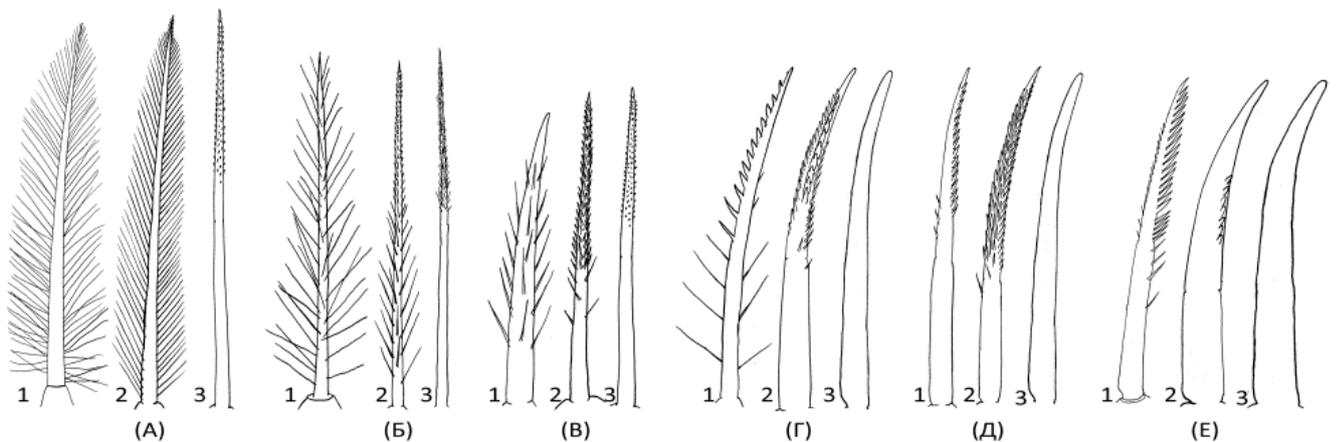


Рисунок – 4.22 Изменение щетинок в постларвальном онтогенезе у *Paralithodes camtschaticus*:
А – скафогнатита; Б – щупика mnd; В – дистальной части коксоподита mxI; Г – базальной части
коксаподита mxI; Д – дактилоподита mxrIII; Е – дактилоподита mxrII.

Ширина карапакса особи: 1 – 1,8 мм; 2 – 18 мм; 3 – 190 мм

На большинстве участков конечностей *P. camtschaticus* в процессе роста (от 1.8 мм по ШК до 220 мм по ШК) происходило значительное увеличение количества щетинок. У ранней молодежи *P. camtschaticus* на конечностях щетинки располагались по-отдельности или неплотными группами (прил. 11-15). У крупных особей щетинки были собраны в плотные группы, которые могли быть образованы как щетинками одного, так и нескольких типов. На экзоподите mxrIII количество задействованных в выполнении вододвигательной функции перистых щетинок увеличилось в 130 раз (рис. 4.23 А). У ранней молодежи *P. camtschaticus* перистые щетинки на экзоподитах максиллипод и скафогнатите образовывали один ряд (прил. 11-14). У особей с шириной карапакса более 40 мм перистые щетинки располагались преимущественно в два ряда, а у крупных особей с шириной карапакса 190-220 мм конечности несли по 5-6 рядов щетинок (табл. 4.3). Число щетинок на дактилоподите mxr III , участвующих в груминге и манипуляциях с пищевыми объектами, возросло почти в 50 раз (рис. 4.23 А). Зависимость количества щетинок от размеров особи носила линейный характер (рис. 4.23 А). На большинстве участков других ротовых конечностей также наблюдалось значительное увеличение количества щетинок (прил. 11-15). Исключение составляли остроконечные щетинки на дактилоподите mxrII и базиподите mxI . Число остроконечных щетинок на базиподите mxI увеличилось всего в два с половиной раза в самом начале роста особи и в дальнейшем оставалось практически неизменным (рис. 4.23 А).

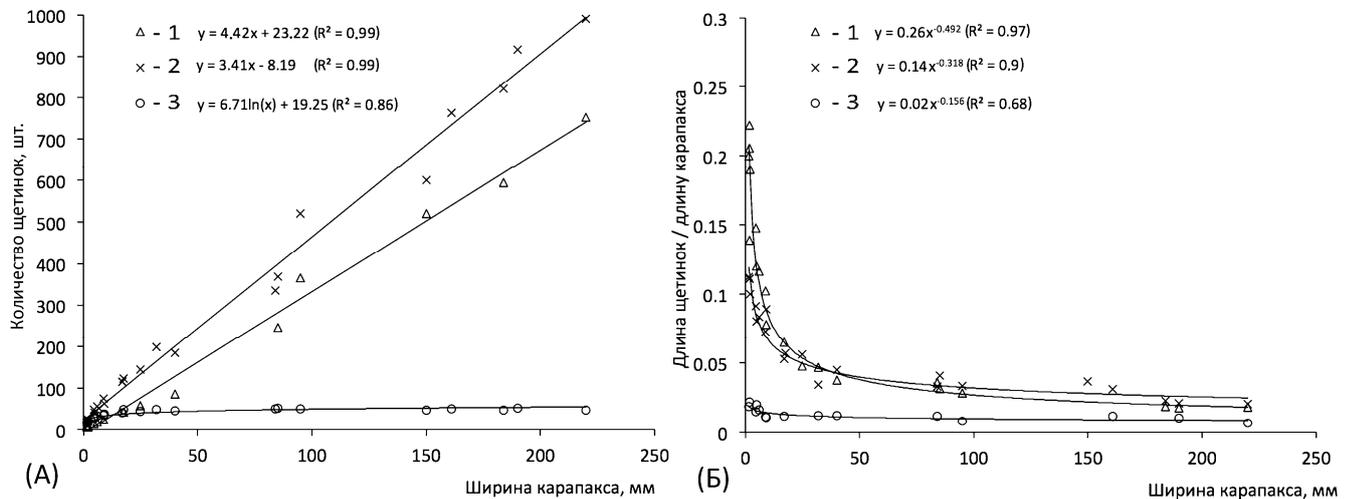


Рисунок – 4.23 Изменение числа (А) и относительной длины (Б) щетинок в постларвальном онтогенезе у *Paralithodes camtschaticus*. 1 – экзоподит mxrIII ; 2 – дактилоподит mxrIII ; 3 – остроконечные щетинки на базиподите mxI

У молодежи *P. camtschaticus* увеличение длины многих щетинок происходило значительно медленнее, чем рост размеров конечностей и тела (рис. 4.23 Б). В связи с этим относительная длина щетинок уменьшалась. Изменение соотношения длины щетинок и размера особи лучше всего описывала степенная функция (рис. 4.23 Б). Изменение относительной длины щетинок на

разных участках конечностей происходило неравномерно. Ярче всего этот процесс был выражен у перистых щетинок экзоподитов максиллипод. Относительная длина щетинок на $mxrIII$ уменьшилась более чем в 10 раз (рис. 4.23 Б). Сходная картина была отмечена для щетинок дактилоподита $mxrIII$, а вот относительная длина остроконечных щетинок базиподита mxI сократилась незначительно (рис. 4.23 Б).

Macrobrachium rosenbergii. У молоди *M. rosenbergii* на ротовых конечностях присутствовали все типы щетинок (рис. 4.24), за исключением хохлато-зубчатых. Щетинки взрослых особей (рис. 4.4) по сравнению с молодью (рис. 4.25) имели более сложное и специализированное вооружение из коротких сетул и зубчиков, при этом на многих участках конечностей наблюдалась замена одного типа щетинок другим (прил. 16-20). У взрослых особей на конечностях превалировали простые щетинки и различные модификации зубчатых щетинок, а хохлатые и хохлато-зубчатые щетинки отсутствовали (прил. 16-20). Трансформация щетинок по мере роста особи чаще всего сопровождалась укорачиванием или утратой сетул (рис. 4.25 А), концентрацией сетул и зубчиков в дистальной части щетинки, формированием выраженного вооружения из зубчиков и его специализацией. Примером специализации вторичного вооружения, происходящей по мере роста особи, могут служить щетинки дактилоподита $mxrIII$, используемые для груминга антенн I-II (рис. 4.25 Б, прил. 16).

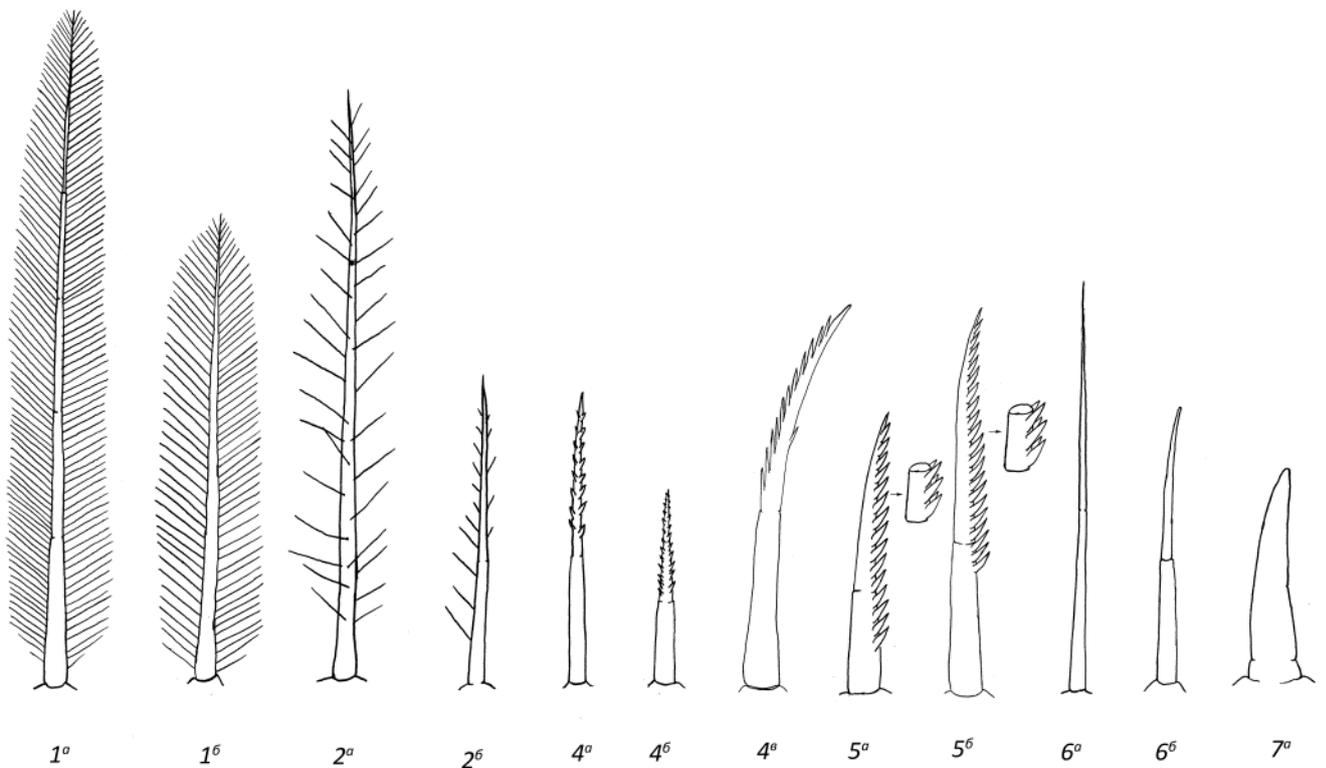


Рисунок – 4.24 Щетинки ротовых конечностей молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* (ДК 1,5 мм):
1 – перистые; 2 – хохлатые; 4 – композитные; 5 – зубчатые; 6 – простые; 7 – остроконечные

Исследование щетинок у особей разных размеров показало, что изменение их морфологии происходит постепенно (рис. 4.25). Судьбу некоторых щетинок можно проследить от первых стадий молоди до взрослой особи, при этом резкой смены щетиночного вооружения не наблюдается.

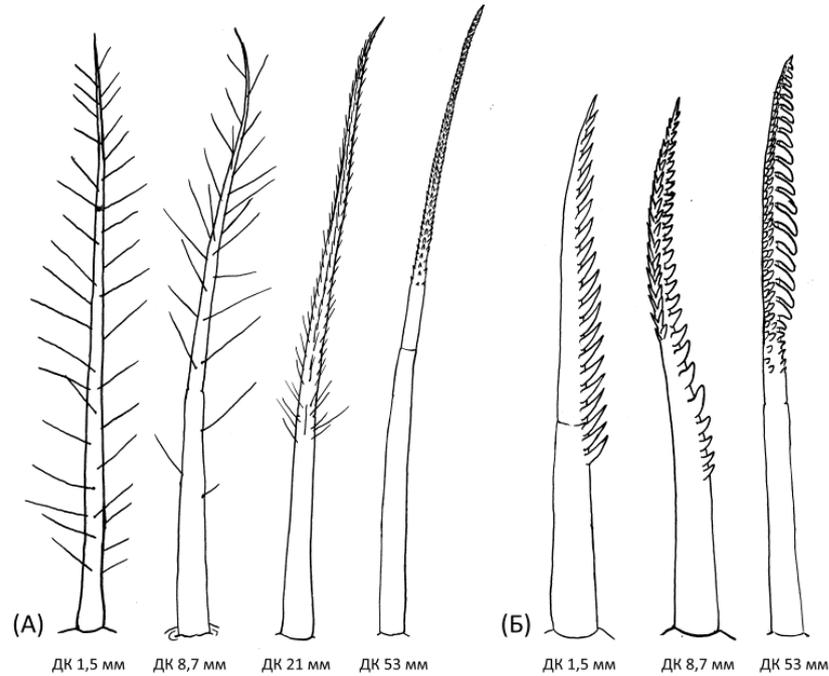


Рисунок – 4.25 Изменение щетинок в постларвальном онтогенезе у *Macrobrachium rosenbergii*:
А – коксоподита mxpI; Б – дактилоподита mxpIII

Так же как и у *P. camtschaticus*, у *M. rosenbergii* в процессе роста особи на большей части участков конечностей происходит увеличение количества (рис. 4.26 А) и формирование плотных групп щетинок (прил. 16-20). Количество перистых щетинок на экзоподитах mxpIII увеличилось в 15 раз. Однако как у ранней молоди, так и у взрослых особей щетинки располагаются в один ряд (табл. 4.3). Щетинки, участвующие в манипуляциях с пищевыми объектами и груминге, на дактилоподитах mxpIII у взрослых особей располагаются пучками и плотными рядами, образуя единую поверхность (прил. 26 Б). Их количество увеличилось в 50 раз (рис. 4.26 А). Сходная картина увеличения количества и формирования групп щетинок по мере роста особи отмечена и для большинства участков других ротовых конечностей (прил. 16-20). Группы могут формировать как щетинки одного, так и нескольких типов, или может наблюдаться постепенный переход между разными подтипами и типами щетинок. Исключением из данного правила являются остроконечные щетинки на коксоподите mxII, которые участвуют в механической обработке пищи [Борисов, 2006б; Garm, Нюег, 2001]. Количество этих щетинок увеличилось в два раза у ранней молоди и в дальнейшем оставалось неизменным (рис. 4.26 А).

По мере роста особи относительная длина щетинок уменьшается. Особенно это заметно у молоди первых стадий и лучше всего данные изменения описывает степенная функция (рис. 4.26 Б). Наиболее существенные изменения относительной длины отмечены у перистых щетинок экзоподитов максиллипод (рис. 4.26 Б). Их длина относительно карапакса уменьшалась более чем в 10 раз. В то время как относительная длина остроконечных щетинок, расположенных на базиподите максиллул, и щетинок дактилоподита тхрIII сократилась всего в 1,5-2 раза (рис. 4.26 Б).

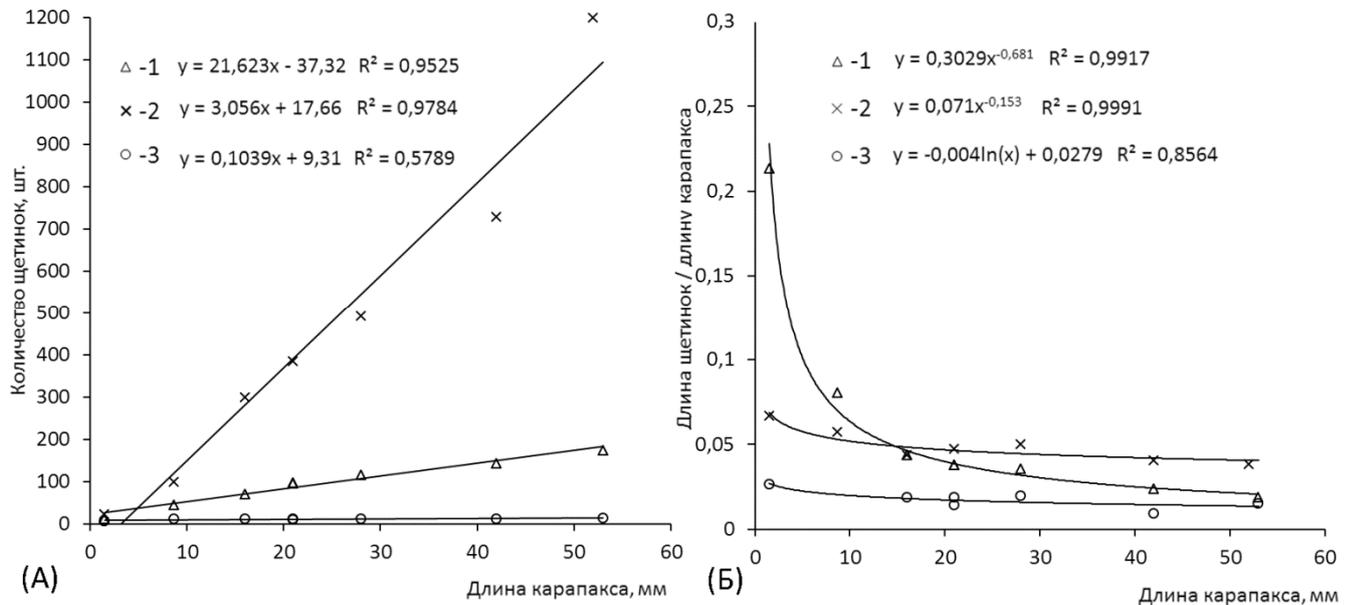


Рисунок – 4.26 Изменение числа (А) и относительной длины (Б) щетинок в постларвальном онтогенезе у *Macrobrachium rosenbergii*. 1 – экзоподит тхрIII; 2 – дактилоподит тхрIII; 3 – остроконечные щетинки на базиподите тхI

***Cherax quadricarinatus*.** У взрослых особей *C. quadricarinatus* на ротовых конечностях отмечены все типы щетинок (рис. 4.5), а у молоди отсутствовали хохлато-зубчатые щетинки (рис. 4.27). По мере роста особей наблюдалась тенденция к постепенному увеличению числа и большей специализации сетул и зубчиков на поверхности щетинок (например у щетинок 4⁶ (рис. 4.27) и 4³ (рис. 4.5)). Однако, в отличие от *P. camtschaticus* и *M. rosenbergii* щетиночное вооружение ротовых конечностей у молоди (рис. 4.27) и у взрослых особей *C. quadricarinatus* отличалось не столь существенно (рис. 4.5). Случаи перехода одного типа щетинок в другой были немногочисленны. У *C. Quadricarinatus*, так же как и у двух уже описанных выше видов, по мере роста количество щетинок увеличивалось на большинстве участков конечностей (прил. 21-25). Так, на экзоподите и дактилоподите тхр III количество щетинок увеличилось в 5 и в 10 раз соответственно (рис. 4.28.А). По мере роста у *C. quadricarinatus* наблюдалась тенденция к формированию плотных групп щетинок (прил. 21-25), особенно в основании конечностей, где преобладают хохлатые и хохлато-зубчатые щетинки (прил. 21-23). Следует

отметить, что у *C. quadricarinatus* перистые щетинки на экзоподитах и скафогнатите у взрослых особей располагаются в один ряд, и только в основании скафогнатита количество рядов щетинок у взрослых особей увеличивается до 2-3 рядов. Исключением из общего правила были щетинки на конце скафогнатита. У раков всех возрастов (прил. 24) здесь располагалось 4-5 крупных щетинок (типы 4^б и 4²).

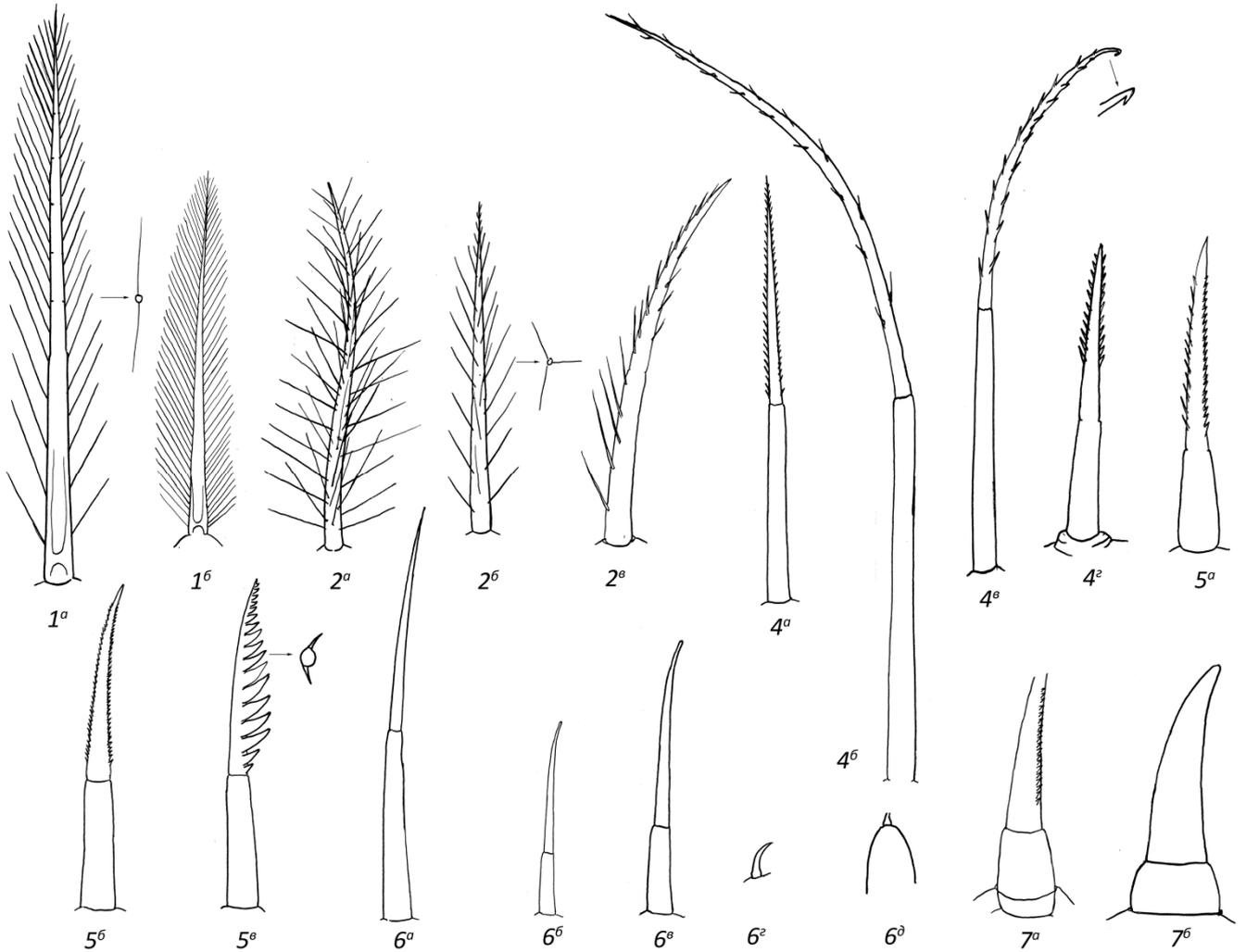


Рисунок – 4.27 Щетинки ротовых конечностей молоди рака *Cherax quadricarinatus* (ДК 3,2 мм):

1 – перистые; 2 – хохлатые; 4 – композитные; 5 – зубчатые; 6 – простые; 7 – остроконечные

У *C. quadricarinatus* тенденция к уменьшению относительной длины щетинок (рис. 4.28.Б) была выражена значительно слабее, чем у *M. rosenbergii* (рис. 4.26.Б). Наиболее заметно уменьшалась относительная длина щетинок на экзоподите и дактилоподите mхр III. Так же как и у других видов, уменьшение относительной длины щетинок происходит интенсивней у ранней молоди (рис. 4.28.Б).

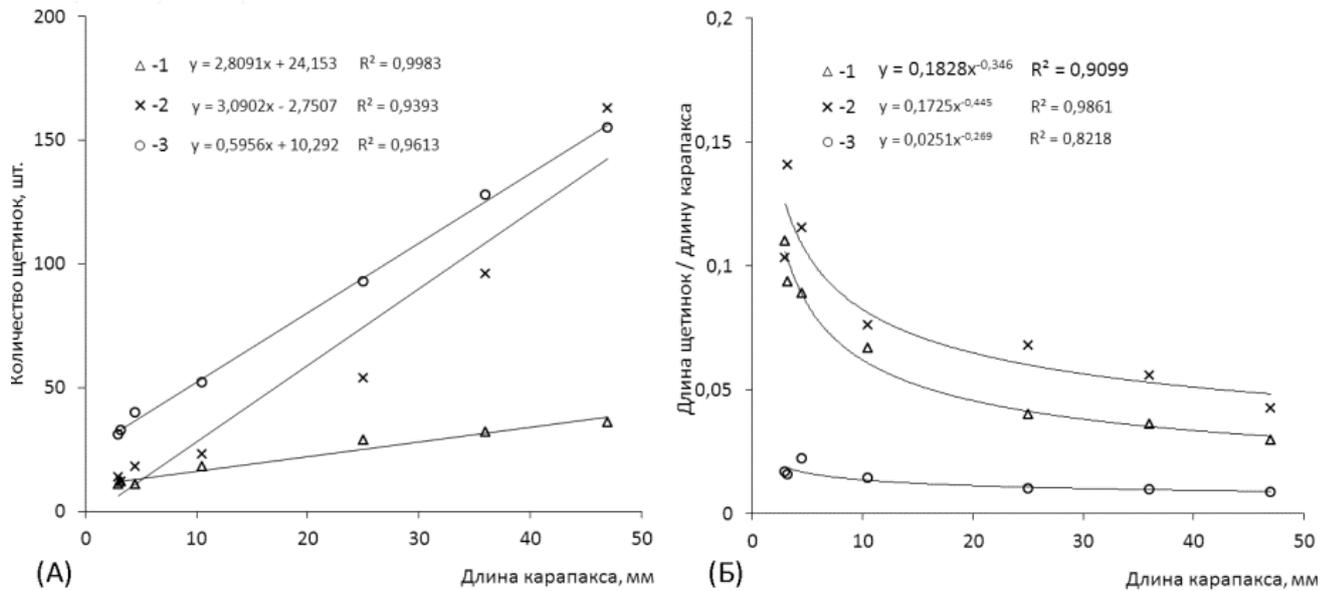


Рисунок – 4.28 Изменение числа (А) и относительной длины (Б) щетинок у рака *Cherax quadricarinatus*.

1 – экзоподит mхrIII; 2 – дактилоподит mхrIII; 3 – остроконечные щетинки на базиподите mхI

***Penaeus vannamei*.** У молоди *P. vannamei* на ротовых конечностях обнаружены все типы щетинок (рис. 4.29). Щетинки взрослых особей (рис. 4.6) по сравнению с молодью (рис. 4.29) имели более развитое вооружение, что позволило выделить большое количество вариантов щетинок разных типов. По мере роста особи на щетинках увеличивалось количество элементов вторичного вооружения (сетул, зубчиков), а щетиночное вооружение становилось более развитым (прил. 26-30). В результате щетинки взрослых особей выглядели более специализированными. В ряде случаев с ростом особей наблюдалось дальнейшее изменение во вторичном вооружении щетинок (рис. 4.30). Так, у крупных особей сетулы перистых щетинок экзоподитов располагались в несколько рядов (рис. 4.30 А). В данном случае на примере вторичного вооружения наблюдалась тенденция к увеличению рядов функциональных элементов с ростом особи, обычно отмечавшаяся нами для щетинок в целом. Крупные щетинки дактилоподита mхrIII, используемые особью для захвата пищевых объектов из толщи воды, с ростом особи сначала приобретали хорошо развитые ряды длинных сетул, которые у крупных особей постепенно укорачивались и заменялись зубчиками (рис. 4.30 А). Сходные, но более выраженные трансформации по упрощению вторичного вооружения щетинок наблюдались у *Paralithodes camtschaticus* (рис. 4.22).

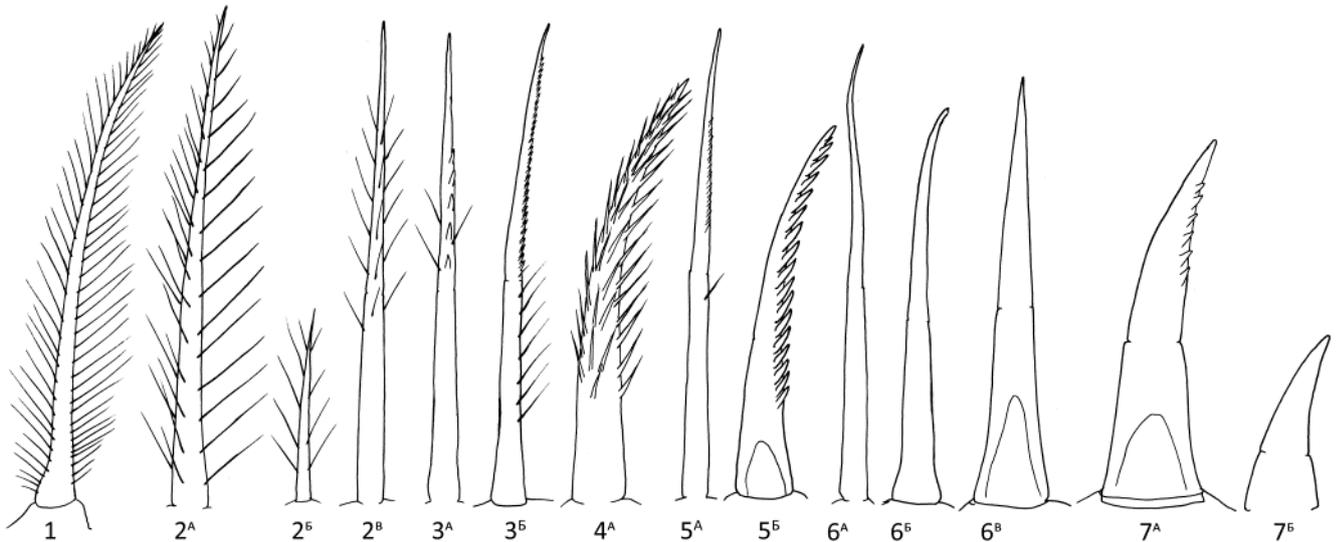


Рисунок – 4.29 Щетинки ротовых конечностей молоди креветки *Penaeus vannamei* (ДК 1,2 мм):

1 – перистые; 2 – хохлатые; 3 – хохлато-зубчатые; 4 – композитные; 5 – зубчатые; 6 – простые; 7 – остроконечные

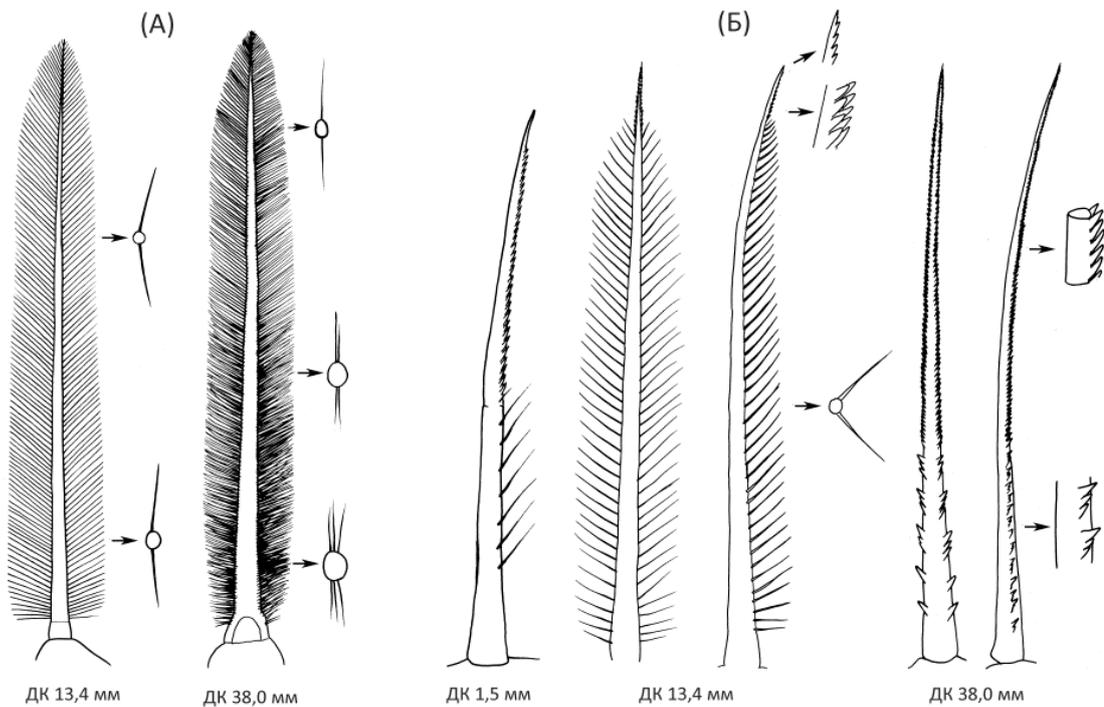


Рисунок – 4.30 Изменение щетинок в постларвальном онтогенезе у креветки *Penaeus vannamei*:

А– экзоподита $m\chi rIII$; Б– дактилоподита $m\chi rIII$, щетинки используются для захвата пищевых объектов

По мере роста на большинстве участков конечностей *P. vannamei* число щетинок увеличивалось (прил. 26-30). Особенно интенсивно эти процессы происходили на первых этапах роста особи (рис. 4.31 А). Тенденция к увеличению числа перистых щетинок на экзоподитах максиллипед сохранялась на всем протяжении жизни особи. Однако число остроконечных щетинок на базиподите $m\chi I$ и щетинок, используемых для захвата пищевых

объектов, на дактилоподите mxrIII по достижении особями длины карапакса 20 мм оставалось практически неизменным (рис. 4.31 А). Число остроконечных щетинок на базиподите mxI увеличилось в 4 раза (рис. 4.31 А), однако это увеличение произошло за счёт большого количества дополнивших их хохлато-зубчатых щетинок. Тенденция к уменьшению относительной длины щетинок у *P. vannamei* выражена слабо (рис. 4.31 Б). Незначительное уменьшение относительной длины перистых щетинок экзоподита и щетинок, используемых для захвата пищевых объектов, на дактилоподите mxrIII наблюдалось у самых крупных особей (рис. 4.31 Б).

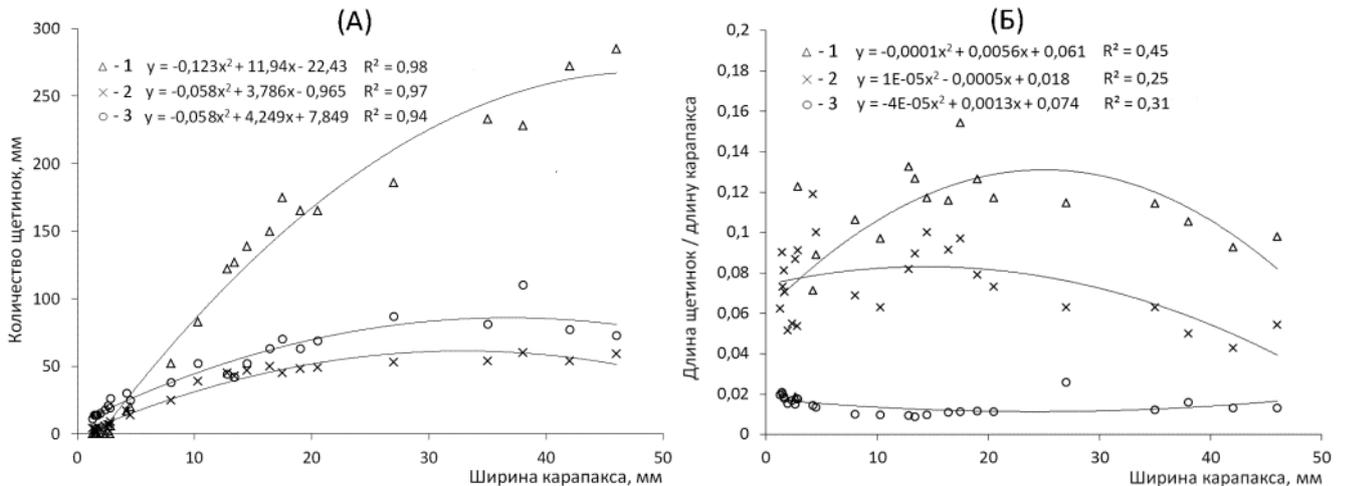


Рисунок – 4.31 Изменение числа (А) и относительной длины (Б) щетинок у креветки *Penaeus vannamei*.
 1 – щетинки экзоподита mxrIII ; 2 – щетинки используемые для захвата пищевых объектов, дактилоподита mxrIII ; 3 – остроконечные щетинки на базиподите mxI

Так же как и у других рассмотренных видов, по мере роста у *P. vannamei* наблюдалось формирование групп щетинок (прил. 26-30). Особенно это было заметно на mxrI-II и mxI-II . На участках этих конечностей, связанных с обработкой пищевых объектов, у взрослых особей располагались плотные группы щетинок (прил. 27-30).

Следствием существенного изменения размера тела в процессе индивидуального развития у десятиногих ракообразных является увеличение числа щетинок, уменьшение их относительной длины и формирование плотных групп щетинок. Участки конечностей, связанные с выполнением вододвигательной функции (экзоподиты и скафогнатит), имеют по краю кайму из щетинок. По мере роста особи число щетинок по краю экзоподитов и скафогнатита закономерно возрастает. При этом щетинки могут располагаться как в один ряд, так и в несколько рядов. Чтобы понять, зависит ли число рядов щетинок на участках конечностей, выполняющих вододвигательную функцию, от увеличения размера особи или оно также определяется систематическим положением вида, мы исследовали число рядов щетинок на экзоподитах и скафогнатитах молоди и взрослых особей у всех изученных нами видов (табл. 4.3).

Таблица 4.3 – Число рядов щетинок на участках конечностей, выполняющих вододвигательную функцию

Вид	Экзоподиты		Скафогнатит	
	Молодь	Взрослая особь	Молодь	Взрослая особь
Подотряд Pleocyemata				
Infraorder Astacidea				
<i>Astacus astacus</i>	1 ряд	1 ряд	1 ряд	1 /1-3* ряд
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	1 ряд	1 ряд	1 ряд	1 /1-3* ряд
<i>Procambarus clarkii</i>	1 ряд	1 ряд	1 ряд	1 /1-3* ряд
<i>Cherax quadricarinatus</i>	1 ряд	1 ряд	1 ряд	1 /1-3* ряд
<i>Homarus americanus</i>	1 ряд	1 ряд /2-3** ряда	1 ряд	1 /1-4* ряд
Infraorder Brachyura				
<i>Eriocheir japonica</i>	1 ряд	1 ряд	1 ряд	1 ряд
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	1 ряд	1 ряд	1 ряд	4-7 рядов
<i>Chionoecetes opilio</i>	1 ряд	1 ряд	1 ряд	4-8 рядов
Infraorder Caridea				
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	1 ряд	1 ряд	1 ряд	1 ряд
<i>Pandalus latirostris</i>	1 ряд	1 ряд	1 ряд	1 ряд / 1,5-2* ряда
Infraorder Anomura				
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	1 ряд	5-6 рядов	1 ряд	5-6 рядов
<i>Paralithodes platypus</i>	1 ряд	5-6 рядов	1 ряд	5-6 рядов
<i>Paralithodes brevipes</i>	1 ряд	5-6 рядов	1 ряд	5-6 рядов
Подотряд Dendrobranchiata				
<i>Penaeus vannamei</i>	1 ряд	1/2-3** ряда	1 ряд	1 ряд

*– число рядов щетинок в основании скафогнатита

**– число рядов щетинок в базальной части экзоподита

Молодь всех видов имела на экзоподитах и скафогнатитах только один ряд щетинок. В дальнейшем увеличение числа рядов щетинок на экзоподитах наблюдалось у Lithodidae и отчасти у *H. americanus*. Число рядов щетинок на скафогнатите возрастало у Lithodidae, Brachyura и креветки *P. latirostris*, а у остальных видов, независимо от размера, по краю скафогнатита присутствовал только один ряд щетинок. Исходя из того, что молодь всегда имеет один ряд щетинок, можно заключить, что увеличение их числа у взрослых особей является морфологической адаптацией к изменению размера особи. Вместе с тем число рядов щетинок у взрослых особей также коррелирует с систематическим положением вида, при этом близкие виды имеют сходные тенденции в развитии щетиночного вооружения.

4.3. Роль конечностей в функционировании дыхательного аппарата

Дыхательный аппарат десятиногих ракообразных – это единая, согласованно функционирующая система с большим количеством элементов: конечностей, их частей и придатков тела. Жаберный аппарат у десятиногих ракообразных находится в жаберной камере, которая отграничена от внешней среды выростом карапакса – бранхиостегитом. У исследованных видов жабры представлены тремя возможными вариантами: филлобранхии, трихобранхии, дендробранхии (табл. 4.4). Филлобранхии представляют собой стебелек, от которого двумя рядами отходят плоские листочки, у трихобранхий от стебелька отходят

многочисленные трубочки разной длины, утолщённые у основания, у дендробранхий расположенные в два ряда на стебле трубочки дают кустовые разветвления [Макаров, 2004]. В зависимости от места прикрепления выделяют подобранхи (коксоподит переопод), артробранхии (сочленная поверхность мембраны базиподита) и плевробранхии (непосредственно на туловище). Движение воды в жаберной камере обеспечивается за счет dorзо-вентральных движений отростка $mxII$ – скафогнатита. Пространство, в котором находится скафогнатит, чаще всего отделено от остальной части жаберной камеры. Это обеспечивает большую эффективность насосной работы скафогнатита. В результате жаберную камеру можно разделить на два отдела: камеру скафогнатита – пребранхиальная камера и все остальное пространство, занятое жабрами – бранхиальная камера (рис. 4.32). У большинства видов вода в жаберную камеру поступает через щель между бранхиостегитом и головогрудным отделом. Дальнейшее движение и распределение токов воды в жаберной камере обеспечивается взаимным расположением жабр и имеющих у некоторых видов эпиподальных листков, которые разграничивают жаберную камеру на отдельные сегменты (рис. 4.32) и обеспечивают равномерное поступление воды ко всем элементам жаберного аппарата [Борисов, 2001а,б].

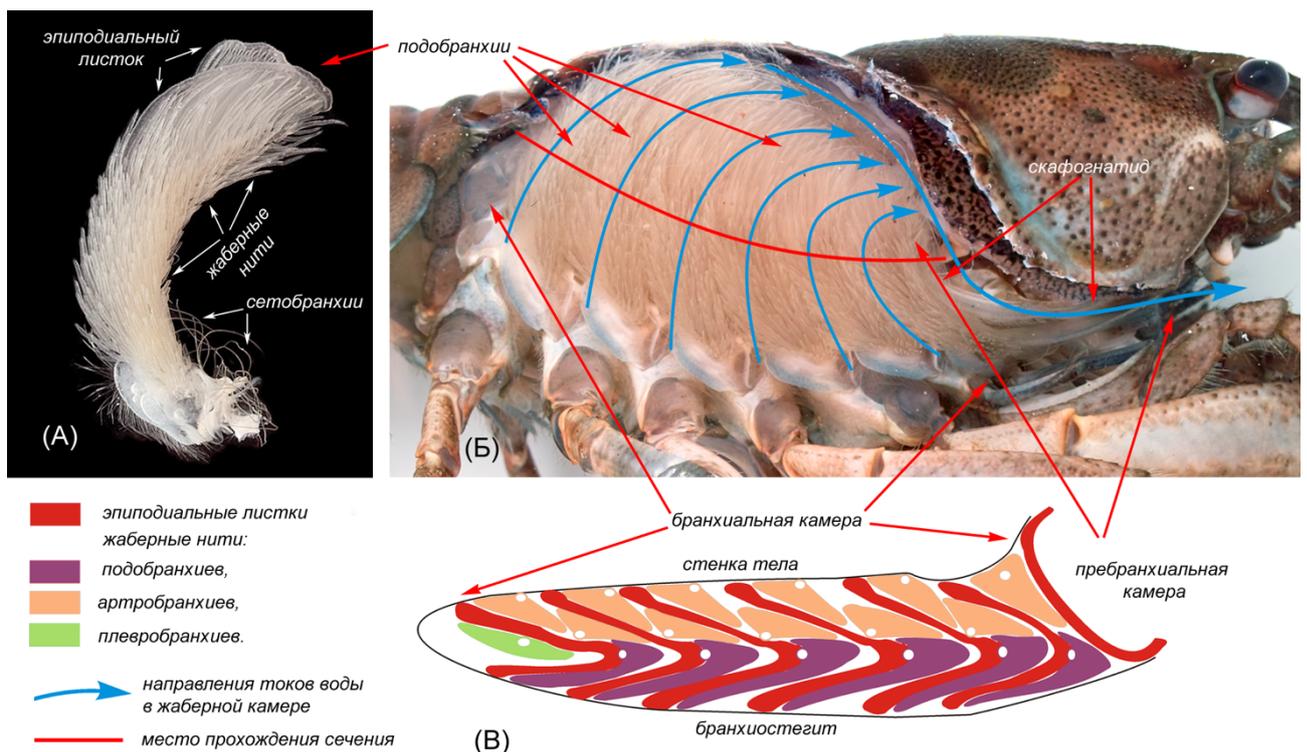


Рисунок – 4.32 Строение жаберного аппарата рака *Astacus astacus*

А – общий вид подобранхия; Б - общий вид жаберной (бранхиальной) камеры; В - схема строения жаберной (бранхиальной) камеры в разрезе

У мелководных креветок сем. Penaeidae дыхательные токи имеют обратное направление (рис. 4.33). Это связано с тем, что креветки практически полностью зарываются в илистый грунт. Поступление воды в жаберную камеру происходит по дыхательной трубке, образованной

плотно прилегающими друг к другу антеннами II, скафоцеритами антенн II, мандибулярным щупиком и экзоподитами $mxpI$ [Dall et al., 1990]. Пройдя через бранхиальную камеру, вода выходит наружу через отверстия между краем карапакса и коксоподитами конечностей (рис. 4.33). Периодически креветки могут создавать обратный ток воды, выбрасывая струю из дыхательной трубки. Таким образом они избавляются от загрязнений на фильтре, расположенном на входе в дыхательную трубку. Менять ток воды через жабры на короткий промежуток времени могут и другие виды, например краб *Carcinus maenas* (L.), который раз в минуту гонит воду в обратном направлении [Crothers, 1967].

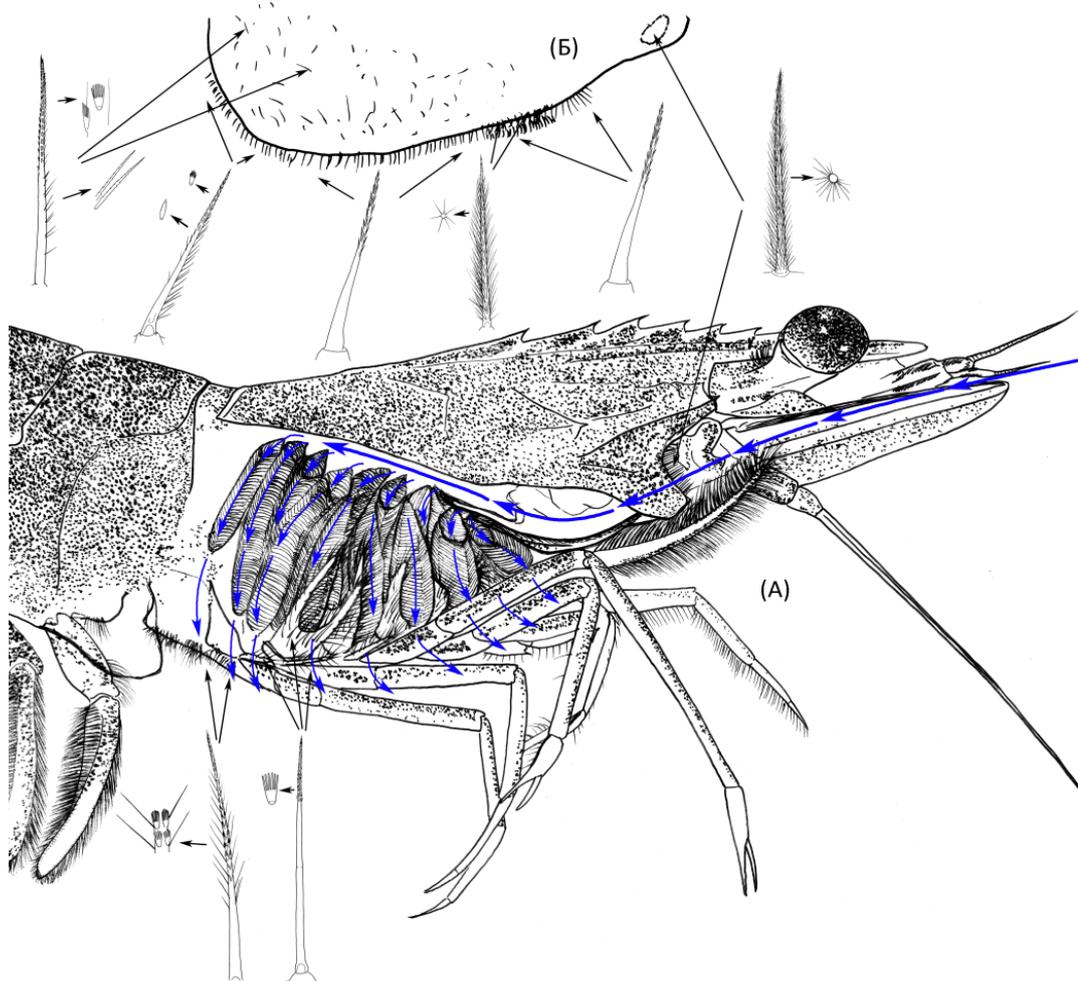


Рисунок – 4.33 Строение жаберного аппарата креветки *Penaeus vannamei*

А – общий вид жаберной (бранхиальной) камеры и направление токов воды в ней; Б – бранхиостегит с внутренней стороны и расположение на нем щетинок

Существенной проблемой, особенно для донных видов десятиногих ракообразных, является загрязнение жабр [Bauer, 1979; Bauer, 1998; Bauer, 2013]. У всех изученных видов имелись развитые приспособления для защиты жабр от загрязнений, состоящие из фильтра, образованного щетинками на входе воды в жаберную камеру, и приспособлений, удаляющих загрязнения с поверхности жабр. Важным элементом этих приспособлений являются специализированные щетинки, которые контактируют с поверхностью жабр, осуществляя

процесс чистки [Bauer, 1979; Bauer, 1998; Борисов, 2001а,б; Bauer, 2013]. Системы груминга жабр демонстрируют большое разнообразие как по морфологии, так и по принципам функционирования. Системы груминга подразделяются на две группы: активные и пассивные [Bauer, 1989]. В первом случае очистка жабр производится за счет активных целенаправленных движений конечностей, выполняемых особью только для очистки жабр. Во втором случае движение чистящих элементов, находящихся в жаберной камере происходит при движениях конечностей, которые напрямую не связаны с грумингом, например при ходьбе.

Учитывая состав конечностей, задействованный для груминга жабр, у исследованных видов нами выделено пять вариантов механизмов очистки жабр, имеющие существенные морфологические отличия (табл. 4.4). При этом учитывая состав образующих их конечностей можно предполагать, что их формирование происходило независимо.

Таблица 4.4 – Типы жабр и аппараты груминга бронхиальной камеры

Вид	Тип жабр	Тип чистящего аппарата	Элементы, задействованные при груминге бронхиальной камеры
Подотряд Pleocyemata Infraorder Astacidea			
<i>Astacus astacus</i>	трихобранхии	пассивный	Сетобранхии, щетинки дистальной части скафогнатита, щетинки на бронхиостегите
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	трихобранхии	пассивный	Сетобранхии, щетинки дистальной части скафогнатита, щетинки бронхиостегита
<i>Procambarus clarkii</i>	трихобранхии	пассивный	Сетобранхии, щетинки бронхиостегита
<i>Cherax quadricarinatus</i>	трихобранхии	пассивный	Сетобранхии, щетинки дистальной части скафогнатита, щетинки бронхиостегита
<i>Homarus americanus</i>	трихобранхии	пассивный	Сетобранхии, щетинки дистальной части скафогнатита, щетинки бронхиостегита
Infraorder Brachyura			
<i>Eriocheir japonica</i>	филлобранхии	активный	Эпиподиты mхр
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	филлобранхии	активный	Эпиподиты mхр
<i>Chionoecetes opilio</i>	филлобранхии	активный	Эпиподиты mхр
Infraorder Caridea			
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	филлобранхии	активный	Переоподы I
<i>Pandalus latirostris</i>	филлобранхии	пассивный	Сетобранхии, эпиподиты pI-IV и mхрIII, щетинки дистальной части скафогнатита
Infraorder Anomura			
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	филлобранхии	активный	Переоподы V
<i>Paralithodes platypus</i>	филлобранхии	активный	Переоподы V
<i>Paralithodes brevipes</i>	филлобранхии	активный	Переоподы V
Подотряд Dendrobranchiata			
<i>Penaeus vannamei</i>	дендробранхии	Пассивный и активный	Экзоподиты переоподI-V и эпиподиты mхрII-III и переоподI-III

У Brachyura (*E. isenbeckii*, *C. opilio*, *E. japonica*) груминг жабр осуществляют имеющие вытянутую пластинчатую форму эпиподиты максиллепед (рис. 4.9). По краю эпиподитов располагаются в один или несколько рядов длинные (у *E. isenbeckii* длиной до 15 мм) щетинки (рис. 4.34 А). Лопасть эпиподита $mxpI$ располагается в пространстве между бранхиостегитом и наружной поверхностью жабр (рис. 4.34 А), эпиподиты $mxpII$ и $mxpIII$ лежат глубже: между двумя рядами жабр и между жабрами и стенкой тела.

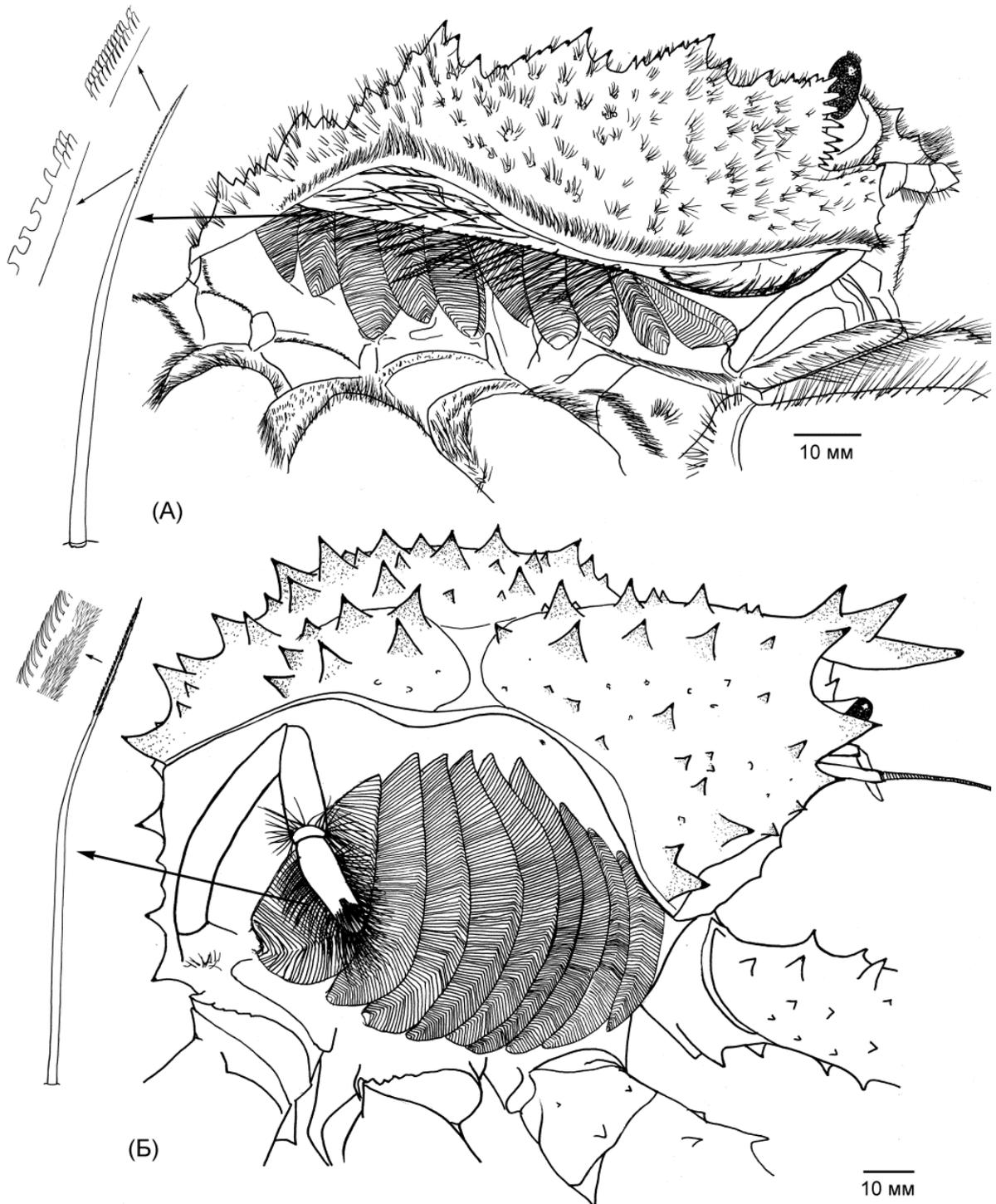


Рисунок – 4.34 Строение жаберного аппарата: краба *Erimacrus isenbeckii* (А) и крабоида *Paralithodes camtschaticus* (Б)

У Lithodidae (*P. camtschaticus*, *P. platypus*, *P. brevipes*) единственным элементом, задействованным в груминге жаберной камеры, является пятая пара переопод (рис. 4.18). Эти конечности подверглись сильной модификации, уменьшены в размерах и постоянно находятся в жаберной камере (рис. 4.34 Б). На дактилоподите и проподите пятых переопод располагаются щетинки композитного типа, многие из которых имеют загнутые вершины (рис. 4.34 Б). Такое вооружение придаёт конечностям вид, сходный с ёршиком для чистки посуды.

У креветки *M. rosenbergii* непосредственно в жаберной камере отсутствуют специализированные структуры для очистки дыхательного аппарата от загрязнения (рис. 4.35). Для груминга жабр креветки используют первую пару переопод. Эти конечности достаточно тонкие, подвижные, а их терминальные членики снабжены многочисленными щетинками композитного и зубчатого типа (рис. 4.9). Просовывая переоподы I под край карапакса креветки осуществляют очистку поверхности жабр и других частей жаберной камеры. При этом какие-либо другие приспособления для защиты или очистки жабр от загрязнений у них отсутствуют.

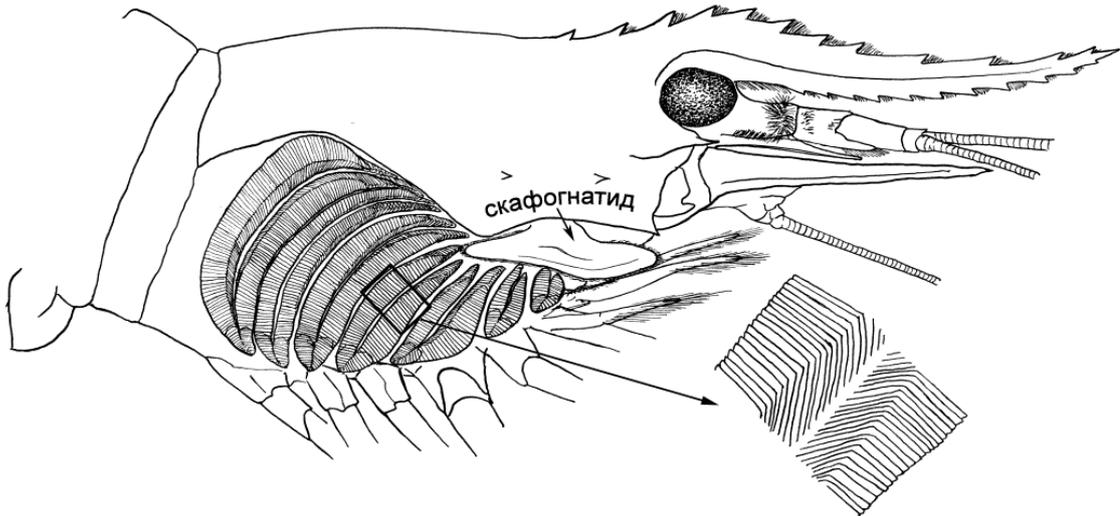


Рисунок – 4.35 Строение жаберного аппарата креветки *Macrobrachium rosenbergii*

У Astacidea (речных раков *A. astacus*, *P. leptodactylus*, *P. clarkii*, *C. quadricarinatus* и омара *H. americanus*) чистку поверхности жабр осуществляют щетинки нескольких типов, расположенные в разных частях жаберной камеры, и, кроме того, щетинки разных типов взаимодействуют между собой, повышая эффективность работы. Ведущая роль в груминге жабр принадлежит специализированным щетинкам композитного типа - сетобранхиям [Thomas, 1970; Suzuki, McLay, 1998]. Сетобранхии - длинные (у взрослых особей могут быть более 1 см в длину), нитевидные, слегка закрученные щетинки, несущие выше кольцевого перехвата пальчатые сетулы (рис. 4.36). Пучки сетобранхий отходят от коксоподитов mxrIII и переопод I-IV. Сетобранхии лежат между жабрами, оплетая дыхательные нити. При движении конечностей сетобранхии движутся, при этом их сетулы скребут поверхность жабр, удаляя

загрязнения. Поверхность жабр, обращённая к бранхиостегиту, очищается специализированными щетинками, расположенными на его внутренней поверхности. Часто вершина этих щетинок загнута в виде крючка (рис. 4.36). Это позволяет им взаимодействовать с сетобранхиями. Кроме того, у речных раков поверхность эпиподиальных листков, а в некоторых случаях и концы жаберных нитей, несёт небольшие крючковидные щетинки (рис. 4.36), которые, цепляясь за сетобранхии, повышают эффективность их работы. У части видов (отсутствуют у *P. clarkii*) чистящие щетинки композитного типа имеются также на конце скафогнатита (рис. 4.9). Они очищают пространство между пребранхиальной и бранхиальной камерами. По краю структур, формирующих просветы, через которые вода проникает в бранхиальную камеру, расположены щетинки, образующие фильтр. Чистка этого фильтра осуществляется зубчатыми и композитными щетинками, расположенными в основании конечностей. Функционирование всей системы груминга осуществляется при движении щетинок относительно жабр или жабр относительно щетинок и зависит от движения конечностей. Чаще всего это происходит при движении, однако и в состоянии покоя особь может совершать движения переоподами, как бы покачивая ими вперед-назад.

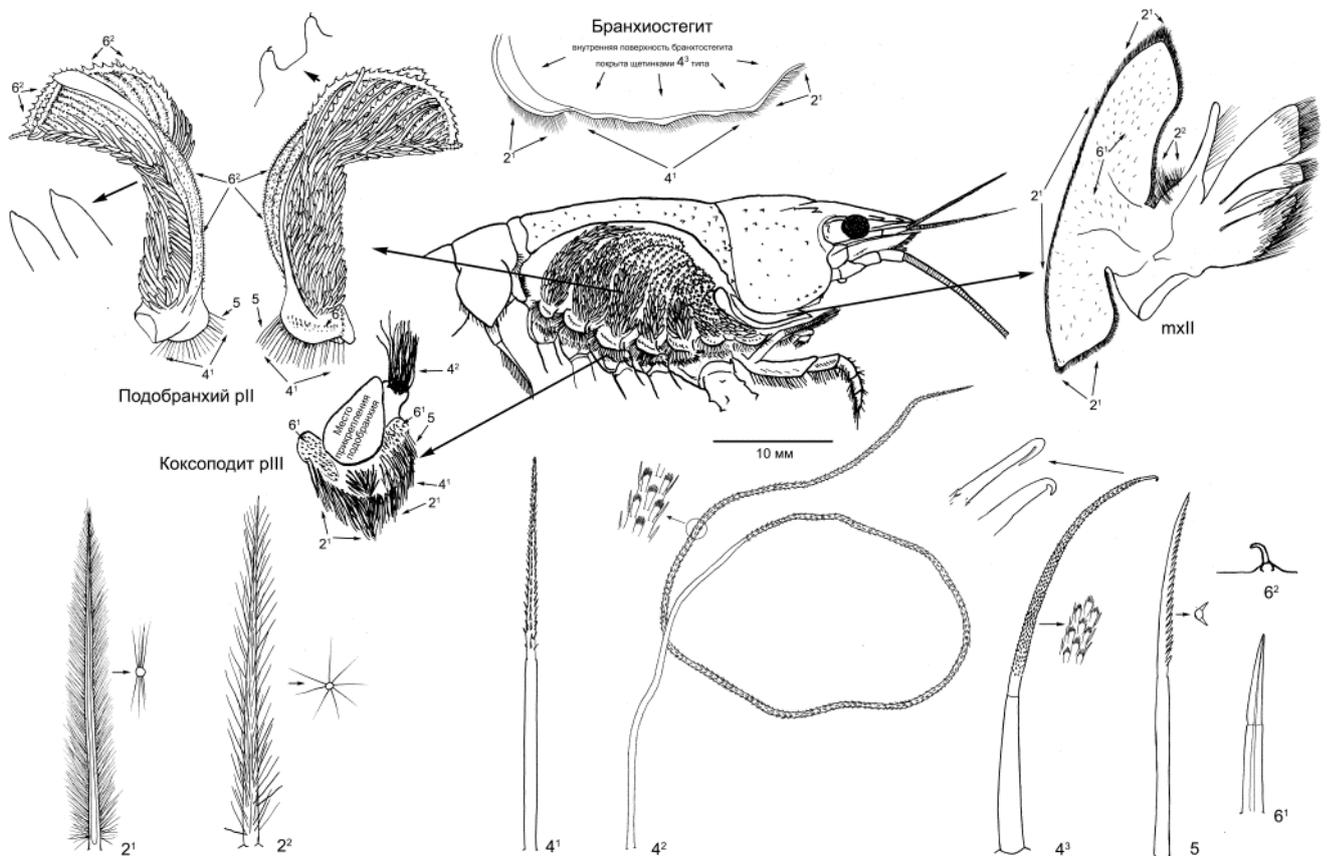


Рисунок – 4.36 Строение жаберного аппарата рака *Procambarus clarkii* и щетиночное вооружение, используемое для груминга жабр

Система груминга жабр у креветки *P. latirostris* сходна с таковой у Astacidea. Основная работа по очистке жабр от загрязнений осуществляется за счёт длинных щетинок композитного типа, расположенных на коксоподитах конечностей (рис. 4.37 В). Внешний вид щетинок и принцип их функционирования соответствует сетобранхиям речных раков, но имеется ряд особенностей. Эпиподиальные пластинки на конечностях *P. latirostris* (рис. 4.37 В, Г) оканчиваются крючками, которые охватывают сетобранхии следующей пары конечностей, что увеличивает амплитуду их движений в жаберной камере. Внутренняя поверхность бранхиостегита лишена щетинок, зато на заднем конце скафогнатита имеются длинные щетинки композитного типа, часть которых ещё и изогнута в обратном направлении (рис. 4.37 А). Щетинки скафогнатита чистят наружную поверхность жабр (рис. 4.37). Фильтр на входе воды в бранхиальную камеру у *P. latirostris* сходен с таковым у речных раков. Край бранхиостегита и эпиподиальные пластинки несут щетинки, совмещающие признаки хохлатых и композитных щетинок (рис. 4.37 Б, В). По-видимому, это позволяет им одновременно служить фильтром на входе в бранхиальную камеру и участвовать в очистке его от загрязнений.

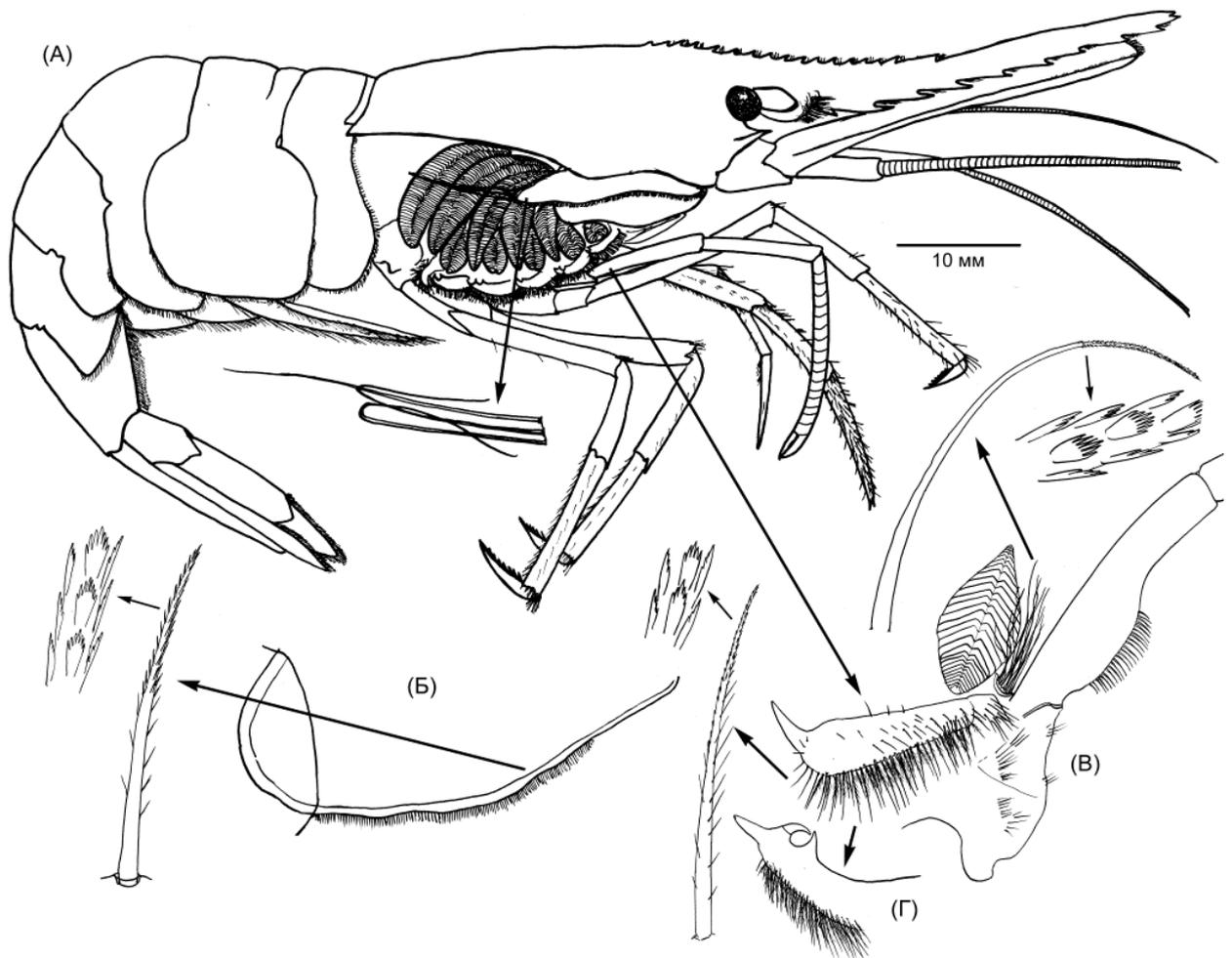


Рисунок – 4.37 Строение жаберного аппарата креветки *Pandalus latirostris*: А – общий вид; Б – бранхиостегит; В – переопод II; Г – эпиподит со стороны жабр

У креветки *P. vannamei* основную работу по очистке жабр от загрязнений выполняют эпиподиты трёх пар переопод (pI-III) и трёх пар максиллипед (mxpI-III). Эпиподиты имеют двулопастную форму и несут многочисленные крупные щетинки композитного типа с характерными пальцевидными сетулами (рис. 4.33). Кроме эпиподитов в груминге жабр принимают участие щетинки, расположенные на внутренней поверхности бранхиостегита, и сильно редуцированные экзоподиты переопод (pI-V). Груминг жабр осуществляется как активно – за счёт движений эпиподитов и экзоподитов, так и пассивно – за счёт движений конечностей, на которых находятся артробранхии.

Помимо структур, связанных непосредственно с грумингом жабр, практически все виды имеют в той или иной степени развитый механический фильтр на входе токов воды в жаберную полость. В качестве фильтра выступают щетинки чаще всего хохлато-зубчатого типа, а также хохлатого и композитного типа. В зависимости от места размещения и интенсивности токов воды соотношение частей щетинки, занятых длинными и короткими сетулами, варьировало. Наиболее развит фильтр у речных раков. У видов, имеющих активную систему груминга жабр за счет переопод, фильтр слабо выражен (крабоиды рода *Paralithodes*), а у креветки *M. rosenbergii* он отсутствует. Для очистки фильтра используются щетинки композитного или зубчатого типов. Например, у речных раков эти щетинки располагаются на базальных члениках конечностей и эпиподитах (рис. 4.36) и контактируют со щетинками фильтра в процессе движения конечностей. Отсутствие дополнительных элементов защиты жабр от загрязнений у видов с активным способом чистки жабр при помощи переопод говорит о его высокой эффективности. Кроме того, имеются данные, что активные механизмы чистки жабр при помощи переопод эффективнее работают против эпобиотического загрязнения жабр, чем механизмы пассивной чистки [Bauer, 1998].

Ещё одна функция щетинок в дыхательной системе исследованных видов – это их участие в создании токов воды. Щетинки хохлатого или хохлато-зубчатого типов обеспечивают герметичность пребранхиальной камеры, а перистые и хохлатые щетинки образуют кайму по краю скафогнатита, увеличивая его площадь и обеспечивая контакт со стенками пребранхиальной камеры.

Анализируя данные по механизму чистки жабр у исследованных видов, можно сказать, что в рамках отряда Decapoda механизмы груминга демонстрируют большую изменчивость и легко перестраиваются в процессе эволюционного развития. Использование для груминга жабр различных конечностей демонстрирует то, как одна проблема может решаться совершенно разными путями, и свидетельствует, что в разных группах развитие систем активного груминга жабр происходило независимо. Проведённые нами исследования показали, что чаще всего в груминге принимают участие щетинки композитного (с пальцевидными сетулами) и зубчатого

типов. Первые больше характерны для вариантов пассивной чистки, вторые чаще встречаются при активной чистке жабр.

4.4. Изменение дыхательного аппарата в онтогенезе

Несмотря на наличие подробных описаний жаберных систем и механизмов их очистки у различных видов десятиногих ракообразных [Bauer, 1979; 1998; Dall, et al., 1990; Batang, 2000 и др.], их развитию в онтогенезе не было уделено существенного внимания. В этой связи нами выполнено исследование процесса развития дыхательной системы в онтогенезе у крабоида *P. camtschaticus* и речного рака *P. leptodactylus*. Первый вид имеет активную систему груминга жабр, а второй – пассивную.

***Paralithodes camtschaticus*.** У взрослых особей *P. camtschaticus* в бранхиальной камере находятся 10 артробранхий и один плевробранхий. Жаберные лепестки имеют листовидную форму и принадлежат к типу филлобранхий. Все жабры имеют сходное строение: форма вытянутая с заостренным верхним концом, тонкие листовидные жаберные лепестки расположены двумя рядами (рис. 4.38 А) и обращены к бранхиостегиту (рис. 4.34 Б). Самые крупные жабры расположены на третьей паре переопод, а самые мелкие - на третьей паре максиллипод. Гемолимфа поступает по приносящему сосуду в наружную часть жабры, здесь сосуд разделяется на два: один сосуд идет вверх, а другой – вниз, из этих сосудов гемолимфа поступает в тонкие капилляры, расположенные по краю жаберных лепестков; в капиллярах происходит процесс газообмена (рис. 4.38 Б). От жаберных лепестков гемолимфа собирается в два крупных сосуда, которые в основании жабры объединяются в один.

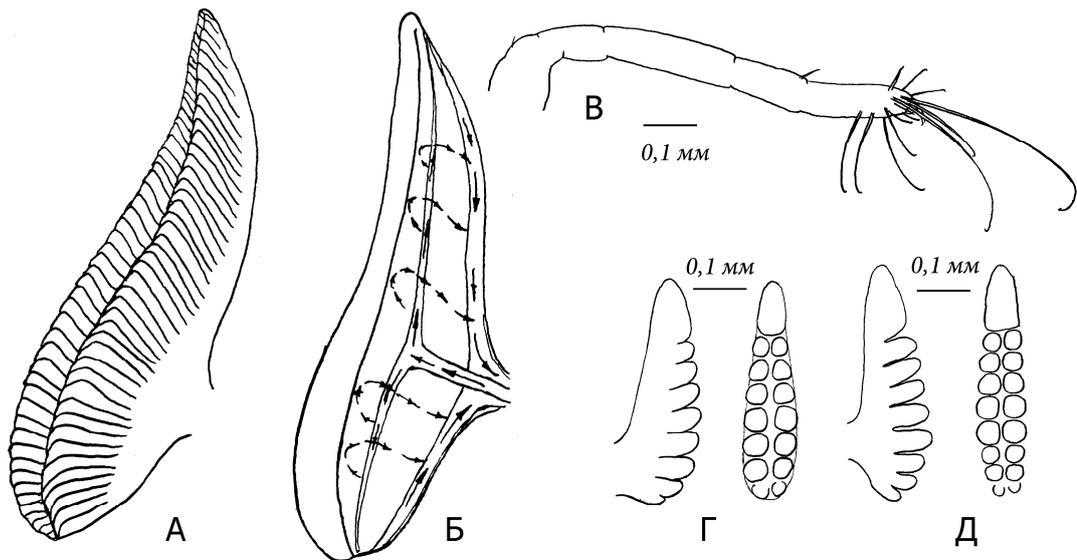


Рисунок – 4.38 *Paralithodes camtschaticus*: А – жабра взрослой особи, Б – схема тока гемолимфы в жабрах, В – переопод V глаукотоз, Г – жабра глаукотоз, Д – жабра первой стадии молодки

Скафогнатит лопастевидной формы (рис. 4.39 А), с каймой из плотно расположенных щетинок промежуточного между хохлатыми и перистыми типа (сетулы этих щетинок расположены несколькими рядами, но практически в одной плоскости), хохлато-зубчатых и зубчатых щетинок по краю. В формировании пребранхиальной камеры, помимо стенки тела и бранхиостегита, принимает участие базальный членик экзоподита $mxrI$ (рис. 4.8 А). Он имеет уплощённую форму и кайму из хохлатых щетинок по краю. Единственным приспособлением для груминга жаберного аппарата являются модифицированные переоподы пятой пары (рис. 4.18; 3.34 Б). На дактилоподите и проподите pV , располагаются многочисленные щетинки зубчатого типа (рис. 4.34 Б).

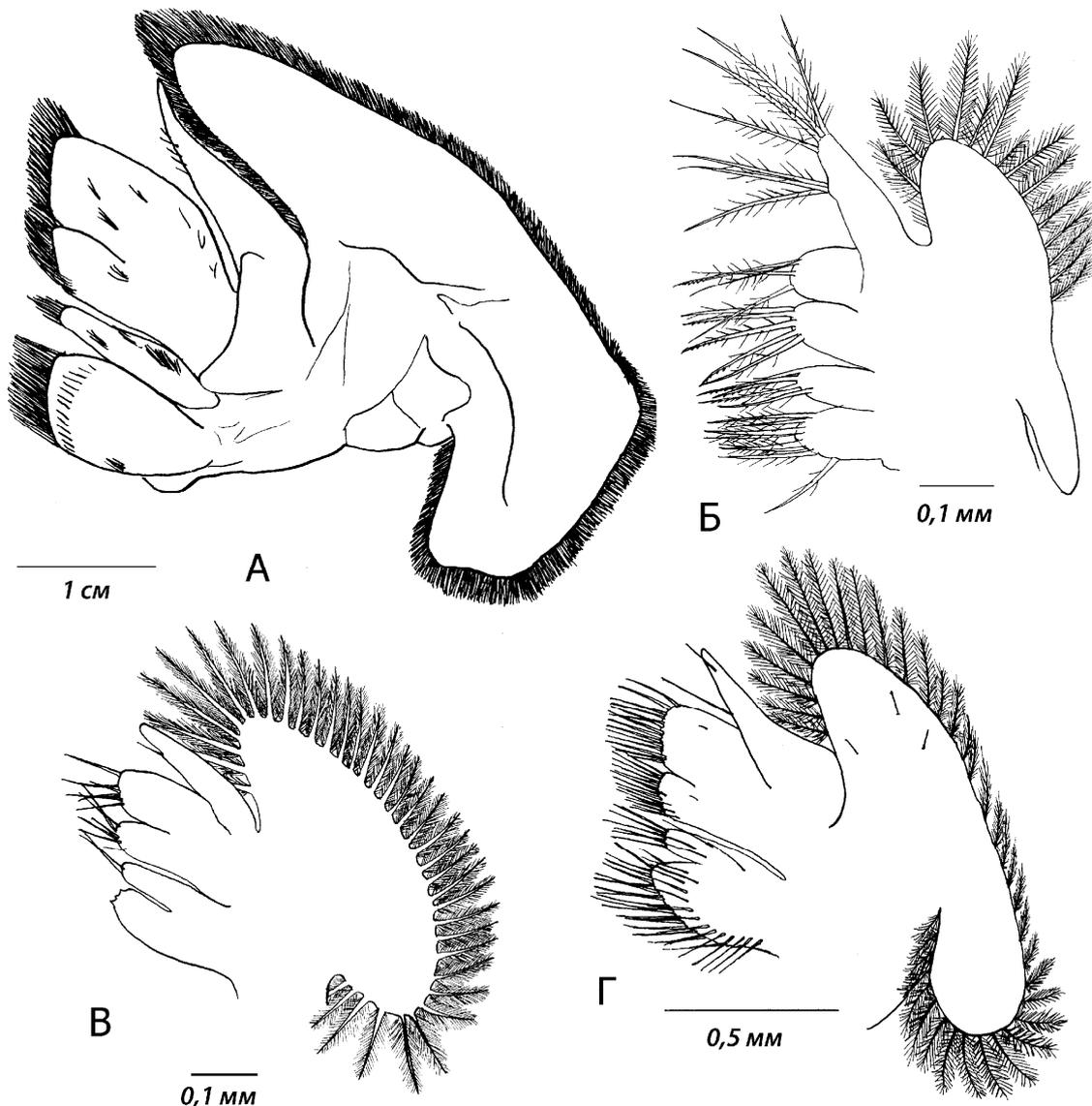


Рисунок – 4.39 Максилла II крабоида *Paralithodes camtschaticus*: А - взрослая особь, Б - зоза IV, В - глаукотоз, Г- первая стадия молоди

На стадии зоза в бранхиальной полости жабры не развиты. На их месте имеются едва различимые зачатки. Значительная часть бранхиальной камеры у зоза занята развивающимися зачатками переопод и массивными основаниями максиллипед. Регулярные колебательные

движения скафогнатита создают ток воды через бранхиальную камеру. Вода поступает через пространство между конечностями и краем бранхиостегита личинки. Ток воды в бранхиальной камере направлен к голове личинки и противоположен направлению тока гемолимфы в бранхиостегите. На стадии зоза хорошо развита только передняя часть скафогнатита, по краю которой расположены щетинки, а задняя часть скафогнатита недоразвита (рис. 4.39 Б). Небольшие размеры и тонкие покровы личинки, по-видимому, позволяют осуществлять дыхание поверхностью тела. Возможно, наиболее активный газообмен происходит через внутреннюю поверхность бранхиостегита, поскольку здесь отмечается активное движение гемолимфы.

При переходе на стадию глаукотоз происходящие перестройки в морфологии в полной мере затрагивают и дыхательный аппарат особи: появляются жабры, несущие по два ряда пальцевидных жаберных лепестков (рис. 4.38 Г, Д), присутствуют все жабры, имеющиеся у взрослых особей, за исключением жабр $m\chi r III$; пятая пара переопод имеет вид, характерный для взрослых особей (рис. 4.38 В), и вооружена специализированными щетинками; скафогнатит полностью сформирован, а по его краю располагается один ряд щетинок (рис. 4.39 В).

При переходе к первой стадии молоди дыхательный аппарат не претерпевает существенных изменений (рис. 4.39 Г). У молоди первой стадии на жабрах увеличивается число жаберных листков, но жабры на $m\chi r III$ все ещё отсутствуют. В дальнейшем в развитии дыхательного аппарата изменения носят постепенный, поступательный характер: по мере роста особи увеличиваются размеры жабр и число расположенных на них жаберных лепестков; после 3-4 линек жаберные лепестки приобретают уплощённую форму; число щетинок по краю скафогнатита увеличивается, и у взрослых особей они располагаются в несколько рядов; в передней части скафогнатита у взрослых особей щетинки промежуточного между хохлатыми и перистыми типа, заменяются сначала щетинками хохлато-зубчатыми, а затем зубчатого (с мелкими зубцами и сетулами) типа.

Таким образом, формирование специализированного дыхательного аппарата у *P. camtschaticus* происходит на стадии глаукотоз. На этой стадии присутствует большинство элементов, характерных для дыхательного аппарата взрослой особи, а дальнейшие изменения в строении дыхательного аппарата происходят постепенно и носят постепенный, поступательный характер.

***Pontastacus leptodactylus*.** Жабры речных раков принадлежат к типу трихобранхий. У *P. leptodactylus* имеется 11 пар артробранхий, 6 пар подобранхий, к которым прирастают эпиподиальные листки, 1 пара развитых и 3 пары редуцированных плевробранхий. Эпиподиальные листки играют важную роль в формировании токов воды в бранхиальной камере, разделяя ее на 7 отсеков V-образной формы, так же как и у широкопалого рака *A.*

astacus (рис. 4.31). Пять центральных отсеков имеют однотипный набор жабр (подобранхий и 2 артробранхия). В первом присутствует 1 подобранхий и 1 артробранхий, а в заднем - только 1 плевробранхий. Образованные эпиподиальными листками отсеки имеют изогнутую форму, обеспечивая эффективное использование пространства бронхиальной камеры. Вода в жаберную полость поступает через щелевидные пространства между коксоподитами максиллипед и переопод, а также между ними и краем бронхиостегита. В верхней части бронхиальной камеры эпиподиальные листки формируют дорзальный канал, по которому вода поступает в пребранхиальную камеру, в которой находится скафогнатит. Пребранхиальная камера образована стенкой тела, бронхиостегитом, эпиподитом и базальным члеником экзоподита $mxpI$, к ней примыкают также базальные части $mxpI$, mxI , $mxII$ и mnd .

На входе респираторных токов в бронхиальную камеру имеется фильтр из преимущественно хохлато-зубчатых щетинок, расположенных по краю бронхиостегита (рис. 4.40), на коксоподитах конечностей и на внешнем крае пластинок подобранхий.

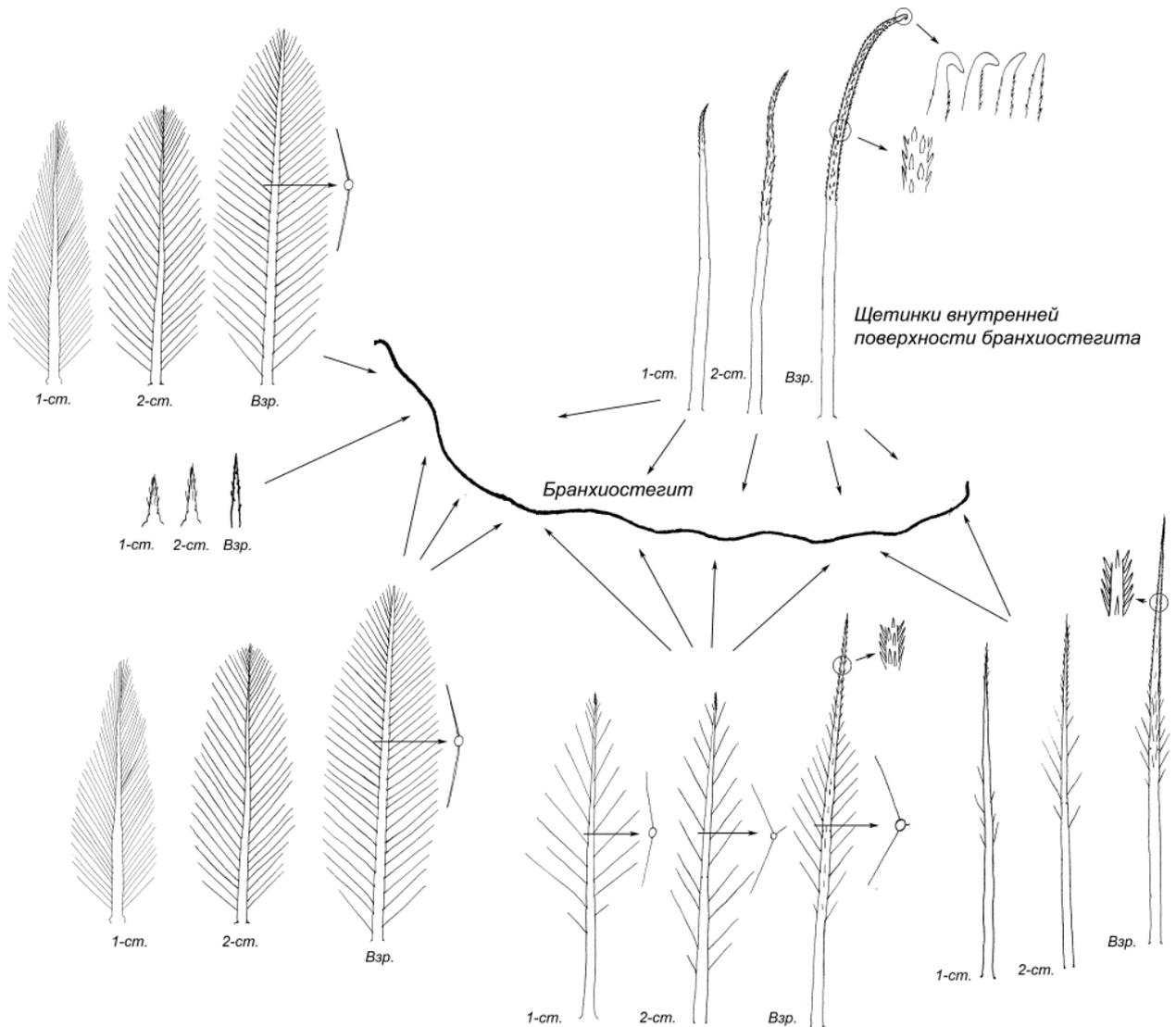


Рисунок – 4.40 Размещение щетинок на бранхиостегите длиннопалого рака *Pontastacus leptodactylus*.
1 ст. – первая стадия молодежи; 2-ст. – вторая стадия молодежи; взр. – взрослая особь

Щетинки зубчатого типа, располагающиеся на коксоподитах и в основании эпиподиальных листков, участвуют в его чистке. Груминг жаберного аппарата осуществляется за счет перемещения друг относительно друга специализированных щетинок и жабр. Это происходит в процессе движения конечностей, к которым они крепятся. Ведущую роль в чистке жабр играют пучки сетобранхий на коксоподитах $m\chi rIII$ и $rI-V$ (рис. 4.32 и 3.41 Г). В чистке внешней части жабр принимают участие, расположенные на внутренней поверхности бранхиостегита, щетинки композитного типа, многие из которых имеют крючкообразно загнутые вершины (рис. 4.40, 3.46 А). Кроме того, в груминге жаберного аппарата принимают участие мелкие крючковидные щетинки, располагающиеся на самых разных частях дыхательного аппарата рака и 4-6 крупных щетинок композитного типа на дистальной части скафогнатита (рис. 4.42.Б). При движении скафогнатита они перемещаются и очищают переднюю часть дорзального канала.

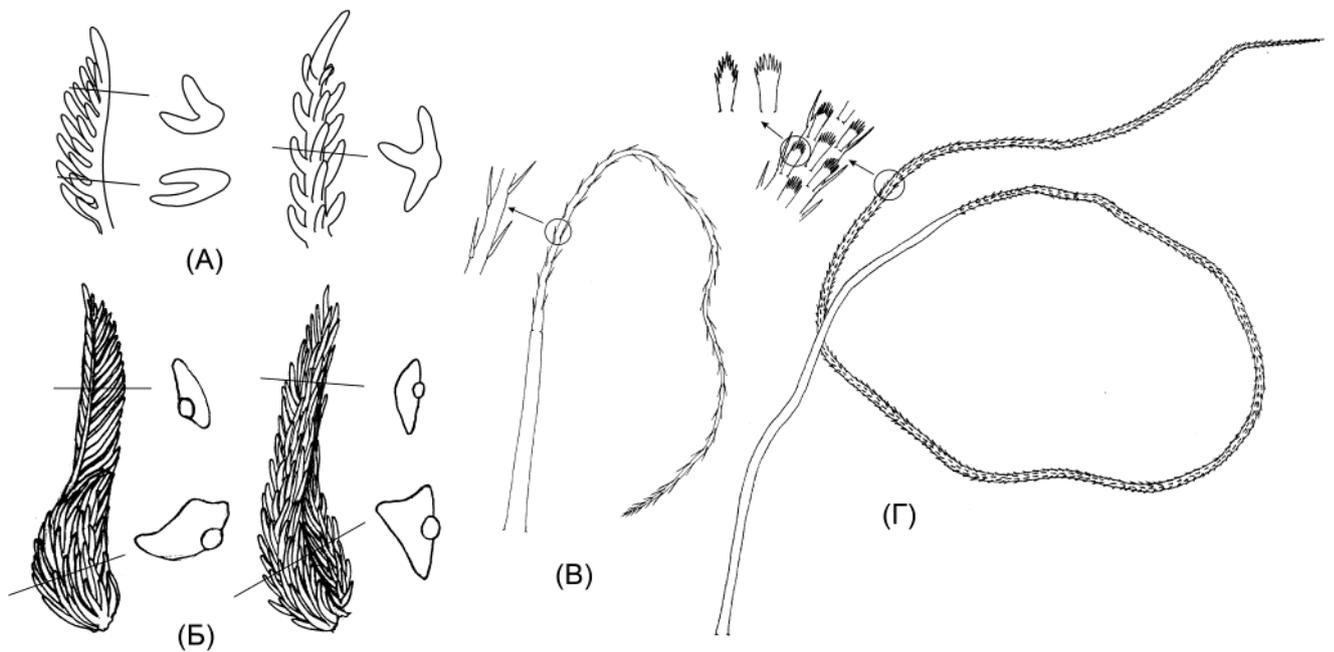


Рисунок – 4.41 Артробранхии (А, Б) и сетобранхии (В, Г) рака *Pontastacus leptodactylus*.

А – молодь первой стадии, В – молодь второй стадии; Б, Г – взрослая особь

После выхода из яйца молодь *P. leptodactylus* остаётся малоподвижной и удерживается за плеоподы самки. На первой стадии молодь не питается, а ее развитие происходит за счет запасов желтка, расположенного в головогрудь. Самка в этот период совершает активные колебательные движения плеоподами, осуществляя вентиляцию и улучшая тем самым снабжение молоди кислородом. Жаберный аппарат молоди функционирует сразу после вылупления. Через прозрачные покровы тела (бранхиостегит) можно наблюдать работу скафогнатита и создаваемые им токи воды через жаберную камеру. По краю скафогнатита располагается плотная кайма из щетинок промежуточного между хохлатыми и перистыми типа.

Длинные щетинки в дистальной части скафогнатита отсутствуют, а на их месте имеются зачатки, так называемые щетиночные предшественники [Thomas, 1973] (рис. 4.42 Б). Щетинки несут также участки конечностей, участвующих в образовании пребранхиальной камеры. Следует отметить, что на первой стадии части конечностей и тела молоди раков, не связанные с дыханием, несут лишь щетиночные предшественники или единичные щетинки. Жаберный аппарат на первой стадии присутствует в полном объёме. Эпиподiales листки подобранхией развиты и принимают участие в формировании токов воды в бронхиальной камере, но их форма несколько отличается от таковой у взрослых особей. На поверхности эпиподитов имеются короткие простые щетинки, большая часть которых у взрослых особей загнута. Число дыхательных нитей на жабрах меньше, чем у взрослых особей (рис. 4.41). Взаимное расположение элементов бронхиальной камеры друг относительно друга в целом соответствует таковому у взрослых особей. Имеются щетинки по краю и на внутренней поверхности бронхиостегита и щетинки в основании эпиподитов и на коксоподитах. Главными отличиями дыхательного аппарата молоди первой стадии от взрослых особей является полное отсутствие сетобранхий и щетинок на дистальной части скафогнатита (на их месте располагаются щетиночные предшественники).

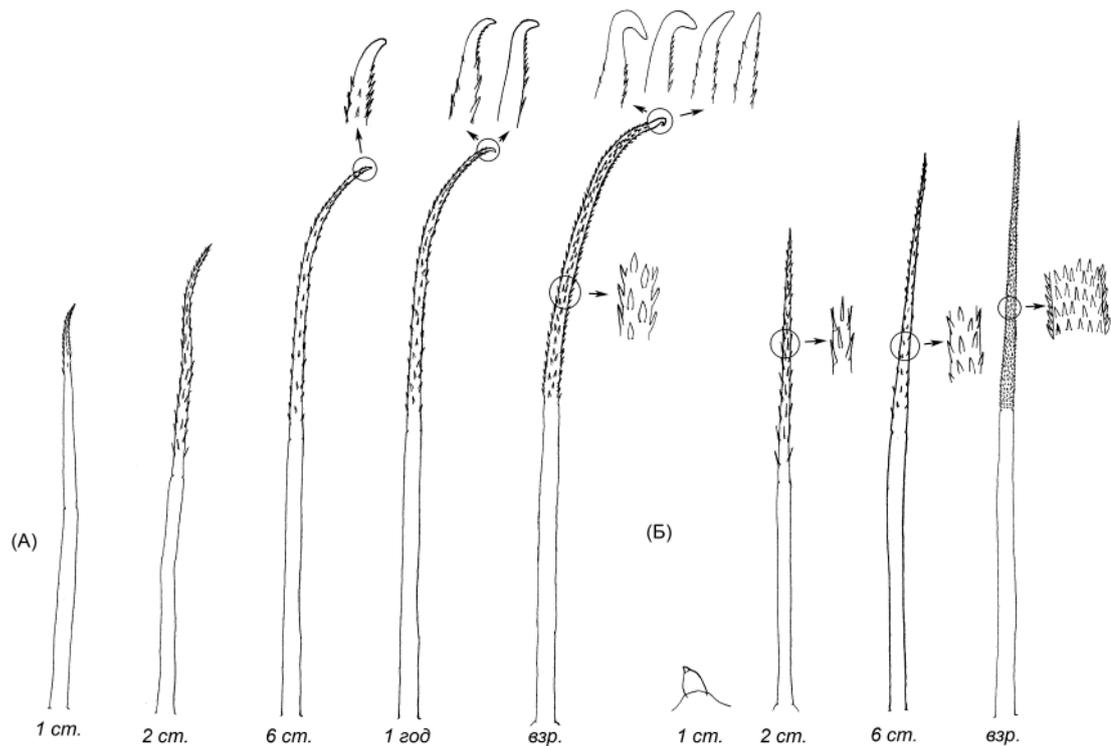


Рисунок – 4.42 Щетинки внутренней поверхности бронхиостегита (А) и дистального конца скафогнатита (Б) рака *Pontastacus leptodactylus*.

1 см. – первая стадия молоди; 2-см. – вторая стадия молоди; 6 см. – шестая стадия молоди; 1 год – молодь в возрасте одного года; взр. – взрослая особь

После первой линьки у молоди *P. leptodactylus* появляются сетобранхии и длинные щетинки на дистальном конце скафоognатита. С их появлением у особи присутствуют все элементы дыхательного аппарата, имеющиеся у взрослых особей. Дальнейшее его развитие носит постепенный, поступательный характер. Происходящие изменения проявляются в изменении формы и увеличении размера отдельных элементов, а также в изменении количества таких структур, как жаберные нити и щетинки различных типов. Например, количество дыхательных нитей на жабрах увеличивается в десять раз: с 700-800 на первой стадии до 7000-9000 у взрослых особей (рис. 4.43). Жабры окончательно приобретают форму, характерную для взрослых особей, после 7-8 линек. Вторичное вооружение щетинок становится более развитым, а на концах некоторых щетинок формируются крючки (рис. 4.40, 4.41, 4.42).

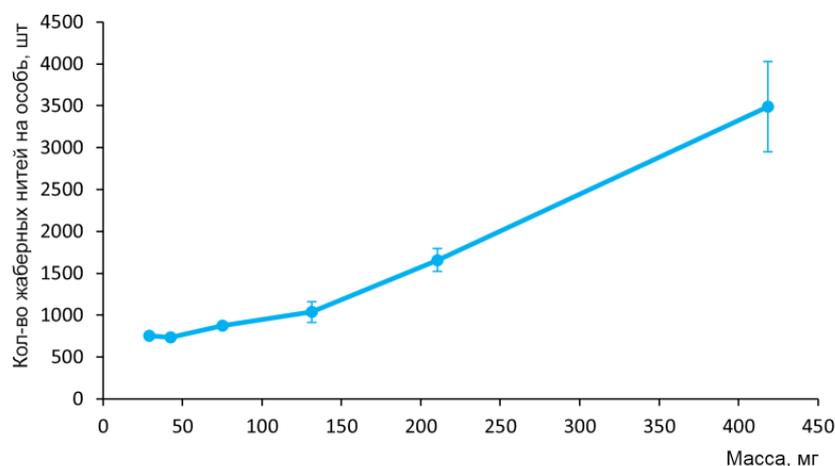


Рисунок – 4.43 Изменение количества дыхательных нитей на жабрах в процессе роста у рака *Pontastacus leptodactylus*

Наши исследования показали что, у молоди *P. leptodactylus* жаберный аппарат развит сразу после выхода из яйца. Однако главные элементы пассивного аппарата груминга жабр не развиты на этой стадии. Аппарат груминга жабр появляется на второй стадии, после чего изменения в морфологии дыхательного аппарата носят в целом постепенный, поступательный характер.

4.5. Общие закономерности изменения морфологии и функций конечностей и придатков тела десятиногих ракообразных в постэмбриональном онтогенезе

Деятельность морфофункциональных комплексов ротовых конечностей и переопод во многом определяет возможности десятиногих ракообразных по сбору и обработке пищевых объектов, передвижению, грумингу, механо- и хеморецепции. Таким образом, они фактически определяют характер взаимодействия особи с внешней средой. Существенное значение при этом имеют корреляции, или взаимозависимости в развитии частей, а следовательно, и

взаимосвязанные преобразования органов в онтогенезе [Шмальгаузен, 1939, 1983]. В процессе приспособления организма к меняющейся среде прежде всего видоизменяются те органы и части, которые имеют непосредственное отношение к изменяющимся факторам среды [Северцов, 1939]. Происходящие при этом в филогенезе взаимосвязанные преобразования органов И. И. Шмальгаузен [Шмальгаузен, 1969, 1983] определил в качестве координаций (биологических, топографических и динамических), которые также могут различаться по степени связанности элементов (более или менее прочные) и по направлению взаимных изменений: положительные и отрицательные.

Ротовые конечности формируют единый комплекс, внутри которого они жёстко связаны корреляциями. Следствием этого является высокий консерватизм в морфологии и наборе выполняемых функций, характерный для конечностей ротового комплекса десятиногих ракообразных. В филогенезе изменение в морфологии и функционировании одних конечностей сопровождается скоординированными изменениями других конечностей комплекса. При этом координации сильнее выражены между конечностями, расположенными ближе к ротовому отверстию, и ослабевают по мере удаления от него. Комплекс переопод, в сравнении с комплексом ротовых конечностей, является значительно более мозаичным, и координации между конечностями, входящими в комплекс переопод, выражены значительно слабее. В результате у десятиногих ракообразных под действием естественного отбора достаточно легко происходила специализация отдельных пар переопод для выполнения самых разнообразных функций от захвата пищевых объектов до груминга жаберного аппарата. При этом морфологические и функциональные изменения одних конечностей чаще всего не сопровождались кардинальными изменениями прочих переопод, что указывает на низкую степень координации между ними.

Многочисленность и разнообразие щетинок на конечностях десятиногих ракообразных свидетельствует о важном значении щетиночного вооружения для выполнении конечностями своих функций. Наиболее богатое и разнообразное щетиночное вооружение располагается на конечностях ротового комплекса [Schembri, 1982; Lavalli, Factor, 1992; Stemhuis et al., 1998; Johnston, 1999; Garm, Нøeg, 2000; Coelho et al., 2000; Garm, 2004a]. Полученные нами результаты подтвердили имеющиеся данные [Stemhuis et al., 1998; Coelho et al., 2000; Garm, Нøeg, 2001], что специализация ротовых конечностей в существенной степени достигается за счёт щетиночного вооружения. При этом наши исследования показали, что у большинства исследованных видов в размещении морфофункциональных участков на конечностях и в типах щетинок задействованных, для выполнения той или иной функции, имеется много общего. Наблюдаемые особенности щетиночного вооружения ротовых конечностей исследованных видов, по-видимому, отражают разницу в их питании. Например, преобладание различных

вариантов щетинок зубчатого типа у *M. rosenbergii* может говорить о склонности к хищничеству, ряды хохлато-зубчатых щетинок на mxpIII креветки *P. vannamei* являются инструментом фильтрационного питания, мощные зубцы и наличие остроконечных щетинок на mxpIII – о существенной доли твёрдой или требующей разрывания пищи. Вместе с тем морфология конечностей ротового комплекса, их щетиночное вооружение и характер движений, связанных с обработкой пищи, у десятиногих ракообразных в целом выглядят достаточно консервативными в сравнении с морфологическими модификациями, наблюдаемыми у первых пар переопод или структур, связанных с грумингом жабр. Одна из причин этого сходные пищевые стратегии исследованных видов. Они отдают предпочтение животному компоненту, который в естественных условиях чаще всего представлен различными бентосными беспозвоночными [Ковачева, 2008; Хофштэттер, 2008; Кулеш, 2010; Борисов и др., 2013; Schroeder, 1983; Tidwell et al., 1995]. Кроме того, в рацион часто входит высокий процент детрита [Хофштэттер, 2008; Борисов и др., 2013; Schroeder, 1983].

В сравнении с комплексом ротовых конечностей щетиночное вооружение переопод не столь богато и разнообразно. Кроме того, с увеличением размера особи роль щетиночного вооружения на переоподах снижается, и на некоторых конечностях крупных видов (особенно на клешнях) щетинки продолжают выполнять лишь сенсорные функции. Это можно связать с увеличением размера объектов, с которыми взаимодействуют конечности. При этом конечности, участвующие в груминге, сохраняют щетиночное вооружение, поскольку их щетинки даже с увеличением размера особи продолжают взаимодействовать с микроскопическими объектами, вызывающими загрязнение.

Щетинки играют важную роль в груминге жаберного аппарата как в случае пассивного, так и активного типов аппаратов груминга. При этом по нашим данным наибольшее распространение имеют при пассивных вариантах груминга щетинки композитного типа (с характерными пальцевидными сетулами), а при активном - щетинки зубчатого типа. Фильтр на входе дыхательных токов чаще всего представлен хохлатыми и хохлато-зубчатыми щетинками и лучше развит у видов с пассивной системой груминга жабр. Следует отметить большое разнообразие систем груминга у десятиногих ракообразных, формирование которых происходило независимо. Так, у изученных нами видов имеется пять вариантов систем груминга независимого происхождения.

Изменения в морфологии дыхательного аппарата обоих изученных нами видов носят как постепенный (поступательный), так и, в определённые моменты, ступенчатый характер. Более чётко различия в динамике развития выражены у *P. camtschaticus*, в раннем онтогенезе которого хорошо выражены метаморфозы [Борисов, 2006а]. Сформированный жаберный аппарат у *P. camtschaticus* появляется на стадии глаукотоэ (декаподита). Такие структуры, как

жабры, полностью развитый скафогнатит и модифицированная для чистки жабр пятая пара переопод, появляются непосредственно после линьки со стадии зоза IV на стадию глаукотоэ. Таким образом, у *P. camtschaticus* в этот момент происходит ступенчатый переход от одного типа дыхательного аппарата к другому. Это хорошо согласуется с тем набором анатомических и физиологических изменений, которым сопровождается переход со стадии зоза на стадию глаукотоэ. Развитие дыхательного аппарата *P. camtschaticus* по окончании личиночного периода не сопровождается резкими изменениями в строении. Увеличение количества функциональных элементов в целом носит постепенный, поступательный характер, хотя и происходит ступенчато (дискретно) во время линьки особи, как и любые другие морфологические изменения. У молоди *P. leptodactylus* жаберный аппарат развит и функционирует сразу после выхода из яйца [Борисов, 2001]. Однако главные элементы аппарата пассивного груминга жабр (специализированные щетинки) появляются только после первой линьки. Дальнейшие изменения дыхательного аппарата могут быть рассмотрены как постепенные, поступательные. Происходящие в постларвальном онтогенезе изменения дыхательного аппарата обоих видов направлены на компенсацию увеличивающихся потребностей особи в связи с ее ростом и выражаются в увеличении количества дыхательных элементов (жаберных нитей или листков) и щетинок, задействованных в процессе груминга. Кроме того, происходят незначительные изменения в морфологии элементов дыхательного аппарата, результатом которых является увеличение эффективности его функционирования.

Обычно считается, что у десятиногих ракообразных основные изменения в морфологии происходят в раннем постэмбриональном онтогенезе особи - в период личиночного развития [Anger, 2001]. Однако нами было установлено, что изменения щетиночного вооружения происходят в онтогенезе десятиногих ракообразных и после окончания личиночного периода [Борисов, 2015; Борисов, 2016]. Однако они носят не скачкообразный (ступенчатый), как при переходе с одной личиночной стадии на другую, а постепенный, поступательный характер. Количество щетинок, характер их вторичного вооружения с каждой последующей линькой меняются незначительно, но происходящие изменения постепенно накапливаются. Эти изменения у десятиногих ракообразных в большинстве случаев не связаны непосредственно с изменениями в характере питания или образе жизни, а являются следствием значительного изменения размера тела особи в процессе онтогенеза. Основные наблюдаемые тенденции в изменении щетиночного вооружения конечностей связаны с увеличением количества щетинок, уменьшением их относительной длины, формированием плотных групп щетинок.

Уменьшение длины щетинок относительно размера тела особи, происходит не потому, что существует ограничение на их физический размер. Это подтверждает наличие у ряда видов

крупных щетинок. Например, длина сетобранхией, которые участвуют в чистке жабр от загрязнений, у речных раков достигает 1-2 см [Thomas, 1970; Bauer, 1989; Batang, Suzuki, 2000]. Уменьшение длины щетинок относительно тела особи происходит наиболее быстро у ранней молоди при длине/ширине карапакса менее 10 мм. Высказывалось предположение [Loya-Javellana, Fielder, 1997], что щетинки $m\chi r III$ используются ранней молодью для фильтрационного питания. Экзоподиты максиллипод создают ток воды, проходящий между максиллиподами, которыми особь захватывает пищевые частицы. Такой способ питания совмещает элементы фильтрационного и грасперного типов и наблюдался нами у молоди речных раков [Борисов, 2001, 2003]. По мере отказа от данного типа питания размер щетинок уменьшается. Однако данный факт полностью объясняет обнаруженную нами тенденцию. Дело в том, что некоторые щетинки ротовых конечностей, не имеющие отношения к фильтрации, испытывают сходные трансформации. По нашему мнению, уменьшение размера щетинок коррелирует с увеличением их количества и связано с изменением в функционировании щетиночного вооружения. У ранней молоди в качестве функциональной единицы можно рассматривать отдельные щетинки и расположенные на них сетулы и зубчики. По мере увеличения размера особи эффективность функционирования единичных щетинок для выполнения большинства функций снижается. Для компенсации этой проблемы происходит увеличение количества и образование плотных групп щетинок. В результате у крупных особей в качестве функциональных единиц следует рассматривать группы щетинок, собранные в пучки, ряды, поверхности и т.д.

Скорость увеличения количества щетинок во многом зависит от формы образованных ими групп. Количество щетинок, сгруппированных в поверхности, возрастает закономерно быстрее, чем количество щетинок, которые располагаются в ряд. По мере увеличения роли групп щетинок происходят изменения во вторичном вооружении щетинок. В качестве отдельного типа структур могут рассматриваться остроконечные щетинки на дактилоподите $m\chi r II$ (Astacidea, Lithodidae, Brachyura) и базиподите $m\chi I$, чистящие щетинки на скафогнатите у *C. quadricarinatus*. Эти щетинки на всем протяжении жизненного цикла особи функционируют как отдельные морфологические элементы.

Собранные нами данные позволили составить последовательность морфологических структур, которые можно рассматривать в качестве отдельных функциональных единиц: группы сетул и зубчиков на поверхности кутикулы тела; отдельные щетинки и расположенные на них сетулы и зубчики; группы щетинок и расположенные на них сетулы и зубчики; группы щетинок; конечности, лишённые щетинок. Данная последовательность, по нашим наблюдениям, коррелирует с размером особи. Хотя у одной особи одновременно могут присутствовать разные типы таких структур, но по мере её роста прослеживается тенденция к

их последовательной смене. Так, у изученных нами видов переход между двумя типами функциональных единиц (отдельные щетинки – группы щетинок) происходит при достижении особью размера около 10 мм по длине карапакса (у креветок и раков) или ширине карапакса (у крабоидов и крабов).

Важную роль в специализации щетинок играет их вторичное вооружение, представленное различного рода сетулами и зубчиками. При этом подобные образования не обязательно должны располагаться на поверхности щетинок. У сравнительно небольших по размеру амфипод непосредственно на поверхности конечностей имеются образования, очень похожие на зубцы и зубчатые сетулы десятиногих ракообразных [Holmquist, 1982]. Они играют важную функциональную роль, в том числе при груминге. Небольшие листовидные и нитевидные сетулы наблюдались нами у личинок и ранней молоди *P. camtschaticus* [Борисов, 2016]. На некоторых участках тела взрослых особей десятиногих ракообразных, например на поверхности лабрума, также были отмечены подобные образования [Garm, Watling, 2013]. У взрослых особей *M. rosenbergii* и *C. quadricarinatus* большая часть щетинок собрана в группы, но при этом сетулы и зубчики на их поверхности продолжают играть важную функциональную роль. В процессе роста особи происходят и изменения во вторичном вооружении щетинок. Количество зубцов и сетул на поверхности щетинок в большинстве случаев значительно увеличивается, часто наблюдается укорачивание и специализация вторичного вооружения. *P. camtschaticus* – один из самых крупных представителей ракообразных. Как показали наши исследования, у этого вида вторичное вооружение щетинок вначале становится более специализированным за счёт укорачивания сетул и увеличения их числа, а затем, напротив, наблюдается деградация или полная утрата некоторыми щетинками сетул и зубчиков. Эти процессы сопровождаются концентрацией щетинок в плотные, местами чётко обособленные группы. Эти группы щетинок как будто заменяют единичные щетинки, располагавшиеся на этих местах у ранней молоди (прил. 11-12).

Наблюдаемая тенденция к укорачиванию и/или исчезновению сетул у *P. camtschaticus* и замена щетинок одного типа другим, наблюдавшаяся у *P. vannamei*, *M. rosenbergii* и *P. camtschaticus*, подтверждают предположение [Garm, 2004a], что большая часть типов вторичного вооружения щетинок является гомологичными образованиями, а их различные варианты являются следствием специализации для выполнения различных механических функций. Полученный нами результат также продемонстрировал, что существующие классификации щетинок, и в том числе использованная нами, не отражают историю происхождения и развития щетинок. Об этом свидетельствует трансформация щетинок из одного типа в другой. Вместе с тем следует отметить, что использованная нами классификация

подходит для описания внешнего вида щетинок, который, в свою очередь, хорошо коррелирует с выполняемыми ими функциями.

Ещё одним интересным следствием крупных размеров взрослых особей десятиногих ракообразных является наличие большого числа различных морфологических образований на карапаксе и конечностях особей (бугорков, шипов, щетинок и т.д.). Как продемонстрировали наши исследования, проведенные на *C. opilio* и *P. camtschaticus* [Пат. RU 2520035C1], и работы ряда других авторов [MacDiarmid et al., 2005; Gosselin et al., 2007; Oka et al., 2013], изменчивость в количестве и взаимном расположении этих элементов является достаточной для проведения индивидуальной идентификации особей. Кроме того, наши исследования продемонстрировали, что характерные индивидуальные сочетания у взрослых особей десятиногих ракообразных остаются практически неизменными и после линьки. Это позволяет использовать найденные подходы для идентификации особей в экспериментах и аквакультуре. Это особенно важно, поскольку обычные, не инвазивные, метки утрачиваются вместе со старыми покровами особей.

ГЛАВА 5. ОКРАСКА ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЕ В ПРОЦЕССЕ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА

У десятиногих ракообразных криптическая функция окраски имеет широкое распространение. Камуфляжная окраска тела позволяет скрываться от хищников, а хищнику – остаться незамеченным, при этом некоторые виды ракообразных способны менять интенсивность окраски тела, адаптируя ее к окружающей их среде [Bauer, 1981a; Vestheim, Kaartvedt, 2006; Tume et al., 2009; Parisenti et al., 2011a; Wade et al., 2012, Ertl et al., 2013]. Ещё одним вариантом маскировки является сочетание прозрачных и окрашенных участков тела. Такая окраска “разрушает” контур тела и делает особь менее заметной для хищников [Carvalho, et al., 2006; Tume, et al., 2009]. Многие виды ракообразных и их личинки, обитающие в тоще воды, бывают прозрачны [Johnsen, 2001; Carvalho et al., 2006] или, подобно рыбам, используют зеркальные поверхности [Johnsen, Sosik, 2003]. Окраска тела может выполнять не только криптическую, но и другие важные функции, такие как внутривидовая сигнализация, апосематическая сигнализация, терморегуляция, защита от ультрафиолетового излучения [Morgan, Christ, 1996; Miner et al., 2000; Kim et al., 2000; McNamara, Milograna, 2015].

Окраска десятиногих ракообразных преимущественно формируются за счет специализированных клеток, содержащих пигменты – хроматофоров. Они чаще всего располагаются в гиподерме, но могут также находиться и в других отделах. Хроматофоры десятиногих ракообразных - относительно крупные, с многочисленными ответвлениями образования, часто они могут быть многоядерными. У разных видов и даже особей, обитающих в неодинаковых условиях или находящихся на различных стадиях онтогенетического развития, наборы имеющихся пигментов могут отличаться [Макаров, 2004]. Пигменты могут быть желтыми, красными, оранжевыми, черными, белыми, светоотражающими, дихроматическими [Макаров, 2004; Wear, 1968; McNamara, Moreyга, 1983; McNamara, Milograna, 2015]. Расположение гранул пигмента в хроматофорах может меняться. При концентрации гранул пигмента в центре хроматофоров окраска особи бледнеет, а при перераспределении по многочисленным отросткам, напротив, достигается максимальная интенсивность окраски. Хроматофоры часто сгруппированы в многоклеточные структуры, для обозначения которых в некоторых случаях используют термин хроматосома [Flores, Chien, 2011; McNamara, Milograna, 2015]. У ракообразных с толстой кальцифицированной кутикулой, как, например, *Homarus americanus*, пигменты

располагаются непосредственно в кутикуле, в результате чего особь становится не способной к быстрому изменению окраски [Tlusty et al., 2009].

Наиболее распространённым пигментом у десятиногих ракообразных является каротиноид астаксантин. Он имеет красный цвет и может присутствовать в организме в «свободной» (неэтерифицированной) или этерифицированной (в виде моно- или диэфира) формах [Tume et al., 2009]. Однако далеко не все виды десятиногих ракообразных бывают окрашены в красный цвет. Особи многих из них имеют окраску, в которой преобладают зеленые и синие оттенки. Эта окраска формируется за счет взаимодействия белка краустацианина и свободного астаксантина. Образующийся в результате их взаимодействия каротино-протеиновый комплекс и даёт различные варианты зелёной и синей окраски у десятиногих ракообразных [Wade et al., 2012]. При нагревании происходит разрушение данного комплекса, а высвободившийся астаксантин имеет ярко-красный цвет [Cianci et al., 2002; Helliwell, 2010]. Этот процесс и является причиной хорошо всем знакомого изменения цвета раков и креветок в процессе варки. Белок краустацианин широко распространён среди Malacostraca, а его появление в эволюции, по-видимому, существенно способствовало успеху группы [Wade et al., 2009].

Несмотря на широкое распространение, сами ракообразные не способны вырабатывать астаксантин и получают его из кормовых объектов [Latscha, 1989; Tlusty et al., 2009]. Однако окраска особей зависит не только от количества поступающего с кормом астаксантина. Проведённые исследования с выращиваемыми в аквакультуре креветками *Penaeus monodon* и *Penaeus vannamei* показали, что на окраску особей влияет цвет емкостей, в которых они содержатся [Tume et al., 2009; Parisenti et al., 2011a; Wade et al., 2012, Ertl et al., 2013]. Изменение окраски креветок при смене условий среды происходило в том числе и за счёт перераспределения гранул пигмента в хроматофорах.

Регуляция окраски у ракообразных осуществляется гормонами, в синтезе которых принимает участие синусовая железа, находящаяся в глазном стебельке [Браун, 1978; Carlisle, Knowles, 1959; Rao, 1985; Rao, 2001; McNamara, Milograna, 2015]. На деятельность этой железы, в свою очередь, оказывает влияние информация, получаемая органами зрения.

Исследование окраски десятиногих ракообразных и механизмов её регулирования имеет и важное практическое значение. Стоимость продукции во многом зависит от интенсивности окраски как живых, так и прошедших термическую обработку особей [Fujii et al., 2010; Parisenti et al., 2011b]. Актуальным трендом современной аквакультуры является производство органических продуктов. В этой связи особенно важным является создание технологий, использующих естественные механизмы регулирования окраски для

повышения привлекательности конечного продукта. Имеющиеся на сегодняшний день работы, в которых выполнено комплексное исследование вопроса формирования окраски у взрослых особей видов – объектов аквакультуры [O'Halloran, 1990; Tume et al., 2009; Plusty et al., 2009; Parisenti et al., 2011a; Wade et al., 2012, Ertl et al., 2013], затрагивают далеко не все даже наиболее активно культивируемые виды. Например, креветка *M. rosenbergii* является важным объектом аквакультуры [Ковачева, 2006, 2008; Ковачева и др. 2015; New, 1982; 2002; New et. al., 2010], но подробных исследований процессов формирования окраски у этого вида выполнено не было.

Если исследованию окраски у взрослых десятиногих ракообразных посвящено достаточно много работ, то окраска личинок все еще остаётся слабоизученной, а большинство имеющихся данных относится к личинкам подотрядов Caridea и Brachyura [Wear, 1970; MacNamara, Moreyra, 1983; Morgan, Christ, 1996; Miner et al., 2000 и др.], тогда как для Anomura работы с подробным описанием окраски личинок отсутствуют. Это связано с тем, что морфологические описания личинок чаще всего проводятся на фиксированном, утратившем естественную окраску материале, хотя расположение и число хроматофоров у личинок десятиногих ракообразных является видоспецифичным [Wear, 1970]. Еще реже темой исследования становятся закономерности изменения окраски у личинок в зависимости от условий среды и изменение окраски в онтогенезе особи [Herring, 1996]. Всё ещё остается до конца не выясненным значение хроматофоров для планктонных стадий развития десятиногих ракообразных. Предполагается, что светоотражающие пигменты хроматофоров защищают особь, экранируя ультрафиолетовое излучение [Miner et al., 2000]. При этом яркоокрашенные формы, по сравнению с прозрачными, оказываются более устойчивы к воздействию солнечной радиации [Morgan, Christ, 1996]. Другими возможными функциями могут являться терморегуляция и маскировка личинок [Miner et al., 2000]. Эти сведения являются очень важными для понимания онтогенетических процессов, происходящих в жизненном цикле вида, поскольку окраска, как ни один другой внешний признак, зависит от условий, в которых обитает организм. Часто криптические виды имеют сходную морфологию, но существенно отличаются окраской. Примером таких видов в дальневосточных морях России являются представители Anomura: крабоиды *P. camtschaticus* и *P. platypus* (Brandt, 1850). Морфология, поведение и онтогенетическое развитие у этих видов очень близки, а их ареалы в значительной степени перекрываются [Виноградов, 1946; Слизкин, Сафронов, 2000].

Учитывая огромное разнообразие структур, пигментов, сложных способов регуляции окраски десятиногих ракообразных, мы не ставили своей целью охватить весь

объем данного материала. В своей работе мы сосредоточили внимание на исследовании особенностей функционирования окраски у ранних стадий десятиногих ракообразных, её изменения в онтогенезе особи и возможности регулирования окраски взрослых особей десятиногих ракообразных в условиях аквакультуры. Для этого выполнено исследование окраски взрослых особей креветки *M. rosenbergii*, раков *C. quadricarinatus*, ранних стадий онтогенеза крабидов *P. camtschaticus*, *P. platypus* и креветки *M. rosenbergii*.

5.1. Окраска молодежи и взрослых особей

У молодежи *M. rosenbergii* на карапаксе располагаются продольные нерегулярные зеленовато-синие или коричневые полосы (рис. 5.1 А). Взрослые особи имеют зеленоватую с синим оттенком или коричневатую-серую окраску (рис. 5.1 Б). Конец рострума часто красного цвета. Клешни крупных самцов интенсивного синего цвета (рис. 5.1 Б). Окраска креветок *Macrobrachium rosenbergii* позволяет прятаться от хищников и охотиться из засады, защищает от воздействия ультрафиолета, несёт важную информацию при выборе полового партнёра и внутригрупповых взаимодействиях [New, 2002].

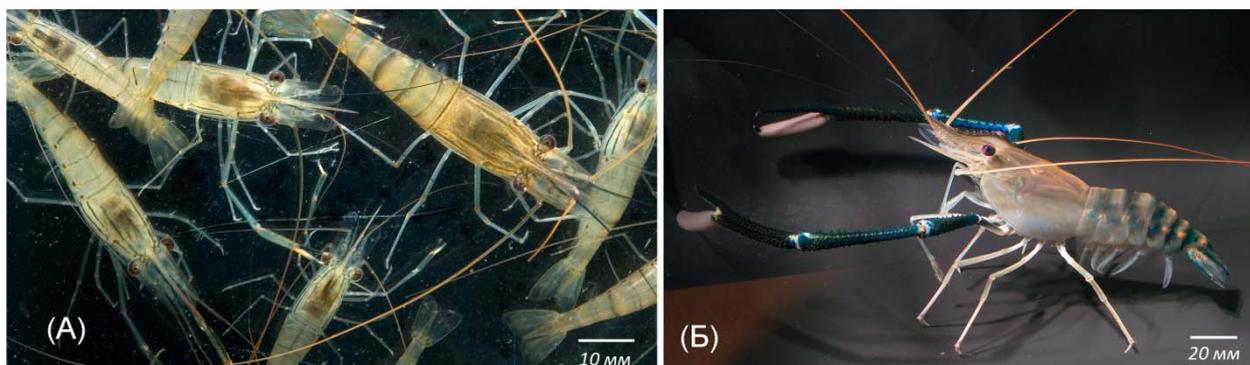


Рисунок 5.1 – Окраска тела у *Macrobrachium rosenbergii*: А – самец; Б – молодь

В результате проведённых нами исследований у *M. rosenbergii* было обнаружено большое разнообразие структур, отвечающих за формирование окраски тела у молодежи и взрослых особей (рис. 5.2).

Красные хроматофоры - самый многочисленный тип хроматофоров у *M. rosenbergii*. Хроматофоры этого типа располагаются в гиподерме по всей поверхности абдомена и на значительной части поверхности карапакса и конечностей (рис. 5.2). Красная окраска хроматофоров создаётся за счёт присутствия пигмента астаксантина [Макаров, 2004; Plusty et al., 2009]. Пигмент может быть сконцентрирован в центре или распределён по сложной сети тончайших отростков хроматофоров. При изменении внешних условий наблюдается перераспределение пигмента в хроматофоре. Например, после смены цвета ёмкости содержания существенные изменения в его распределении

становятся заметны уже через несколько минут, но для полного «раскрытия» или «сжатия» хроматофоров может потребоваться несколько часов. В результате термической обработки форма и цвет красных хроматофоров не меняются (рис. 5.3).

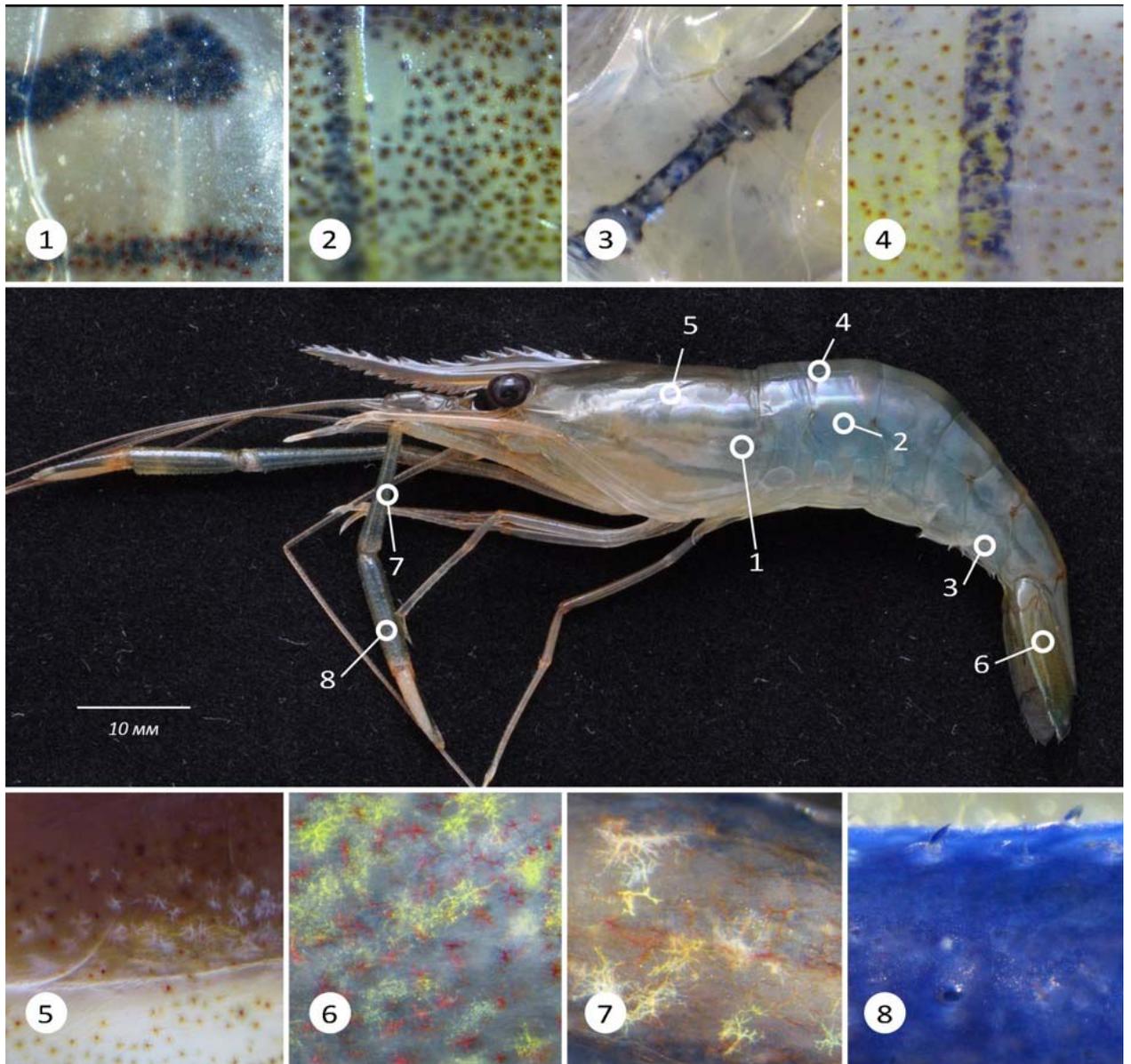


Рисунок 5.2 – Разнообразие структур, отвечающих за формирование окраски креветки *Macrobrachium rosenbergii*: окрашенные в синий цвет участки гиподермы и красные хроматофоры на карапаксе (1) и абдомене (2); окрашенные в синий цвет нервная цепочка (3) и кишечник (4); белые хроматофоры на поверхности желудка (5); желтые и красные хроматофоры на уропode (6); желтые, белые и красные хроматофоры на переопode II (7); окрашенная кутикула переопода II (8)

Окрашивающаяся в синий цвет гиподерма является основным фактором, формирующим окраску особи. Локализация участков гиподермы, способных окрашиваться в синий цвет, как правило, соответствует положению красных хроматофоров (рис. 5.2.1). Эти участки гиподермы могут из полупрозрачных становиться синими и наоборот. Участки, окрашенные в синий цвет, после термической обработки

становятся ярко-красными (рис. 5.3). По-видимому, их окраску обеспечивает каротино-протеиновый комплекс белка краустианина и астаксантина, который распадается при нагреве.

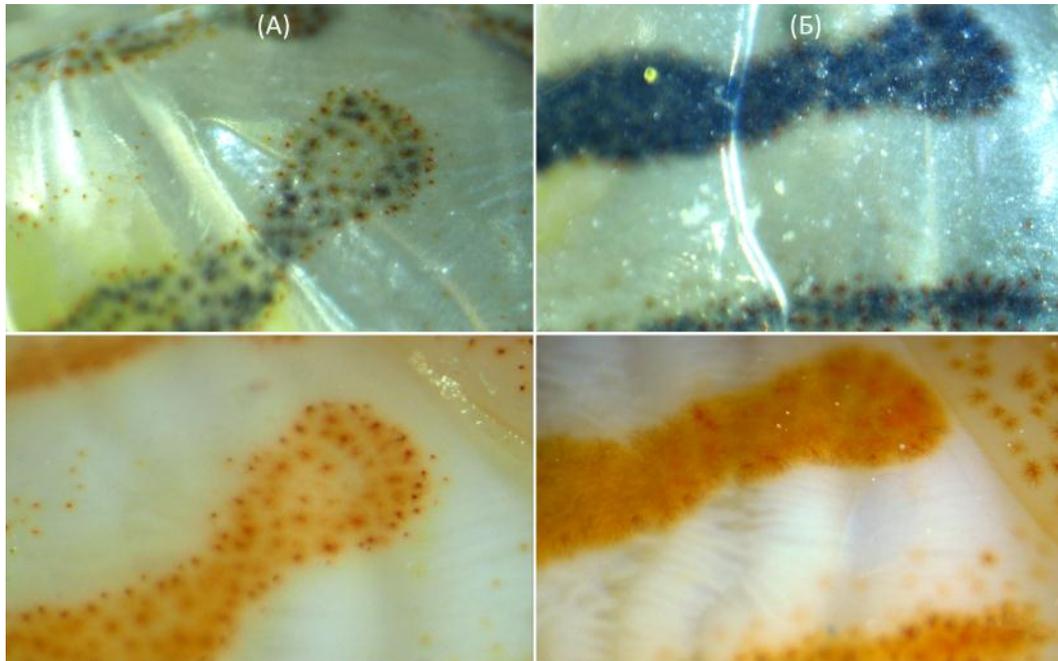


Рисунок 5.3 – Участок карапакса креветки *Macrobrachium rosenbergii* с красными хроматофорами и участками гиподермы, окрашенными в синий цвет, до и после термической обработки:

А – особь из белой емкости; Б – особь из черной емкости

Окрашенные в синий цвет участки кутикулы. Этот тип формирования окраски выражен в первую очередь на наиболее толстых и плотных участках покровов, пигменты располагаются непосредственно в кутикуле и в клетках гиподермы под ней. У *M. rosenbergii* примером данного типа формирования окраски может служить вторая пара перопод с мощными кешнями (рис. 5.2.8). По мере роста особи вклад пигментов, локализованных в кутикуле, в окраску особи постепенно увеличивается. Покровы первых стадий молоди практически полностью прозрачные. У взрослых особей за счёт расположенных в кутикуле пигментов окрашены вторая пара клешен, хвостовой веер, дорсальная часть карапакса и абдомена. Их окраска сохраняется на соответствующих участках экзuvia (рис. 5.4 А), а в результате термического воздействия они краснеют (рис. 5.4 Б). Это говорит о том, что их окраска обеспечивается присутствием комплекса краустианина и астаксантина. Следствием локализации в пигментов в кутикуле является невозможность быстрого изменения окраски особи. Однако окраска особи может подвергаться модификации в соответствии с условиями содержания в период линьки, когда происходит формирование новых покровов.

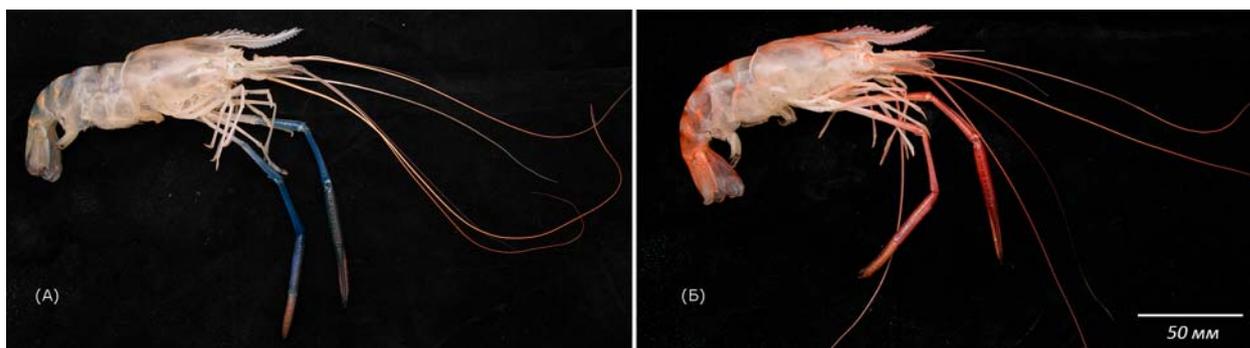


Рисунок 5.4 – Окраска личиночного экзuvia взрослой особи креветки *Macrobrachium rosenbergii* до (А) и после термической обработки (Б)

Окраска кишечника и брюшной нервной цепочки. Окрашенные в синий цвет брюшная нервная цепочка (рис. 5.2.3) и кишечник (рис. 5.2.4) особенно хорошо видны у молоди. Окраску этих органов формируют клетки, напоминающими по форме хроматофоры гиподермы. По-видимому, интенсивность окраски нервной цепочки и кишечника не зависит от цвета ёмкости содержания, но, возможно, зависит от интенсивности освещения. После термической обработки окрашенные участки органов краснеют, что указывает на наличие в них комплекса каротиноидов и астаксантина. Сходные окрашенные в синий цвет включения могут наблюдаться у некоторых особей в мышечной ткани. У молоди окраска брюшной нервной цепочки и кишечника нарушает прозрачность тела и отчасти демаскирует особь. Это свидетельствует о её важности, и можно предположить, что основной её функцией является защита внутренних органов от воздействия солнечной радиации. Сходную окраску, защищающую нервную систему и внутренние органы от воздействия ультрафиолета, формируют меланофоры и гуанофоры у личинок рыб [Микулин, 2000]. Для ракообразных в качестве защиты от ультрафиолета указываются хроматофоры с различными пигментами, в том числе содержащими комплекс каротиноидов и астаксантина [Tlustý et al., 2009; Fuhrmann et al., 2011].

Жёлтые и белые хроматофоры. Этот тип хроматофоров содержит отражающие свет пигменты жёлтого (рис. 5.2.6) или белого цвета (рис. 5.2.5). Возможно, это пигменты птеридинового типа, присутствие которых отмечено у десятиногих ракообразных [Макаров, 2004; Palmer et al., 2018]. Пигмент в хроматофорах на ярком свете перераспределяется по многочисленным отросткам, а в темноте концентрируется к центру. Жёлтые хроматофоры многочисленны на уropодах. Сквозь полупрозрачные покровы карапакса на поверхности желудка хорошо видны белые хроматофоры (рис. 5.2.5). Оба типа хроматофоров отмечены на конечностях креветок (рис. 5.2.7).

У молоди *M. rosenbergii* основной вклад в изменение окраски вносят участки гиподермы, способные окрашиваться в синий цвет. В выполненных экспериментах у

молодых особей креветки, содержащихся длительное время в белых ёмкостях, площадь окрашенных участков гиподермы значительно сокращалась, а пигментные гранулы красного пигмента в хроматофорах концентрировались в центре (рис. 5.3 А). После помещения особей в ёмкости чёрного цвета при ярком освещении происходило перераспределение пигмента в хроматофорах и постепенное увеличение интенсивности окраски и площади участков гиподермы, окрашенных в синий цвет (рис. 5.3 Б). Отсутствие окраски участков гиподермы (в том числе после термической обработки) у особей, содержащихся на белой подложке (рис. 5.4 А), свидетельствует об отсутствии в них в этот момент астаксантина.

Влияние цвета ёмкости содержания на окраску креветок *M. rosenbergii* (эксперимент 5.1). Особи, содержащиеся в течение 40 дней в белой и чёрной ёмкостях, имели статистически значимые отличия в окраске по сравнению с началом эксперимента. После длительного пребывания в ёмкости белого цвета креветки стали светлее ($L - 55 \pm 7$). Окраска особей выглядела тусклой, практически бесцветной, с небольшим буровато-зелёным и/или голубоватым оттенком (рис. 5.5, 5.6). Креветки, которых содержали в чёрной ёмкости, за время эксперимента, напротив, приобрели насыщенную тёмную окраску ($L - 19 \pm 4$) с преобладанием синего и зеленовато-коричневого тонов (рис. 5.5, 5.6). После термической обработки креветки, содержащиеся в чёрной ёмкости, имели насыщенный красный цвет, а особи из белой ёмкости стали практически белыми со слабым розовым оттенком на отдельных участках тела (рис. 5.5, 5.6).



Рисунок 5.5 – Молодь креветки *Macrobrachium rosenbergii* до и после термической обработки:
А – из черной емкости; Б – из белой емкости

Аналогичные нашим результаты о влиянии цвета дна выростных емкостей на окраску были получены при проведении экспериментов по культивированию креветок

Penaeus monodon и *Penaeus vannamei* [Tume et al., 2009; Parisenti et al., 2011a; Wade et al., 2012].

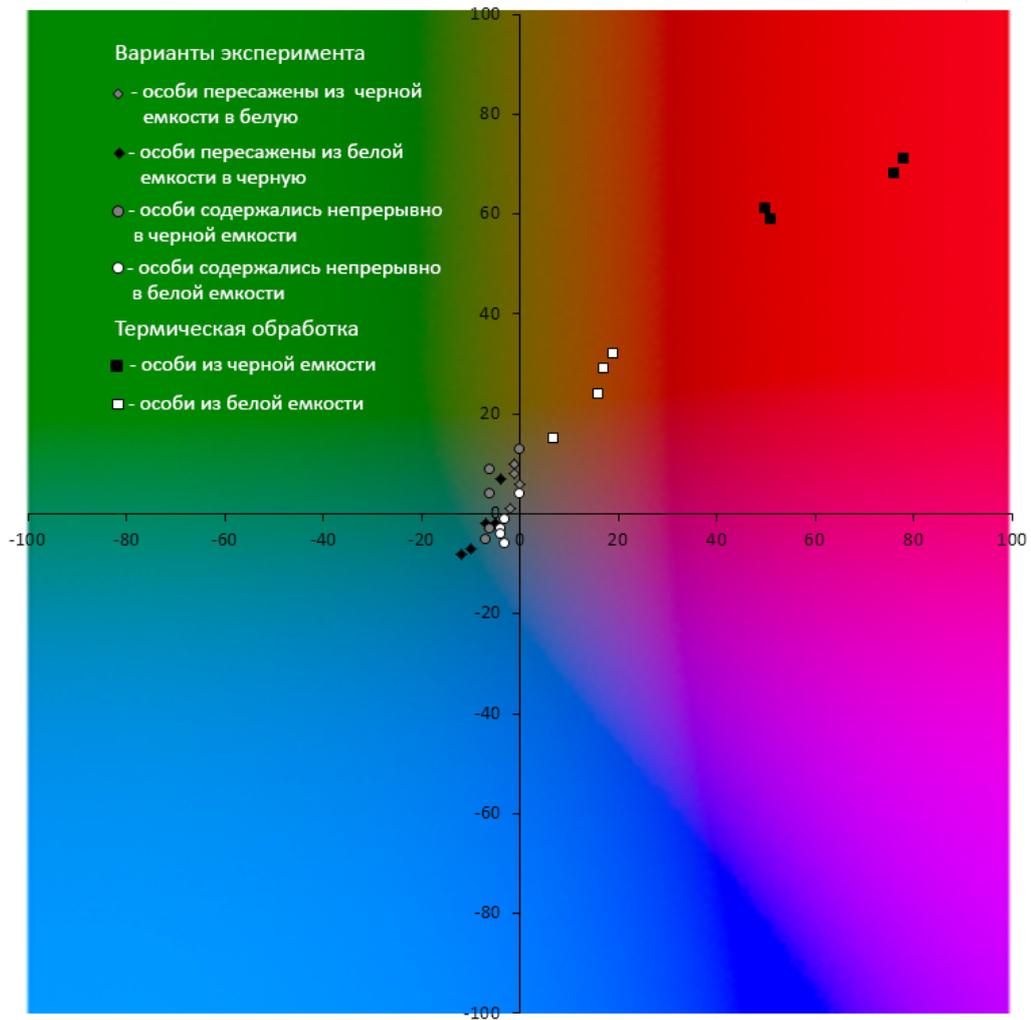


Рисунок 5.6 – Цветовые показатели окраски креветки *Macrobrachium rosenbergii* в цветовом пространстве CIELab после пребывания в ёмкостях разного цвета и термической обработки

Влияние освещённости на окраску креветок *M. rosenbergii* (эксперимент 5.2). В эксперименте креветок пересадили из ёмкости синего цвета в ёмкости чёрного цвета и содержали при яркой (200 лк) и слабой 1 лк освещённости. Особи, содержащиеся при ярком свете, были окрашены темнее ($L = 26 \pm 8$), чем особи содержащиеся в слабоосвещённой ёмкости ($L = 45 \pm 9$). Эти отличия были статистически значимы. При этом во обоих случаях окраска особей стала темнее по сравнению с началом эксперимента (яркость окраски особей вначале эксперимента составила $L = 56 \pm 7$). Полученные нами результаты сходны с данными о влиянии освещённости на окраску для омара *H. americanus* [Tlusty et al., 2009], амфипод [Fuhrmann et al., 2011], указывающими на положительную корреляцию интенсивности освещения и окраски у ракообразных.

Динамика изменения окраски на длительном временном интервале (несколько суток) (эксперимент 5.3). В данном эксперименте исследовали динамику изменения окраски креветок после перемещения их из емкости белого цвета в чёрную и из чёрной в белую. В обоих вариантах эксперимента были зафиксированы существенные изменения окраски. Особи, пересаженные из белой ёмкости в чёрную, стали значительно темнее (в начале $L\ 60\pm 6$; в конце $L\ 37\pm 7$), а пересаженные из чёрной в белую ёмкость – значительно светлее (в начале $L\ 28\pm 6$; в конце $L\ 50\pm 4$) (рис. 5.6 и 5.7). В обоих случаях изменения в окраске были статистически значимы. Креветки из контрольных групп, которые постоянно содержались в белых или черных ёмкостях, за время эксперимента стали несколько светлее (в начале $L\ 51\pm 6$; в конце $L\ 61\pm 8$) и темнее (в начале $L\ 26\pm 8$; в конце $L\ 20\pm 7$). Статистически значимыми эти изменения были только для особей контрольной группы, находившихся в белой ёмкости.

В ходе эксперимента наблюдалась следующая динамика изменения окраски особей в экспериментальных группах. Пересаженные из чёрной в белую ёмкость креветки за первые сутки эксперимента стали значительно светлее (в начале $L - 28\pm 6$; через сутки $L - 51\pm 3$) (рис. 5.7 Б). В дальнейшем статистически значимых изменений в окраске особей этой группы зафиксировано не было, а яркость окраски особей не имела статистически значимых отличий от контрольной группы. Изменение окраски пересаженных из белой в чёрную ёмкость креветок (рис. 5.7 А) происходило более плавно (в начале $L - 60\pm 6$; первые сутки $L - 44\pm 7$; четвертые сутки $L - 31\pm 4$; в конце $L - 37\pm 12$). При этом в конце эксперимента креветки остались статистически значимо светлее ($L - 37\pm 12$), чем особи контрольной группы (в начале $L\ 26\pm 8$; в конце $L\ 20\pm 7$).

Наблюдаемые различия в скорости адаптации к новым условиям можно объяснить следующим. При пересадке особей из чёрной ёмкости в белую изменение в окраске достигается за счёт группировки пигмента, и для прохождения этого процесса оказывается достаточно суток. При перемещении особей из белой ёмкости в черную процес изменения окраски может быть разделен на две фазы. В первые сутки особь быстро темнеет за счет перераспределения имеющихся пигментов, однако дальнейшие изменения в окраске оказываются невозможными без дополнительного увеличения количества крастацианина в клетках гиподермы. Для креветок *Penaeus monodon* показано, что количество белка крастацианина в клетках гиподермы при содержании в белых ёмкостях сокращается, а в черных – увеличивается [Wade et al., 2012]. Поскольку процесс синтеза и накопления белка занимает значительное время, потемнение окраски особей происходит постепенно и продолжается несколько суток.



Рисунок 5.7 – Изменение окраски особей креветки *Macrobrachium rosenbergii* при перемещении: А – из белой в черную емкость; Б – из черной в белую емкость (фото Печёнкина Д.С.)

По завершению эксперимента особи были подвергнуты термической обработке. Окраска креветок после варки коррелировала с интенсивностью их прижизненной окраски (рис. 5.8). Особи, содержащиеся в черных емкостях, после варки имели яркий и насыщенный красный цвет, а содержащиеся в белых ёмкостях – значительно более светлую окраску (рис. 5.8 А, В). Интересно, что при этом особи из контрольной группы, непрерывно содержащиеся в чёрной ёмкости, обладали самой насыщенной окраской (рис. 5.8 Б, Г). Это может свидетельствовать о том, что процессы накопления пигментов и белков, необходимых для формирования окраски, продолжают длительное время.



Рисунок 5.8 – Изменение окраски тела особей креветки *Macrobrachium rosenbergii* после варки: А – особи, содержащиеся в белой ёмкости; Б – особи из белой ёмкости, пересаженные в чёрную ёмкость на 11 суток; В – особи из чёрной ёмкости, пересаженные в белую ёмкость на 11 суток; Г – особи, содержащиеся в чёрной ёмкости

Динамика изменения окраски на коротком временном интервале (несколько часов) (эксперимент 5.4). До начала эксперимента особи содержались на протяжении 20 сут в чёрной и белой ёмкостях. Креветки из чёрной ёмкости имели более тёмную и интенсивную окраску (рис. 5.9 А, Б). За 5 часов пребывания на свету интенсивность окраски особей из контрольных групп возросла, а различия между группами увеличились (рис. 5.9 В, Г). Пересадка особей из чёрной ёмкости в белую (рис. 5.9 Д) привела к тому что креветки стали светлее, чем особи контрольной группы из чёрной ёмкости (рис. 5.9 В). При этом креветки сохранили более тёмную окраску, чем особи контрольной группы из белой ёмкости (рис. 5.9 Г). Они также оказались темнее, чем особи, которые были пересажены из белой в чёрную ёмкость (рис. 5.9 Д). Креветки, пересаженные из белой в чёрную ёмкость (рис. 5.9 Е), приобрели более интенсивную окраску по сравнению с особями контрольной группы из белой ёмкости (рис. 5.9 Г), но оставались менее

интенсивно окрашенными, чем особи контрольной группы из чёрной ёмкости (рис. 5.9 В). Они также были светлее чем особи, пересаженные из чёрной в белую ёмкость (рис. 5.9 Д).

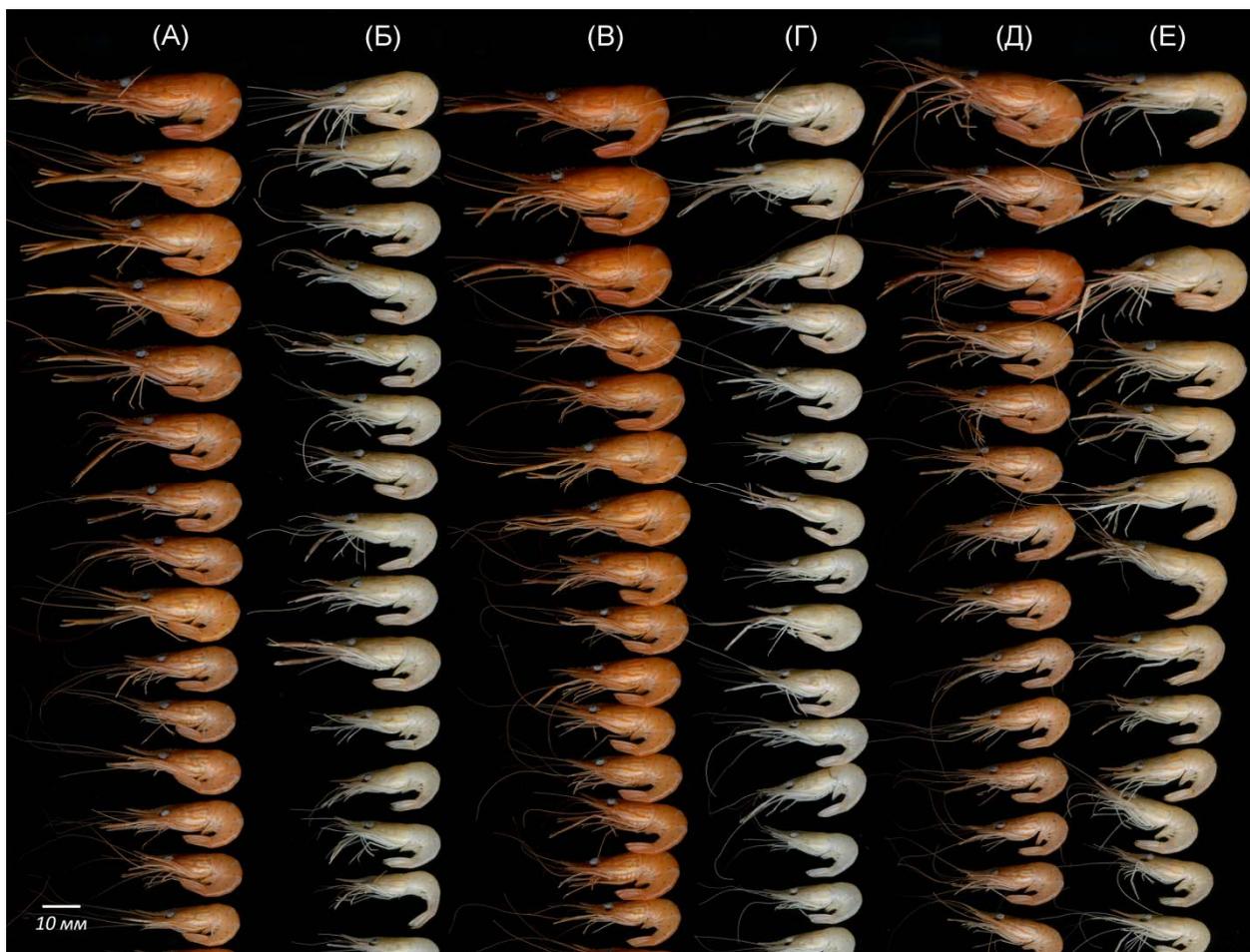


Рисунок 5.9 – Окраска креветок *Macrobrachium rosenbergii*: до включения освещения А – креветки содержались в чёрной ёмкости и Б – креветки содержались в белой ёмкости; через 5 часов после включения освещения В – креветки содержались в чёрной ёмкости, Г – креветки содержались в белой ёмкости, Д – креветки пересажены из чёрной в белую ёмкость, Е – креветки пересажены из белой в чёрную ёмкость

Таким образом, можно заключить, что смена цвета ёмкости при пересадке особей вызывает изменение их окраски. Конечная окраска особей при этом зависит от условий, при которых особи содержались длительное время до момента пересадки. По-видимому, это обусловлено накоплением пигмента и белка каротиноидов при длительном нахождении в чёрной ёмкости и, напротив, уменьшением их количества при длительном содержании в ёмкостях белого цвета. Проведенные эксперименты также показали, что для достижения существенного эффекта в изменении окраски готовой продукции, получаемой в результате термической обработки, экспозиция в несколько часов после пересадки креветок в чёрного или белого цвета ёмкости является недостаточной.

Выполненные нами исследования продемонстрировали, что изменение окраски у креветки *M. rosenbergii* является многоплановым процессом, включающим в себя

изменение распределения пигментов в нескольких типах хромофоров и формирование каротино-протеинового комплекса астаксантина с белком краустиацианином в клетках гиподермы и кутикуле. В искусственных условиях культивирования основными факторами, оказывающими влияние на окраску особей, являются цвет емкостей и интенсивность освещения. При изменении условий содержания существенные изменения окраски происходят в течение нескольких часов. Изменение окраски продолжается и в дальнейшем, но этот процесс происходит медленно и постепенно. Формирование максимально выраженной окраски может занимать несколько недель. Содержание креветок в ёмкостях чёрного цвета при ярком освещении способствует получению особей интенсивной темной окраски, что обеспечивает после варки яркий насыщенно-красный цвет товарной продукции. Применение для культивирования креветок ёмкостей разного цвета позволяет получать товарную продукцию как минимум двух хорошо различимых вариантов окраски без использования искусственных красителей, что может иметь практическое значение в кулинарии и ресторанном бизнесе. При этом следует учитывать, что для достижения максимального эффекта и получения насыщенной окраски товарной продукции необходимо длительное (10-15 и более суток) содержание креветок в ёмкостях чёрного цвета.

Речной рак *Cherax quadricarinatus* является типичным представителем десятиногих ракообразных с толстыми, непрозрачными, с высоким содержанием кальция покровами. Окраска тела раков из природной среды зеленовато-синяя с жёлтыми пестринами. У самцов имеется ярко-оранжевое пятно на внешней стороне клешни. Окраска взрослых раков формируется в основном за счёт пигментов, расположенных в кутикуле, и личинный экзувий рака имеет яркую окраску (рис. 5.10 А). Основу окраски составляет каротино-протеиновый комплекс белка краустиацианина и свободного астаксантина, и после термической обработки экзувий приобретает ярко-красный цвет (рис. 5.10 Б).

Выполненные нами наблюдения (*эксперимент № 5.5*) продемонстрировали, что окраска молодых и взрослых особей *C. quadricarinatus* зависит от цвета ёмкости содержания. На рисунке 5.11 представлены варианты окраски особей, содержащихся в первом случае в ёмкостях чёрного цвета, а во втором – в ёмкостях светло-серого цвета (*эксперимент № 5.5*). Поскольку окраска взрослых особей *C. quadricarinatus* формируется преимущественно за счёт пигментов, депонированных в кутикуле, её изменение не может происходить в течение нескольких часов или суток, как это наблюдается у креветки *M. rosenbergii*. Эти изменения требовали значительно большего времени и прохождения особью через одну или несколько линек.

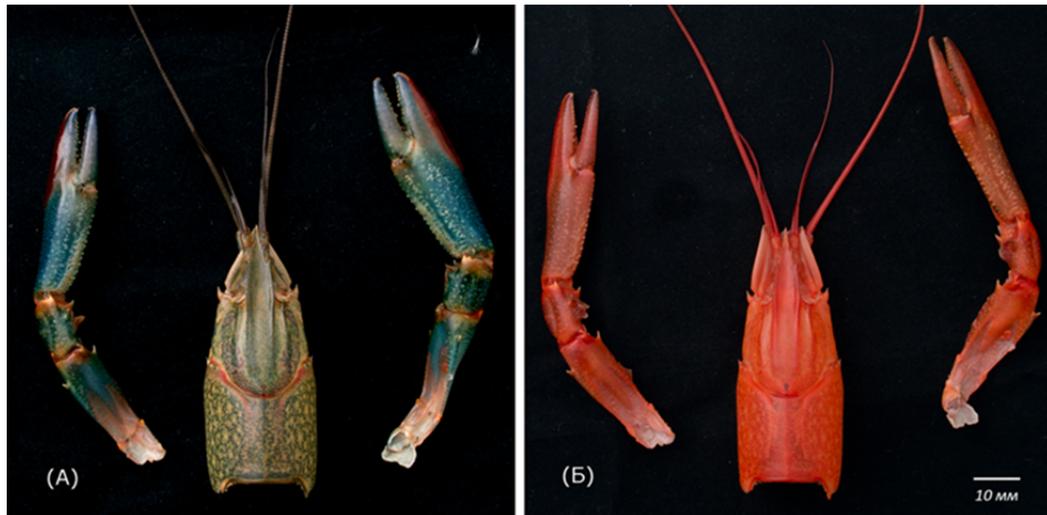


Рисунок 5.10 – Экзувий рака *Cherax quadricarinatus* до (А) и после термической обработки (Б)



Рисунок 5.11 – Окраска самцов рака *Cherax quadricarinatus*, содержащихся в черной (А) и светло-серой (Б) емкостях

Эксперимент 5.6, в котором в качестве одного из вариантов кормов для молоди *C. quadricarinatus* использовали личинок домашней мухи, подтвердил имеющиеся сведения [Latscha, 1989; Tlustý et al., 2009] о важности для формирования окраски поступления достаточного количества астаксантина с пищей. Раки всех экспериментальных групп содержались в ёмкостях чёрного цвета. Такая окраска ёмкостей, как было показано в предыдущем эксперименте, способствует формированию насыщенной темной окраски.

Молодь раков, в рацион которых входил комбикорм TetraWaferMix (производства Tetra, Германия) с высоким содержанием астаксантина, имели тёмную ($L - 32 \pm 5,4$), насыщенную, зеленовато-синюю окраску (рис. 5.12 А). Молодь раков в варианте, когда кормление осуществлялось исключительно личинкой домашней мухи, имела более светлую окраску ($L - 23 \pm 2,8$) с преобладанием голубого цвета (рис. 5.12 Б). Различия в окраске этих двух групп были статистически значимы.



Рисунок 5.12 – Окраска молоди рака *Cherax quadricarinatus* при кормлении комбикормом TetraWaferMix (А) и личинкой домашней мухи (Б)

5.2. Окраска и её изменение на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза

У зоэа *P. camtschaticus* окраска обуславливается присутствием двух типов хроматофоров: жёлтых и красных (рис. 5.13; 5.14 А, Б). Покровы и внутренние органы прозрачные. Органы пищеварения могут выглядеть окрашенными за счет находящихся в них пищевых частиц. В жёлтых хроматофорах находятся гранулы пигмента с высокой отражающей способностью и не пропускающие свет. При обычном освещении они выглядят жёлтыми, а при контрольном освещении - черными. Тело хроматофоров имеет небольшую шаровидную центральную капсулу, заполненную пигментом, от которой во всех направлениях расходятся ветвящиеся дендриты, образующие обширную и густую сеть (рис. 5.13 Б). Шесть жёлтых хроматофоров располагаются ближе к заднему краю карапакса (рис. 5.13). По одному жёлтому хроматофору чаще всего также имеется и на базальных члениках тхр I-III. Хроматофоры на карапаксе более крупные, а в районе их центральной капсулы на поверхности карапакса имеется небольшой бугорок (5.13 В).

Расположение желтых хроматофоров упорядоченно: они как бы опоясывают личинку. Когда пигмент из центральной капсулы заполняет отростки хроматофора, становится видно, что диаметр хроматофоров составляет около половины длины карапакса. Желтые хроматофоры располагаются над красными хроматофорами и перекрывают их.

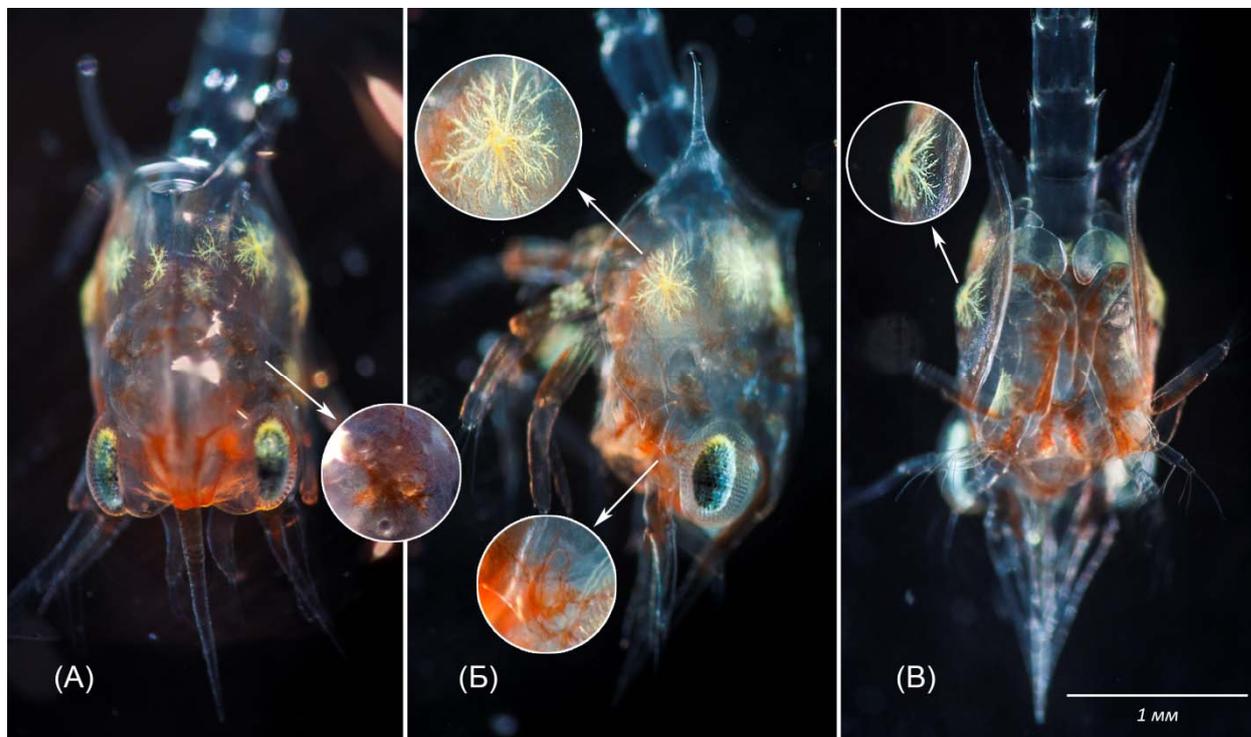


Рисунок 5.13 – Расположение хроматофоров на головогруди личинки (зоэа I) *Paralithodes camtschaticus* : А – со спинной стороны; Б – сбоку; В – с брюшной стороны

Красные хроматофоры у зоэа *P. camtschaticus* располагаются по всему карапаксу, а также на конечностях головогруди. Пигмент имеет ярко-красный цвет и, в отличие от пигмента желтых хроматофоров, пропускает свет. На абдомене и зачатках торакальных конечностей красные хроматофоры отсутствуют. Красные хроматофоры имеют схожую с желтыми форму, но их центральную часть и отростки можно охарактеризовать как менее выраженные. Ближе к передней части личинки пигмент, распространяющийся из центра хроматофоров, как бы равномерно заливает участки тела, образуя пятна неправильной формы. В задней части личинки преобладают хроматофоры с сетью из более тонких отростков.

Окраска у зоэа *P. platypus* создаётся за счёт красных хроматофоров, расположенных под поверхностью тела, и окрашенных в яркий красный цвет внутренних органов головогруди и передней половины кишечника (рис. 5.14 В, Г). По форме и расположению на теле личинки красные хроматофоры у *P. platypus* аналогичны таковым у зоэа *P. camtschaticus*. Так же как и у *P. camtschaticus*, распределение пигмента в них может

изменяться, тогда как существенных изменений в окраске внутренних органов отмечено не было. Хроматофоры с желтым пигментом у *P. platypus* отсутствуют.

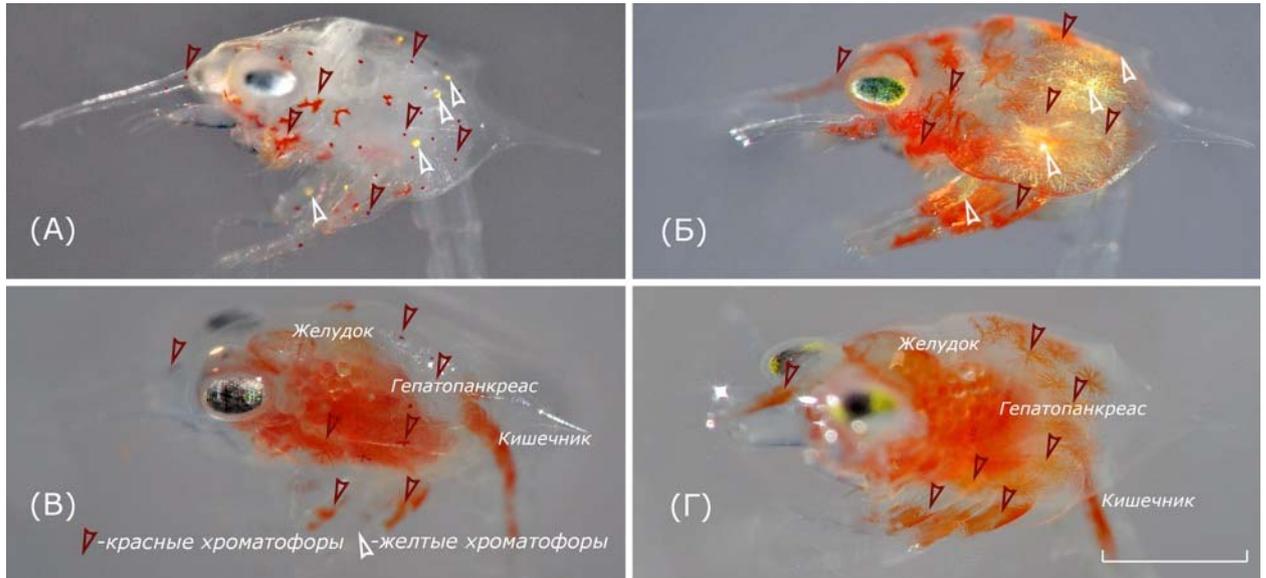


Рисунок 5.14 – Окраска личинок (зоэа III) *Paralithodes camtschaticus* (А и Б) и *Paralithodes platypus* (В и Г) с закрытыми (А и В) и раскрытыми (Б и Г) хроматофорами
Масштаб 1 мм (фото Печёнкина Д.С.)

На стадии глаукотоз у *P. camtschaticus* на карапаксе сохраняются красные и желтые хроматофоры (рис. 5.15 А), хотя они и выглядят заметно менее выражено, особенно в конце стадии (рис. 5.15 Б). У глаукотоз *P. camtschaticus* имеются красные хроматофоры на конечностях, а к концу стадии на глазных стебельках формируются яркие продольные красные полосы.

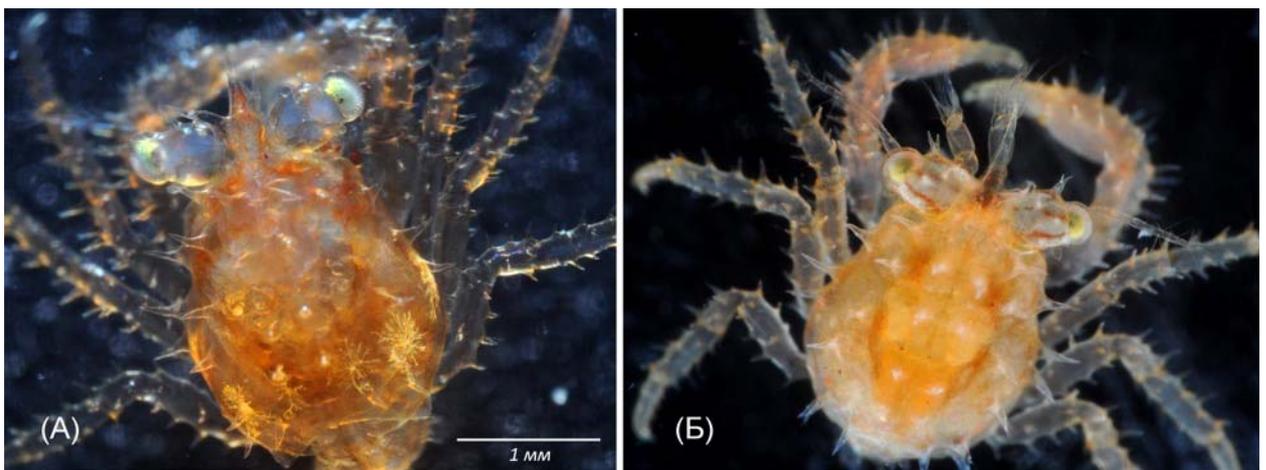


Рисунок 5.15 – Глаукотоз *Paralithodes camtschaticus* в начале (1-2 сут) (А) и в конце (18-20 сут) (Б) стадии (фото Печёнкина Д.С.)

У глаукотоз *P. platypus* хроматофоры на карапаксе отсутствуют, а органы пищеварения не окрашены. Постепенно появляются красные полосы на глазных стебельках и конечностях, характерные для молоди *P. platypus* (рис. 5.16). Интересно, что некоторая полосатость конечностей сохраняется и в окраске взрослых особей *P. platypus* (рис. 1.3 Б).



Рисунок 5.16 – *Paralithodes platypus*: глаукотоз (А) и молодь (Б) (фото Печёнкина Д.С.)

Молодь *P. camtschaticus* и *P. platypus* имеет ярко-красные полосы на глазных стебельках. Первые стадии молоди *P. platypus* легко отличить от молоди *P. camtschaticus* по ярким красным полосам на конечностях. Сразу после линьки карапакс молоди почти прозрачный, но уже на вторые-третьи сутки он пропитывается кальцием и становится молочно-белым (рис. 4.12 А; 5.16 Б). Характерная красно-бурая окраска покровов молоди появляется на 2-3 стадии. К концу лета молодь *P. camtschaticus* имеет насыщенную окраску карапакса и конечностей со спинной стороны. Брюшная сторона молоди светлая.

При большом морфологическом сходстве ранних стадий *P. camtschaticus* и *P. platypus* их окраска на всех ранних стадиях развития имеет существенные различия (табл. 1) (рис. 5.14), позволяющие легко визуально различать представителей этих двух видов. Общим для ранних стадий *P. camtschaticus* и *P. platypus* является присутствие красных хроматофоров. У особей обоих видов на стадии глаукотоз наблюдаются существенные перестройки в окраске, заключающиеся в постепенной деградации структур, ответственных за окраску на стадии зоза, и формировании новых, характерных для молоди, элементов окраски.

Таблица 5.1 – Окраска *Paralithodes camtschaticus* и *P. platypus* на ранних стадиях развития

Стадия развития	Окраска	<i>P. camtschaticus</i>	<i>P. platypus</i>
Зоэа I-IV	Карапакса	Красные и жёлтые хроматофоры	Красные хроматофоры
	Максиллипед	Красные и жёлтые хроматофоры	Красные хроматофоры
	Внутренних органов головогруды	Отсутствует	Интенсивно красная
	Кишечника	Отсутствует	Передняя часть ярко-красная
Глаукотоз	Глазных стебельков	Ярко-красные продольные полосы	Красные продольные полосы
	Карапакса	Красные и желтые хроматофоры	Отсутствует
	Переопод	Отдельные красные хроматофоры	Красные поперечные полосы
Молодь	Глазных стебельков	Красные продольные полосы	Красные продольные полосы
	Карапакса	Отсутствует	Отсутствует
	Переопод	Отдельные красные хроматофоры	Красные поперечные полосы

Влияние факторов среды на распределение пигмента в хроматофорах ранних стадий

Мы предположили, что распределение пигмента у личинок десятиногих ракообразных может изменяться под воздействием внешних факторов среды, как это происходит у взрослых особей многих видов ракообразных (O'Halloran, 1990; Tume et al., 2009; Fuhrmann et al., 2011; Борисов и др., 2016). Главными факторами, определявшими окраску у взрослых особей и молоди, были цветовые характеристики биотопа и интенсивность освещения. Учитывая, что освещённость рассматривается как один из главных факторов определяющих распределение планктонных личинок десятиногих ракообразных [Thorson, 1964; Sulkin, 1984; Forward et al., 1984; Naylor, 2006; Kunze et al., 2013; Epifanio, Cohen, 2016], в своих исследованиях мы уделили особое внимание изучению влияния света разных интенсивностей на окраску ранних стадий.

Исследование реакции жёлтых хроматофоров зоэа и глаукотоз *P. camtschaticus* на изменение освещённости и окраску емкости выполнено в экспериментах 5.7-5.12.

При освещении ярким светом у зоэа I, как и у зоэа III (эксперимент 5.7), происходило быстрое перераспределение пигмента по отросткам жёлтых хроматофоров, и уже спустя 30 мин хроматофоры от 90% до 100% личинок были с длинными, сильно разветвлёнными отростками (рис. 5.17), что соответствовало максимальному распределению пигмента в хроматофоре.

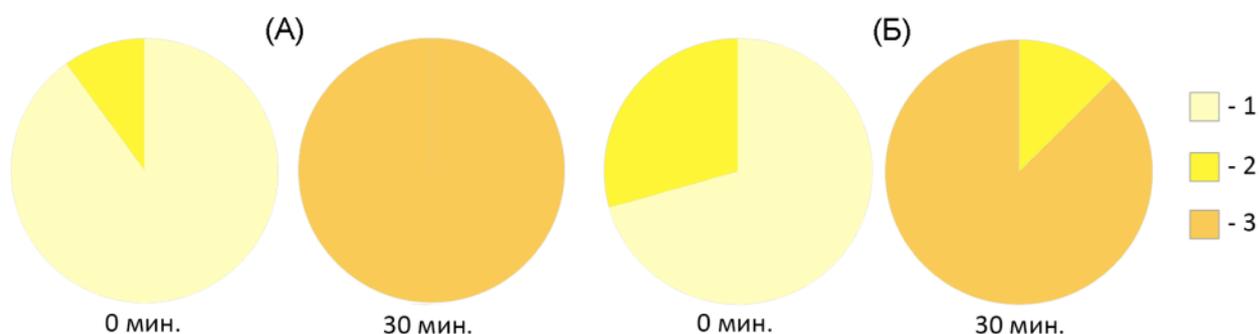


Рисунок 5.17 – Изменение доли личинок *Paralithodes camtschaticus* стадий зоза I (А) и зоза III (Б) с различным распределением пигмента в жёлтых хроматофорах после их переноса из темноты на яркий свет. Распределение пигмента в хроматофорах: 1 - пигмент сконцентрирован в центре хроматофора в виде плотных маленьких шариков; 2 – пигмент распространяется по отросткам, хроматофоры звездчатой формы с отростками; 3 - пигмент распределён по всему хроматофору, хроматофоры с длинными, сильно разветвлёнными отростками (см. рисунок 2.6)

После переноса личинок зоза I с яркого света в темноту (эксперимент 5.8) наблюдалась постепенная концентрация пигмента в центре хроматофоров (рис. 5.18). Однако концентрация пигмента происходила гораздо медленнее, чем его перераспределение по отросткам, наблюдавшееся на свету.

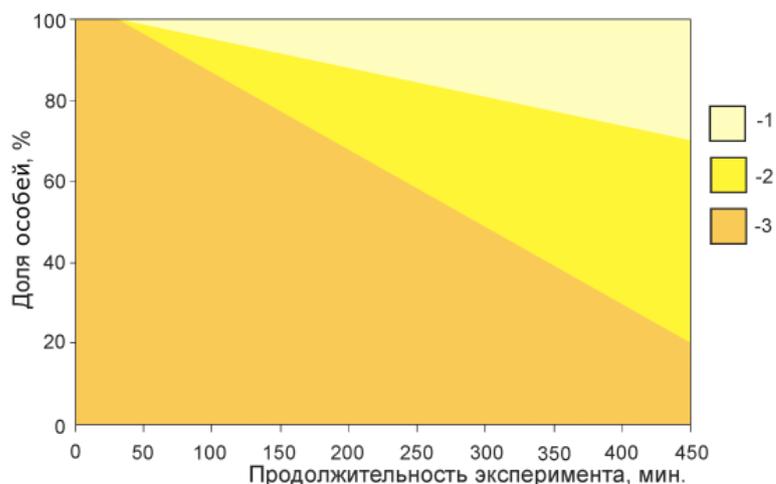


Рисунок 5.18 – Изменение доли личинок *Paralithodes camtschaticus* стадий зоза I с различным распределением пигмента в желтых хроматофорах после их переноса с яркого света в темноту. Условные обозначения как на рисунке 5.17

Исследование распределения пигмента в жёлтых хроматофорах (эксперимент 5.9) продемонстрировало наличие прямой зависимости распределения пигментов в хроматофорах личинок от интенсивности освещения (рис. 5.19). В темноте и при низких показателях освещённости (30-40 лк) пигмент был сконцентрирован в центре хроматофоров. При ярком дневном свете (80-85 тыс. лк) практически у всех личинок пигмент в хроматофорах максимально распределялся по отросткам хроматофоров. При

экспозиции на свету (1,5-2,0 тыс. лк – тень) распределение пигмента в хроматофорах имело промежуточные характеристики (рис. 5.19).

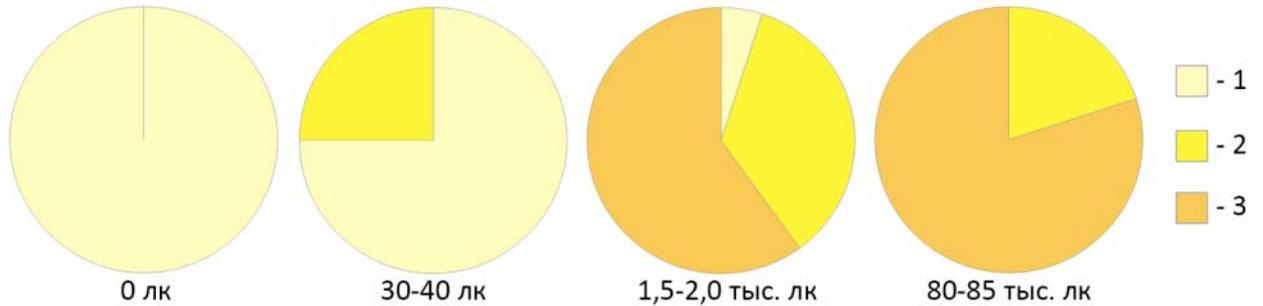


Рисунок 5.19 – Доля личинок *Paralithodes camtschaticus* на стадии зоэа II с различным распределением пигмента в желтых хроматофорах в зависимости от интенсивности освещения. Условные обозначения как на рисунке 5.17

При содержании личинок в емкостях разного цвета (эксперимент 5.10), но при одинаковой освещённости, для обеих групп личинок наблюдался сходный результат (рис. 5.20). Доля личинок с максимальным распределением пигмента в желтых хроматофорах в чёрной емкости была больше, но наблюдаемые различия между распределением пигментов в хроматофорах не были статистически значимы.

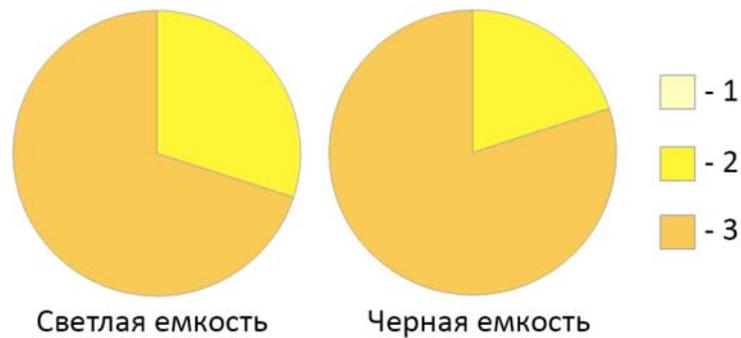


Рисунок 5.20 – Доля личинок *Paralithodes camtschaticus* на стадии зоэа II с различным распределением пигмента в желтых хроматофорах в зависимости от цвета емкости. Условные обозначения как на рисунке 5.17

При освещении ярким светом глаукотоз (эксперимент 5.11) имеющиеся у них хроматофоры расширялись (рис. 5.21), но значительно медленнее, чем у зоэа I и зоэа III (рис. 5.17). Спустя 30 мин только 45% глаукотоз имели хроматофоры, пигмент в которых максимально распределился по отросткам хроматофоров. Через час таких личинок было 70%. Для сравнения: у зоэа I и III уже спустя 30 мин этот показатель составлял 100% и 90% соответственно.

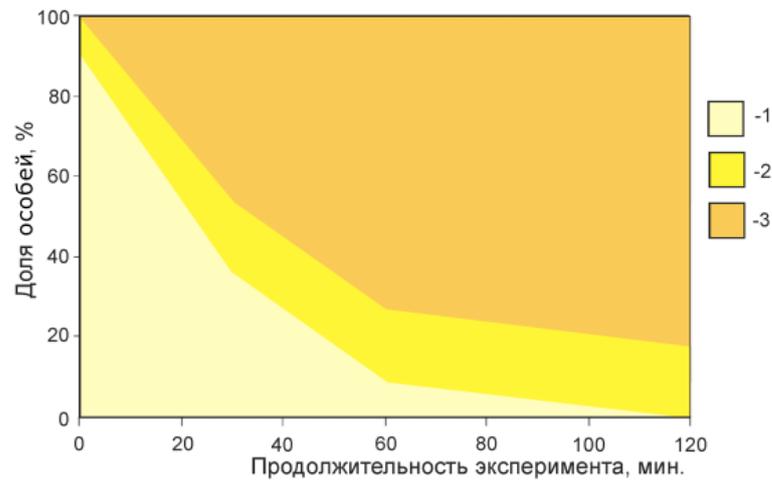


Рисунок 5.21 –Изменение доли глаукотэ *Paralithodes camtschaticus* с различным распределением пигмента в желтых хроматофорах после их переноса из темноты на яркий свет. Условные обозначения как на рисунке 5.17

Сходная тенденция наблюдалась и при исследовании реакции жёлтых хроматофоров глаукотэ *P. camtschaticus* (эксперимент 5.12). Отмечена положительная корреляция реакции хроматофоров на увеличение интенсивности света (рис. 5.22), но у глаукотэ она была выражена значительно слабее, чем у зоэа (рис. 5.19).

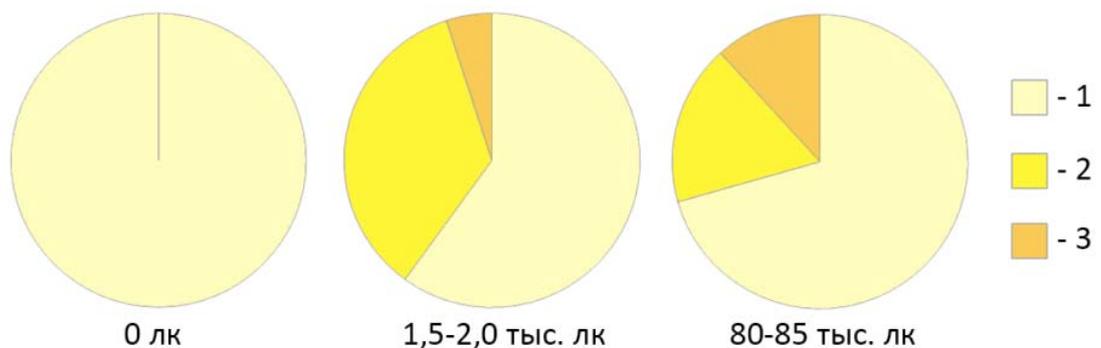


Рисунок 5.22 – Доля глаукотэ *Paralithodes camtschaticus* с различным распределением пигмента в желтых хроматофорах в зависимости от интенсивности освещения. Условные обозначения как на рисунке 5.17

Исследование реакции красных хроматофоров зоэа и глаукотэ *P. camtschaticus* на изменение освещённости и окраску емкостей (эксперименты 5.8, 5.10, 5.12)

Полученные результаты продемонстрировали наличие прямой зависимости между распределением красного пигмента в хроматофорах личинок и глаукотэ (эксперименты 5.8 и 5.12) с интенсивностью освещения (рис. 5.23, 5.24). Однако диффузия пигмента в красных хроматофорах характеризовалась большей инертностью, чем реакция на

освещенность желтых хроматофоров. Медленнее происходило как перераспределение красного пигмента по отросткам хроматофоров при освещении (рис. 5.19, 5.23), так и его концентрация в темноте. У личинок, длительное время находившихся в темноте, в желтых хроматофорах пигмент был сконцентрирован в центре, в то время как в красных хроматофорах пигмент мог оставаться в отростках (рис. 5.23).

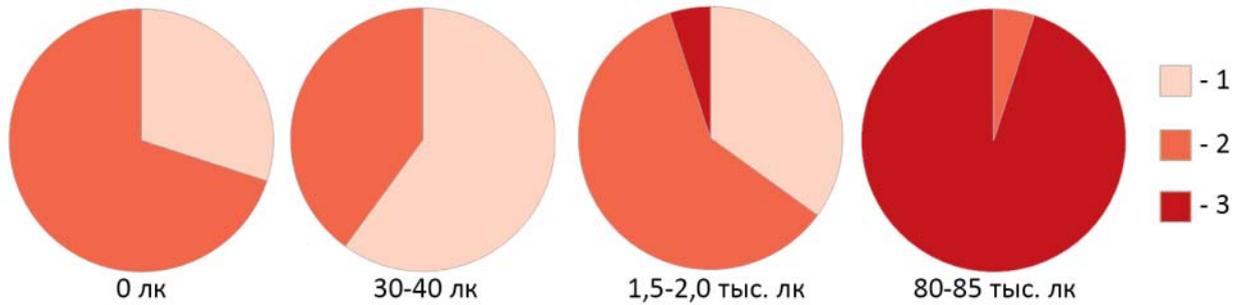


Рисунок 5.23 – Доля личинок *Paralithodes camtschaticus* на стадии зоэа II с различным распределением пигмента в красных хроматофорах в зависимости от интенсивности освещения. Условные обозначения как на рисунке 5.17

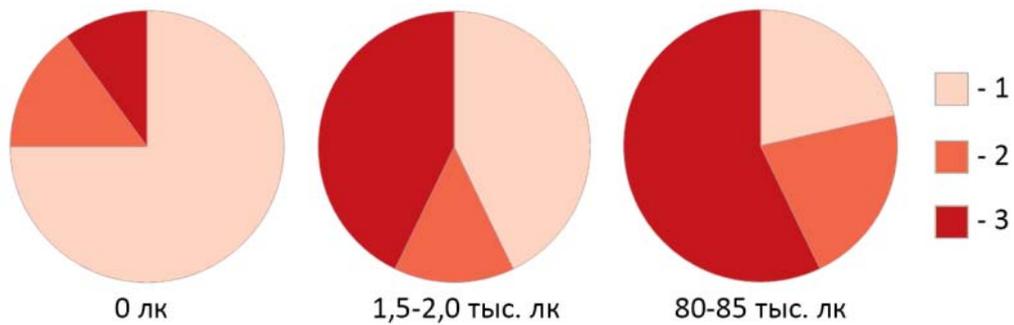


Рисунок 5.24 – Доля глаукотоз *Paralithodes camtschaticus* с различным распределением пигмента в красных хроматофорах в зависимости от интенсивности освещения. Условные обозначения как на рисунке 5.17

При содержании личинок в емкостях белого и черного цвета (*эксперимент 5.10*), при одинаковой освещённости, для обеих групп личинок наблюдался сходный результат (рис. 5.25), но доля личинок с максимально раскрытыми хроматофорами в чёрной емкости была больше.

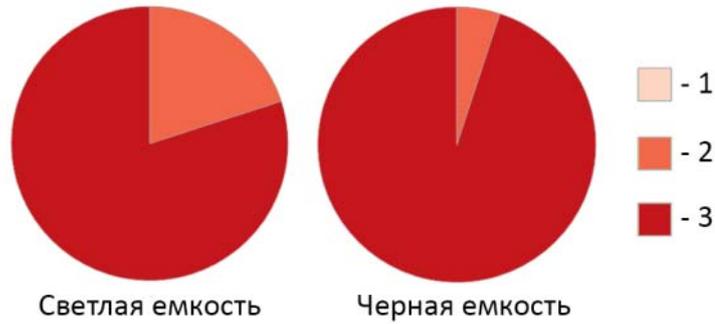


Рисунок 5.25 – Доля личинок *Paralithodes camtschaticus* на стадии зоэа II с различным распределением пигмента в красных хроматофорах в зависимости от цвета ёмкости. Условные обозначения как на рисунке 5.17

Окраска креветки *Macrobrachium rosenbergii* на ранних стадиях развития

Покровы и внутренние органы у личинок и первых стадий молоди *M. rosenbergii* прозрачные. На первой и второй стадии зоэа основными элементами, определяющими окраску личинок, были жёлтые и красные хроматофоры (рис. 5.26).

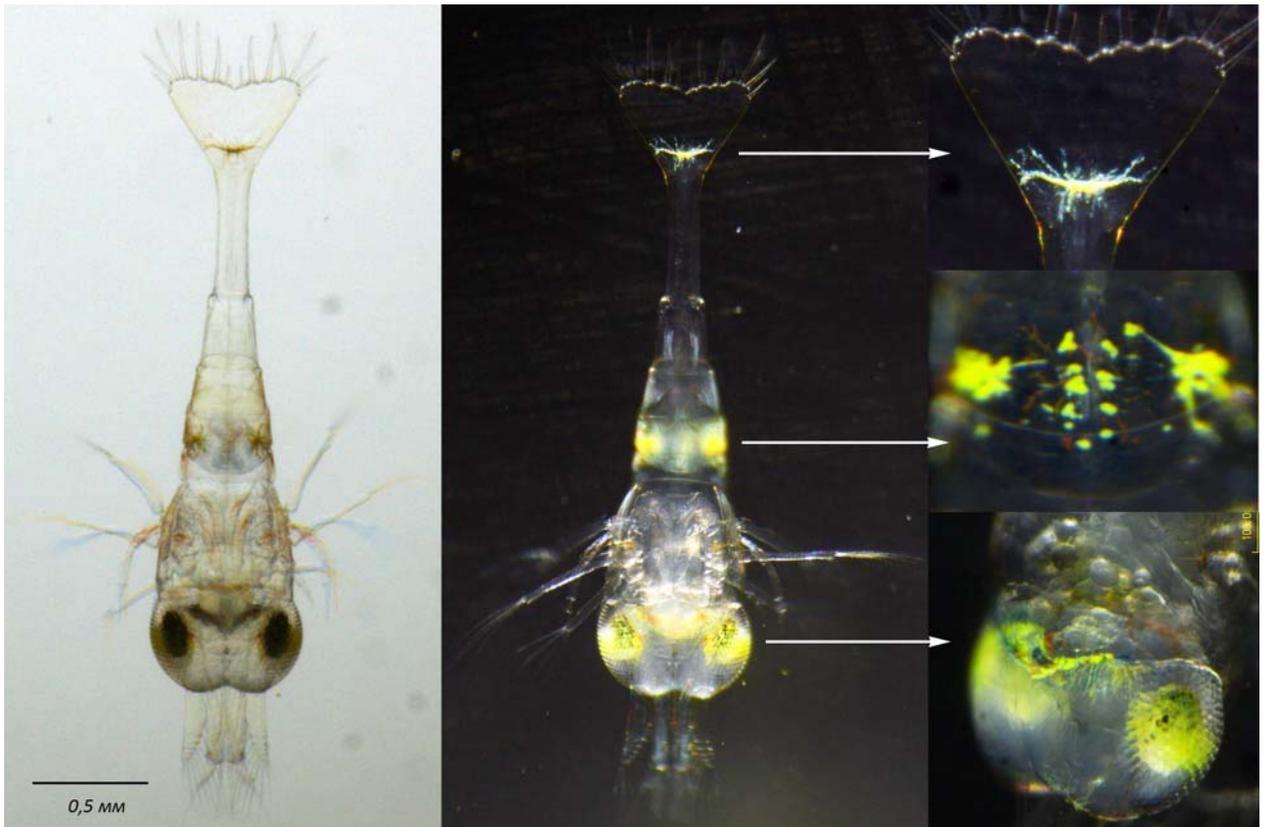


Рисунок 5.26 – Окраска личинок первой стадии креветки *Macrobrachium rosenbergii*

Хорошо заметен крупный жёлтый хроматофор в районе основания тельсона личинки. Жёлтые и красные хроматофоры опоясывают абдомен в районе третьего сегмента. Большая концентрация жёлтых и красных хроматофоров наблюдается в

передней части головогруды. У личинок креветки *Palaemonetes pugio* были обнаружены аналогичные жёлтые хромотофоры, кроме того, было показано, что они флюоресцируют [Phelps, 2018]. На бранхиостегите и плеврах абдомена присутствует слабовыраженная светоотражающая исчерченность. Она хорошо заметна во второй половине личиночного развития. Исчерченность представляет собой полосы, заполненные преломляющим свет веществом, которое, в отличие от пигмента жёлтых хромотофоров, прозрачно. Хромотофоры также присутствуют и на некоторых других участках тела личинок (табл. 5.2), но в целом первые стадии выглядят менее окрашенными, чем более поздние личиночные стадии.

На третьей стадии (рис. 5.27) жёлтый хромотофор в основании тельсона уменьшается в размере или исчезает, увеличивается роль синих клеток гиподермы в формировании окраски (табл. 5.2).

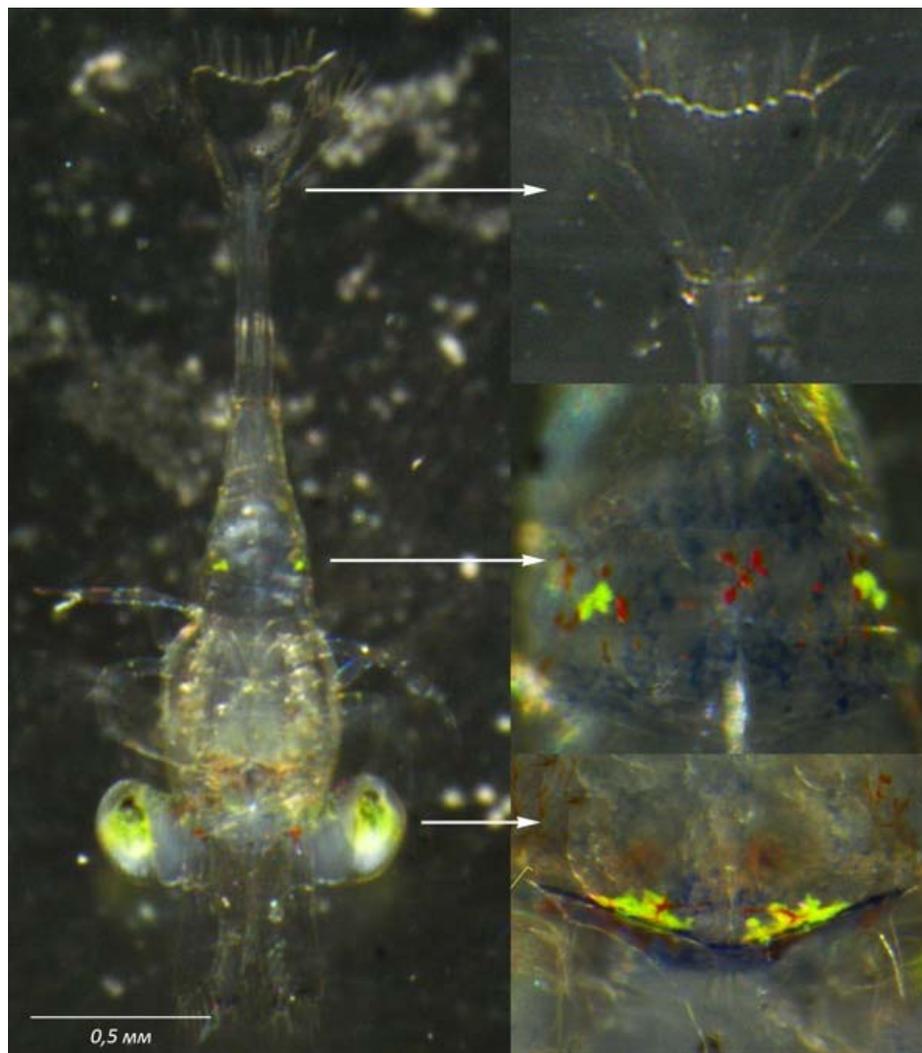


Рисунок 5.27 – Окраска зоза III креветки *Macrobrachium rosenbergii*

Изменение окраски на последующих стадиях происходит в первую очередь за счёт увеличения вклада окрашенных в синий цвет клеток гиподермы (рис. 5.28). Особенно интенсивно становятся окрашены в синий цвет средние членики абдомена, передняя часть головогруды, членики максиллипед и т.д. (рис. 5.28). На 5-6 стадии становится хорошо заметна продольная исчерченность, идущая от заднего угла бранхиостегита и плеврах абдомена. Эти участки блестят в направленном под углом свете, а в проходящем свете становятся незаметными. Площадь, занимаемая ими, увеличивается и достигает максимума на последней (11) стадии зоза (рис. 5.29). Личинки на последних стадиях окрашены интенсивно как с брюшной, так и со спинной стороны (рис. 5.29). При этом всё большую роль играют окрашенные в синий цвет клетки гиподермы.

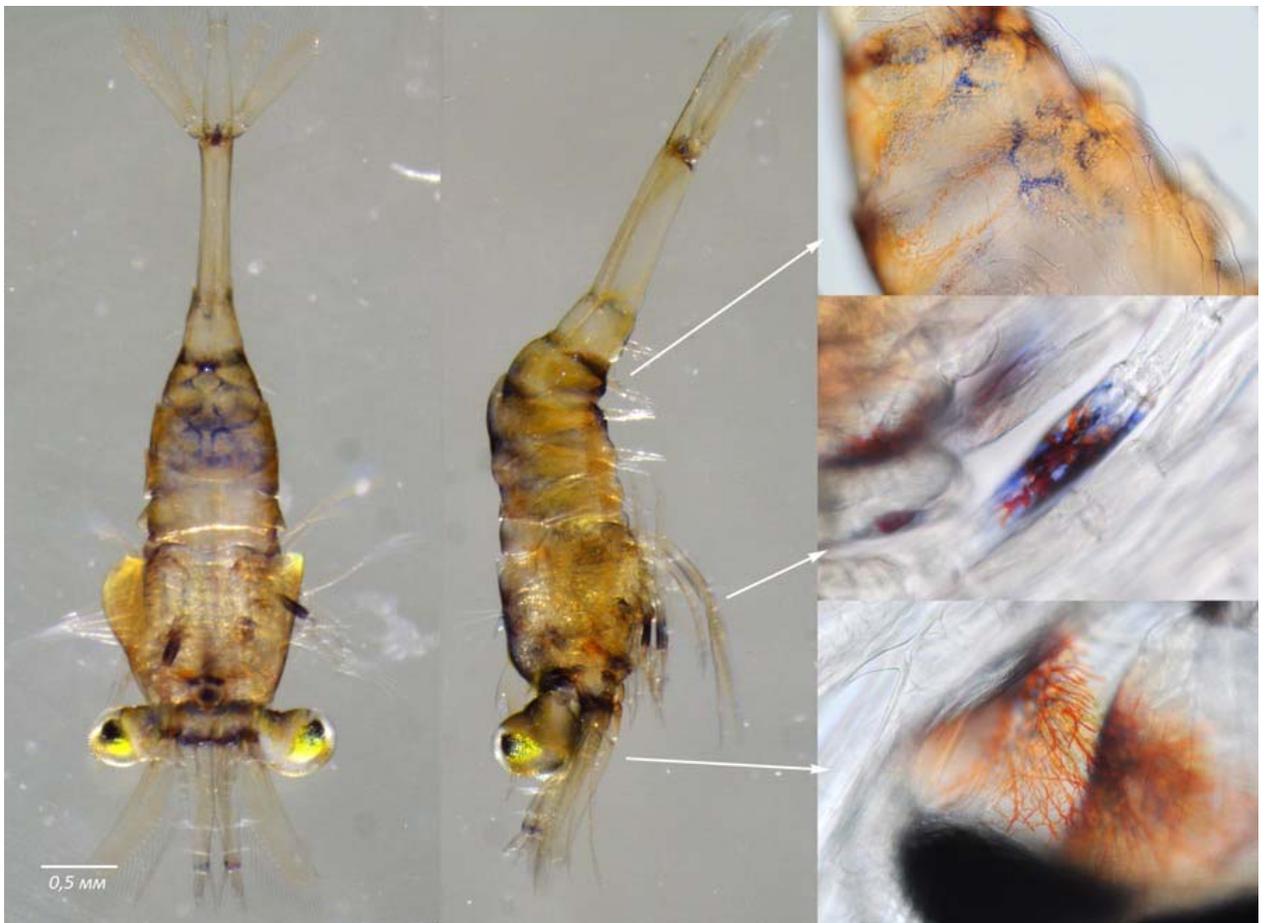


Рисунок 5.28 – Окраска зоза V-VI креветки *Macrobrachium rosenbergii*

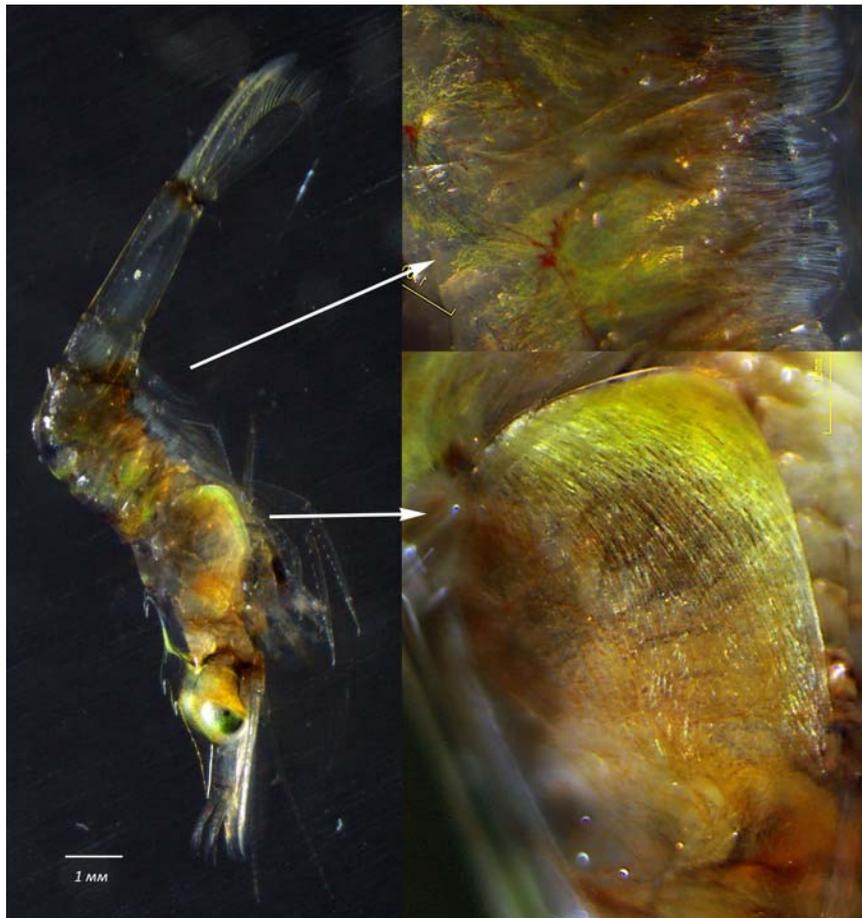


Рисунок 5.29 – Окраска зоза XI (заключительной) стадии креветки *Macrobrachium rosenbergii*

При переходе на стадию молоди (постличинки) окраска особей претерпевает существенные изменения (табл. 5.2). Молодь на первой стадии (рис. 5.30) выглядит полупрозрачной и слабоокрашенной в сравнении с последними личиночными стадиями. Исчезает блестящая исчерченность бранхиостегита и плевр абдомена. Красные хроматофоры и окрашенные в синий цвет клетки гиподермы сконцентрированы на брюшной стороне в районе брюшной нервной цепочки (рис. 5.30). На других участках тела красные, желтые хроматофоры и синяя окраска могут присутствовать, но они значительно менее выражены по сравнению с личинками. Таким образом, личиночная окраска утрачивается и происходит процесс формирования окраски, характерной для молоди креветок. Уже через 8-10 суток у второй стадии молоди окраска становится более интенсивной (рис. 5.31), появляются хроматофоры и окраска на внутренних органах (кишечнике, печени, желудке). По мере роста особи окраска изменяется. Наиболее интенсивной становится окраска карапакса и стернитов абдомена. Сначала карапакс молоди имеет характерный для молоди рисунок из нерегулярных полос (рис. 5.1 А). К моменту полового созревания полосатая окраска становится все менее выраженной, а клешни приобретают насыщенный синий цвет (рис. 5.1 Б).

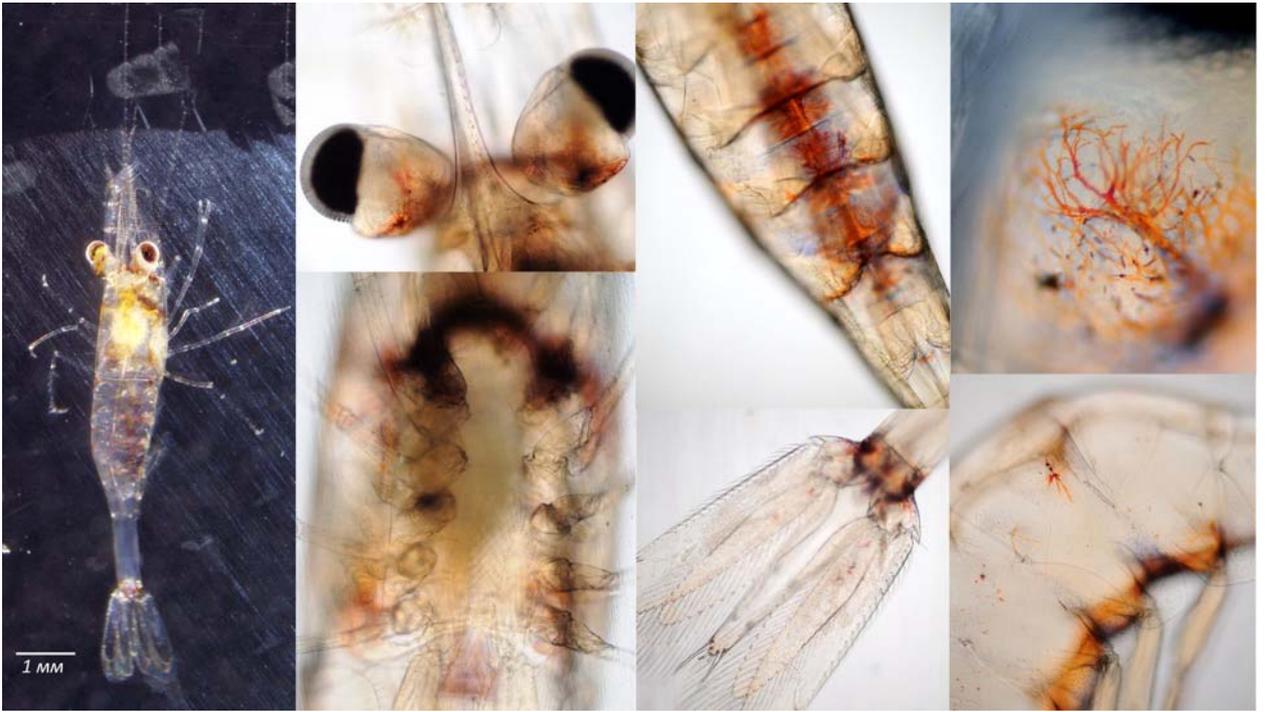


Рисунок 5.30 – Окраска молоди первой стадии (постличинка) креветки *Macrobrachium rosenbergii* (1 сут с момента линьки со стадии зоза)



Рисунок 5.31 – Окраска молоди второй стадии (постличинка) креветки *Macrobrachium rosenbergii* (8-10 сут с момента линьки со стадии зоза)

Таблица 5.2 – Изменение окраски в раннем онтогенезе у креветки *Macrobrachium rosenbergii*

	Зона I	Зона II	Зона III	Зона V-VII	Зона VIII-IX	Зона X-XI	Молодь 1 ст. (постличинка)	Молодь 2 ст.
Антенны I	—	—	—	—	—	—	—	—
Основание антенн II	—	—	—	—	—	—	—	—
Глазной стебелек	—	—	—	—	—	—	—	—
Головогрудь (передняя часть под глазами)	—	—	—	—	—	—	—	—
Бранхиостегит	—	—	—	—	—	—	—	—
Головогрудь в районе мандибул	—	—	—	—	—	—	—	—
Максиллипеды I-III	—	—	—	—	—	—	—	—
Переоподы I-IV, базальная часть (у зона I на зачатках)	—	—	—	—	—	—	—	—
Между основаниями переопод I-III	—	—	—	—	—	—	—	—
Между основаниями переопод IV-V	—	—	—	—	—	—	—	—
Желудок	—	—	—	—	—	—	—	—
Абдомен, дорзальная часть	—	—	—	—	—	—	—	—
Абдомен, брюшная часть	—	—	—	—	—	—	—	—
Плевры абдомена	—	—	—	—	—	—	—	—
Кишечник	—	—	—	—	—	—	—	—
Хвостовая лопасть / хвостовой веер	—	—	—	—	—	—	—	—

-  – желтые хроматофоры
-  – красные хроматофоры
-  – синяя окраска гиподермы
-  – могут отсутствовать или присутствовать не на всех конечностях
-  – отражающая свет исчерченность

Влияние света на окраску личинок (зоа VII) *Macrobrachium rosenbergii* исследовалось в эксперименте 5.13. После длительного пребывания в темноте (12 ч) личинки выглядели практически прозрачными (рис. 5.32 А). Наиболее заметными были красные хроматофоры, а синий элемент окраски практически отсутствовал. После размещения личинок под источником света их окраска быстро менялась. Уже через пятнадцать минут стало заметно, что гранулы красного пигмента существенно перераспределились по отросткам от центра хроматофоров к периферии и появилась интенсивная синяя окраска (рис. 5.32 Б). Личинки при этом стали выглядеть темнее. При дальнейшем пребывании на свету интенсивность синей окраски постепенно увеличивалась, а распределение пигмента в отростках красных хроматофоров стало равномерным.

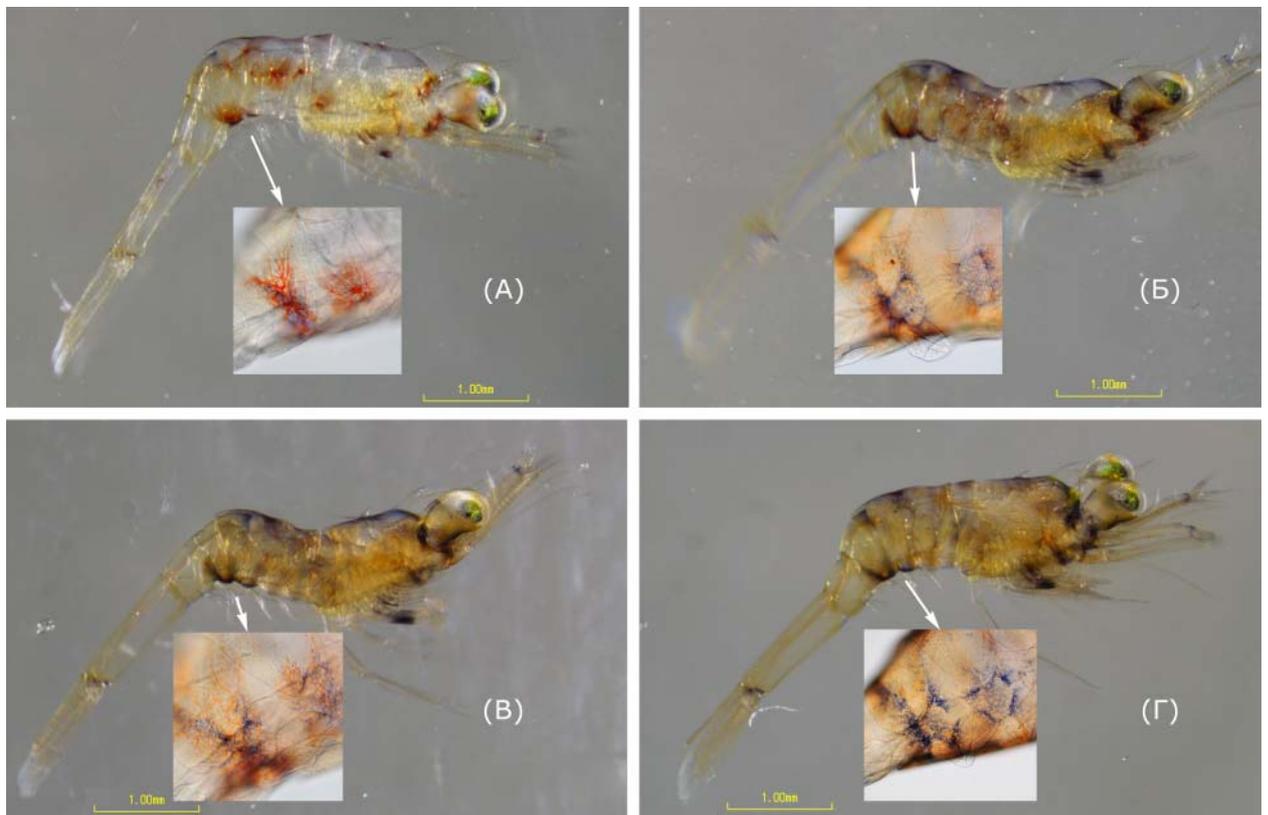


Рисунок 5.32 – Изменения в окраске зоза VII *Macrobrachium rosenbergii* после 12 ч пребывания в темноте при освещении 400 лк. Время экспозиции: А – 0 мин; Б – 15 мин; В - 1 ч; Г – 5 ч

5.3. Общие закономерности изменения окраски в постэмбриональном онтогенезе десятиногих ракообразных

Изменение и формирование окраски у молодых и взрослых особей десятиногих ракообразных – сложные процессы, зависящие от освещённости, цвета окружающего пространства (дна и субстратов), наличия в кормах достаточного количества астаксантина и т.д. Скорость изменения окраски зависит от интенсивности воздействия фактора и типа покровов особи. У видов с прозрачными покровами окраска может меняться быстро. В первую очередь это происходит за счет перераспределения пигмента в хроматофорах различного типа. Быстрые изменения в окраске позволяют видам корректировать ее в соответствии со временем суток, а также при резкой смене окружающего биотопа. Более длительные изменения связаны с накоплением пигментов и белков [Tume et al., 2009]. Для креветки *Macrobrachium tenellum* было показано, что интенсивность света влияет не только на степень раскрытия хроматофоров, но и на их количество [Vega-Villasante et al., 2015]. Такие длительные изменения окраски направлены на ее формирование в соответствии с усреднёнными показателями воздействия на особь цвета окружающего биотопа. У видов с непрозрачными покровами изменения в окраске происходят значительно медленнее, а существенные изменения обычно становятся заметны после прохождения особью линьки. Но и у этих видов также наблюдается постепенное формирование окраски в соответствии с окружающим особь биотопом. Благодаря многочисленным возможностям, позволяющим осуществлять модификацию окраски, как отдельная особь, так и популяция в целом могут проявлять значительную степень морфологической пластичности [McNamara, Milograna, 2015].

Как продемонстрировали выполненные исследования, планктонные стадии развития десятиногих ракообразных отличаются окраской от последующих бентосных этапов онтогенеза. Для планктонных стадий характерной чертой является наличие прозрачных покровов. Формирование окраски у планктонных личиночных десятиногих ракообразных демонстрирует большое разнообразие: от прозрачных личинок лангутсов до темной окраски личинок некоторых крабов, например личинок *Erimacrus isenbeckii*, с большим количеством меланофоров (рис. 3.15).

Зеркальные элементы в окраске как средство камуфляжа широко распространены среди позвоночных и реже встречаются среди беспозвоночных [Johnsen, 2003]. Подобные элементы были нами обнаружены у личинок крабоида *P. camtschaticus* и креветки *M. rosenbergii*. Желтые хроматофоры личинок и глаукотоз *P. camtschaticus* активно реагируют на освещённость. При интенсивном освещении пигмент в них распределяется по многочисленным отросткам, а в темноте происходит концентрация гранул пигмента в

центре хроматофора. Процесс диффузии пигмента на свету происходит на порядок быстрее, чем его концентрация в темноте. Аналогичную ярко выраженную реакцию на свет продемонстрировали красные хроматофоры и синяя окраска клеток гиподермы у личинок *M. rosenbergii*.

Ультрафиолетовое излучение может отрицательно, вплоть до летального эффекта, влиять на зоопланктон. Личинки *P. camtschaticus* в естественной среде постоянно держатся в толще воды, совершая вертикальные миграции [Shirley, Shirley, 1988]. Глаукотоеэ в начале стадии также активно плавают, отыскивая подходящий субстрат для оседания. Кроме того, личинки и глаукотоеэ обладают положительным фототаксисом и активно движутся в направлении источника света. Возможно, именно защита от солнечной радиации – основная функция, которую выполняют жёлтые хроматофоры у *P. camtschaticus*. Это подтверждает их активная реакция на свет. 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 четырёх тропических крабов. Кроме того, известно, что меланофоры и гуанофоры у личинок рыб защищают нервную систему и внутренние органы от воздействия ультрафиолета [Микулин, 2000]. Другим вариантом может быть использование зеркального элемента в окраске для камуфляжа, широко распространённого у рыб [Hetting, 1996; Микулин, 2000]. Зеркальные элементы в окраске личинок *M. rosenbergii* хорошо подходят на эту роль. Эти элементы сочетаются с красными хроматофорами и синими клетками гиподермы, которые реагируют на свет и могут совмещать функции камуфляжа и защиты от ультрафиолета.

В окраске зоэа *P. camtschaticus* и *P. platypus* преобладает красный цвет. У *P. camtschaticus* красные хроматофоры играют более существенную роль в формировании окраски личинок, чем жёлтые. У зоэа *P. platypus*, помимо красных хроматофоров, имеются окрашенные в насыщенный красный цвет внутренние органы. У обоих видов распределение пигмента в красных хроматофорах может меняться в зависимости от условий освещения, а окраска внутренних органов у *P. platypus* при этом остается неизменной.

Одной из главных функций окраски является маскировка особи, но при этом многие ракообразные имеют красную окраску, которая на поверхности совсем не выглядит удачным камуфляжем. Иначе обстоят дела в водной среде. В морской воде происходит быстрое поглощение лучей из красной части спектра [Показеев и др., 2010; Wozniak, Dera, 2007]. В результате ярко-красная окраска с увеличением глубины начинает выглядеть как серая и уже может выполнять роль покровительственной [Hetting, 1996]. Это является

причиной широкого распространения красной окраски среди глубоководных видов гидробионтов [Herring, 1996; Johnsen, 2003; 2005; Буруковский, 2010]. Красная окраска также характерна для видов, обитающих в условиях различной освещённости, таких как осуществляющие суточные миграции копеподы *Pareuchaeta norvegica* [Hege, Kaartvedt, 2006]. Особи видов, обитающих в планктоне у поверхности воды, часто или прозрачные, или имеют окраску, главной функцией которой является защита от негативного воздействия ультрафиолета. По-видимому, красная окраска личинок *P. camtschaticus* и *P. platypus* может совмещать покровительственную и защитную функции. При этом изменение распределения пигмента в красных хроматофорах в зависимости от интенсивности освещения позволяет личинкам корректировать её в соответствии с изменением окружающих условий. Окраска внутренних органов у личинок *P. platypus*, напротив, выступает в качестве покровительственной, например чтобы скрывать пищевые частицы в целях маскировки. Например, известно, что у глубоководных видов, добычей которых являются биолюминесцентные гидробионты, органы пищеварения окрашены (Johnsen, 2005).

Имеющиеся литературные данные о распределении личинок *P. camtschaticus* и *P. platypus* указывают на то, что они преимущественно обитают в диапазоне глубин от 5 до 50 м, совершают вертикальные миграции в течение суток, однако сведения о характере миграций носят противоречивый характер [Stevens (ed.), 2014]. Наличие существенных различий в окраске личинок камчатского и синего крабов может свидетельствовать о том, что личинки этих видов занимают различные экологические ниши. По-видимому, отсутствие жёлтых хроматофоров и наличие постоянно окрашенных внутренних органов у зоэа *P. platypus* может указывать на то, что в естественной среде личинки этого вида развиваются в условиях меньшей освещённости. Возможно, личинки *P. camtschaticus* больше тяготеют к верхним горизонтам, тогда как личинки *P. platypus* держатся на большей глубине. Таким образом, стратегия пространственного разделения этих видов, обитающих на одной территории, реализуется не только у взрослых особей, но может проявляться и на более ранних этапах жизненного цикла.

Существенных изменений на протяжении четырёх стадий зоэа ни у *P. camtschaticus*, ни у *P. platypus* не наблюдается. Окраска особей начинает меняться на стадии глаукотоз, а ее полная перестройка происходит на первых стадиях молоди. Эти изменения, по-видимому, диктуются переходом особей к бентосному образу жизни и изменениями в структуре покровов, которые становятся непрозрачными за счет происходящего обызвествления. Можно предположить, что переход к бентосному образу жизни делает защиту от ультрафиолета с помощью хроматофоров ненужной. В дальнейшем особи

приобретают буровато-красную окраску (рис. 3.12). Как уже упоминалось выше, лучи красного спектра в морской воде быстро поглощаются [Показеев и др. 2010; Wozniak, Dera 2007], и буро-красная окраска молоди, хорошо заметная у поверхности, на дне оказывается малозаметной.

Креветки *M. rosenbergii* – обитатели тропического региона. Личинки этого вида держатся ближе к поверхности, где наиболее высокая концентрация пищевых объектов, и, несомненно, подвергаются воздействию сильной солнечной радиации. Высокая скорость изменения окраски личинок *M. rosenbergii* при увеличении интенсивности освещения свидетельствует о её роли в защите личинок от ультрафиолетового излучения. По-видимому, у самых первых стадий эту функцию выполняют преимущественно желтые хроматофоры, которые напоминают жёлтые хроматофоры личинок *P. camtschaticus*. Затем основная роль переходит к синей окраске клеток гиподермы, которая в сочетании с красными хроматофорами окрашивает личинку в бурый цвет. Во второй половине личиночного развития важными элементами окраски являются зеркальные элементы, располагающиеся на бранхиостегитах и плеврах абдомена.

Хотя окраска личинок креветки и подвергается существенному развитию за личиночный период, эти изменения могут быть охарактеризованы как постепенные. Так же как и у *P. camtschaticus* и *P. platypus*, у *M. rosenbergii* переход к бентосному существованию сопровождается резкими изменениями окраски. Для первой стадии молоди (постличинки) характерно отсутствие выраженной окраски, и прозрачность становится основным элементом камуфляжа. У молоди исчезают зеркальные элементы. Окраска в основном формируется за счет красных хроматофоров и окрашенных в синий цвет клеток гиподермы. Первые стадии молоди *M. rosenbergii* преимущественно прозрачны, но у них формируется окраска внутренних органов, в частности брюшной нервной цепочки. Дальнейшие изменения в окраске молоди носят постепенный, плавный характер. Сначала формируется криптическая окраска, существенную роль в которой играют зеленовато-синие полосы, которые создаются красными хроматофорами и окрашенными в синий цвет клетками гиподермы. По мере роста молодёжь постепенно приобретает окраску, характерную для половозрелых особей, при этом в формировании окраски увеличивается роль пигментов, располагающихся непосредственно в кутикуле.

Окраска обладает большой морфологической пластичностью на уровне видов, популяций или даже особи. Изменение и формирование окраски у личинок, молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных зависят от многих внешних факторов, возраста и видовой принадлежности. Переход от планктонного к бентосному образу жизни в онтогенезе сопровождается существенными изменениями в окраске особи,

появлением одних и исчезновением других морфологических элементов, участвующих в её формировании. И хотя на стадии декаподита или первой стадии молоди у особи могут наблюдаться переходные элементы в окраске, эти изменения могут быть охарактеризованы как резкие или ступенчатые. Изменения окраски особей в период роста от молоди до половозрелой особи носят более постепенный и последовательный характер. Они часто связаны с увеличением толщины покровов, их обызвествлением, формированием элементов окраски, связанных с половым диморфизмом.

Личинки и ранняя молодь чаще всего имеют прозрачные покровы, а основным механизмом изменения окраски является перераспределение пигментов в хроматофорах. В результате у них наблюдается способность к быстрой реакции на изменения параметров окружающей среды. С ростом особи эта способность чаще всего уменьшается. Немаловажную роль в этом у многих видов играет появление утолщённых, непрозрачных, обызвествленных покровов. У видов с непрозрачными покровами изменение окраски под воздействием окружающей среды требует много времени и в значительной степени связано с процессами линьки.

В ходе проведённых нами работ было показано, что освещённость играет основную роль в регулировании интенсивности окраски личиночных стадий, тогда как для молоди и взрослых особей окраска определяется сочетанием двух факторов: цвета окружающего пространства (ёмкости или биотопа) и освещённости.

Выполненные эксперименты продемонстрировали, что при культивировании молоди и взрослых особей креветок и речных раков за счёт изменения условий содержания можно оказывать существенное влияние на окраску особей. Использование для культивирования ёмкостей чёрного цвета позволяет получить особей интенсивной темной окраски. Содержание в ёмкостях белого цвета, напротив, приводит к значительному осветлению окраски особей. Естественная окраска раков и креветок имеет положительную корреляцию с насыщенностью красного цвета, приобретаемого ими после термической обработки. Это позволяет получать товарную продукцию как минимум двух хорошо различимых вариантов окраски без использования красителей, что может быть востребовано в кулинарии и ресторанном бизнесе. Варьируя цвет ёмкостей содержания, интенсивность освещения и количество каротиноидов в кормах, в аквакультуре десятиногих ракообразных можно добиться существенных изменений окраски особей и повысить привлекательность и разнообразие товарной продукции.

Глава 6. РОЛЬ ЛИНОЧНЫХ ПРОЦЕССОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ

6.1. Особенности покровов и линьки у десятиногих ракообразных

Твёрдый экзоскелет является одной из ключевых особенностей артропод, способствовавшей их широкому распространению в водной и воздушной среде. Он имеет кутикулярное происхождение, выполняет защитную и опорную функции. Структуре и процессам формирования покровов ракообразных посвящён целый ряд фундаментальных обзоров [Stevenson, 1985; Felgenhauer; 1992; Horst, Freeman, 1993; Dillaman et al., 2013]. Кутикула ракообразных состоит из четырех слоев: эпи-, экзо- и эндокутикулы, минерализованных карбонатом кальция, и внутреннего мембранного слоя. Экзоскелет ракообразных представляет собой сложную структуру, отличающуюся уникальной биомеханической устойчивостью к растяжению и механическому воздействию. Характеристики кутикулы имеют многочисленные вариации как у представителей разных видов, так и на разных частях тела одной особи [Dillaman et al., 2013]. Примером тонкой некальцифицированной кутикулы могут служить покровы жабр, противоположностью которых является сильно минерализованная кутикула клешен десятиногих ракообразных. Эндокутикула планктонных личинок десятиногих ракообразных, как правило, не минерализована и значительно тоньше, чем у молоди и взрослых бентосных ракообразных; мембранный слой отсутствует [Christiansen, Costlow, 1982; Freeman, 1993]. Это типично для пелагических ракообразных вообще [Pütz, Buchholz, 1991], вероятно, потому, что увеличение энергетических затрат на плавание не позволяет сформировать более тяжёлую кутикулу.

Несмотря на явные преимущества, которые дают твёрдые, неподдающиеся растяжению внешние покровы, из их присутствия вытекает ряд ограничений. Наиболее важным из которых является то, что рост и изменения в морфологии особи становятся возможны только в результате линьки (смены кутикулярных покровов). В результате последовательных линек рост и развитие ракообразных оказываются дискретными (или ступенчатыми) процессами [Hartnoll, 2001]. Линьке предшествует процесс формирования новых покровов, выведение полезных веществ из старой кутикулы и её отслоение. После линьки новая кутикула остаётся мягкой и способна растягиваться. В этот короткий промежуток времени происходит увеличение размеров особи за счёт поглощения воды в пищеварительной системе и осмотического транспорта в жабрах [de Fur et al., 1985; Neufeld, Cameron, 1994]. Это приводит к многократному увеличению давления гемолимфы и обеспечивает расправление новых покровов [Magnum, 1992]. Для

большинства видов десятиногих ракообразных затвердевание покровов связано с процессом их кальцификации. Пути поступления используемого кальция в основном зависят от образа жизни животного. Для морских водных видов в процессе кальцификации кутикулы основное значение имеет поглощение ионов кальция через жаберную поверхность, а пища играет меньшую роль в поступлении кальция в организм. Наземные и пресноводные ракообразные хранят кальций в тканях. Таким образом, у них есть резервуар ионов кальция, доступный сразу после линьки. В этом случае полная минерализация новой кутикулы включает в себя ремобилизацию накопленного кальция, поглощение в жабрах и питание. Вклад каждого источника зависит от экологической ниши, занимаемой животным [Luquet et al., 2013]. У речных раков и наземных крабов специализированным органом хранения кальция являются гастролиты, располагающиеся на стенке желудка [Reynolds, 2002; Luquet et al., 2013].

На основании изменений, происходящих в эпидермальных и кутикулярных структурах, а также твёрдости кутикулы Драч [Drach, 1939] предложил разделить цикл линьки десятиногих ракообразных на пять основных периодов (А-Е) и многочисленные подпериоды. Эта система позже была доработана [Skinner, 1962; Drach, Tchernigovtzeff, 1967] и широко используется в исследованиях взрослых особей ракообразных [Charmantier-Daures, Vernet, 2004].

Линька и линочный цикл подробно изучены у взрослых представителей десятиногих ракообразных [Drach 1939; Skinner, 1962; Kurup, 1964; Drach, Tchernigovtzeff, 1967; Van Herp, Bellon-Humbert, 1978; Elorza, Dupré, 1996; Reynolds, 2002; Yamasaki-Granados, et al., 2012 и др.]. Несмотря на то, что внешние признаки каждого этапа могут существенно различаться между видами, основная их характеристика остаётся общей для всех десятиногих ракообразных [Smith, Chang, 2007].

Как и большинство циклических явлений в биологии, например репродуктивные циклы и сезонные миграции, цикл линьки в основном находится под контролем эндокринной системы [Smith, Chang, 2007; Chang et al., 2011]. В Y-органе, расположенном в сегменте максилл II, синтезируется экдизон – гормон линьки. Выделение, а, возможно, и синтез, гормона линьки тормозится нейрогормоном (МИН – moult inhibiting hormone). Его синтез происходит в X-органе, а накопление в синусовой железе, из которой гормон выделяется. Комплекс X-органа и синусовой железы располагается в глазном стебельке. В результате удаления или перетягивания глазных стебельков выделение МИН останавливается, прекращается торможение действия гормона линьки, что ускоряет наступление линьки. Циклические изменения, связанные с линькой, происходят не только в покровах –они также затрагивают анатомию, биохимию и физиологию других систем

органов [Yamaoka, Scheer 1970; Skinner 1985a, b; Chang, 1995; Моисеев и др., 2011]. Процесс линьки и подготовки к ней оказывает влияние и на поведение [Thompson, McLay, 2005; Mikami, 2005], и на пищевые потребности десятиногих ракообразных [Mantelatto, Christofolletti, 2001; Giménez et al., 2002; Schmidt et al., 2004]. У взрослых особей пресноводных видов в период подготовки и после линьки в рационе возрастает доля кормовых объектов с повышенным содержанием кальция [Цукерзис, 1989; Reynolds, 2002], в период до и после линьки особи прекращают питаться [Schmidt et al., 2004; Stevens, 2012; McLay, 2015], а в начале межлиночного периода у большинства видов наблюдается существенное увеличение рациона особи [Румянцев, 1974; Бродский, 1981; Цукерзис, 1989; Schmidt et al., 2004].

Пищевое поведение и его связь с линькой и линочными циклами достаточно подробно исследовано у молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных [Карпевич, Богорад, 1940; Uno, 1971; Lipcius, Herrnkind, 1982; Harpaz et al., 1987; Хмелева и др. 1997]. Значительно хуже эти вопросы изучены у личинок десятиногих ракообразных, вероятно, из-за их небольших размеров и малой продолжительности циклов линьки [Minagawa, Murano, 1993; Anger, 2001; Hayd et al., 2008]. Сходным образом обстоит ситуация с изучением линьки у личинок [Anger, 2001]. Полное или частичное описание циклов линьки выполнено для личинок *Brachyura* [Freeman, Costlow 1980; McConaugha 1980, Anger, 1983; Gueraoa et al., 2010], креветок *Caridea* [McNamara et al., 1980; Hayd et al., 2008] и *Homarus americanus* [Rao et al., 1973; Sasaki, 1984]. Подробные описания сделаны для ранней молоди речных раков [van Нерп, Bellon-Humbert, 1978] и креветок *Penaidea* [Huner, Colvin, 1979; Gao et al., 2017].

Следует отметить, что изучение линьки у личинок десятиногих ракообразных преимущественно выполнялось на теплолюбивых видах [Freeman, Costlow, 1980; Hayd et al., 2008; Gueraoa et al., 2010]. У таких видов промежутки между линьками оказываются короткими, что затрудняет исследования поведения особей. У видов, развитие личинок которых происходит при низких температурах, промежутки между линьками оказываются существенно больше. Использование в качестве объектов личинок холодноводных видов десятиногих ракообразных даёт возможность для выполнения более подробных исследований процессов, связанных с линочным циклом [Rao et al., 1973; Anger, 1983].

Покровы личинок тонкие и через них можно сравнительно легко наблюдать изменения, происходящие в эпидермисе и кутикуле. Однако из-за малой их структурированности оказывается невозможным использование для личинок классической схемы цикла линьки [Drach, 1939] и её последующих вариантов [Skinner, 1962; Drach, Tchernigovtzeff, 1967], которые разрабатывались для взрослых особей

ракообразных с многослойными плотными покровами. В связи с этим при исследовании личинок выделяются только основные стадии личиночного цикла (табл. 6.1) [Anger, 1983; Hayd et al., 2008; Gueraoa et al., 2010].

Таблица 6.1 – Периоды личиночного цикла для личиночных стадий десятиногих ракообразных [по данным Anger, 1983; Hayd et al., 2008; Gueraoa et al., 2010]

Периоды личиночного цикла	Описание
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.
Предличиночный период (D)	Подготовка к линьке
D ₀ - ранний предличиночный период	Характеризуется началом аполизиса – отделения эпидермальной матрицы от кутикулы
D ₁ . промежуточный предличиночный период	Появляются складки и инвагинации эпидермиса, необходимые для удлинения уже существующих и формирования новых щетинок и частей придатков тела
D ₂₋₄ - поздний предличиночный период	На поверхности эпидермиса щетинок и придатков тела появляется тонкая новая кутикула, а пространство между старой и новой кутикулой увеличивается
Линька (Е)	Сбрасывание старого экзuvia

При культивировании ракообразных наиболее уязвимыми являются ранние стадии постэмбрионального онтогенеза, характеризующиеся активным ростом и значительными морфологическими изменениями особей. Успешное прохождение этих стадий очень важно для успеха дальнейшего культивирования. Установление взаимосвязей между пищевым поведением и личиночным циклом на этих стадиях является одним из ключевых моментов для понимания динамики процессов развития особи и необходимо для создания эффективных биотехник культивирования десятиногих ракообразных. В качестве модельного объекта для исследования взаимосвязи пищевого поведения и процессов, связанных с личиночным циклом, нами был выбран *Paralithodes camtschaticus*. Личиночное развитие этого вида проходит при низких температурах, и личиночные стадии более продолжительные, чем у тепловодных видов, что создаёт возможность для подробного исследования личиночных циклов и динамики рационов.

6.2. Рост и личиночные циклы на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза *Paralithodes camtschaticus*

Личиночный цикл и особенности формирования новых покровов у личинок *Paralithodes camtschaticus* изучены нами в эксперименте 6.1 на стадии зоеа III-IV. В

результате выполненных исследований оказалось, что процессы аполизиса, формирования новой кутикулы, щетинок и других морфологических структур становятся заметны раньше на связанных с механической обработкой пищи мандибулах и максиллах I, чем на других придатках тела личинок. Например, в тот момент, когда процессы формирования новых покровов на тельсоне соответствуют D_0 подпериоду личиночного цикла, на мандибулах они уже могут быть отнесены к подпериодам D_1 - D_2 (рис. 6.1). Таким образом, наши наблюдения показали, что на разных участках тела личинок процессы формирования новых покровов происходят неодновременно. Сходные результаты по срокам формирования покровов на разных участках тела были получены и при исследовании взрослых особей краба *Callinectes sapidus* [Williams et al. 2003]. В исследовании показано, что процесс аполизиса и синтеза новых покровов у особи происходит не одновременно на всех участках тела. Позже всего процесс аполизиса происходит на жабрах особи. По мнению Ангера [Anger, 2001], аполизис начинается сначала на структурах, которые должны подвергнуться более существенным морфологическим изменениям, например в основании новообразующихся щетинок, шипов и придатков тела.

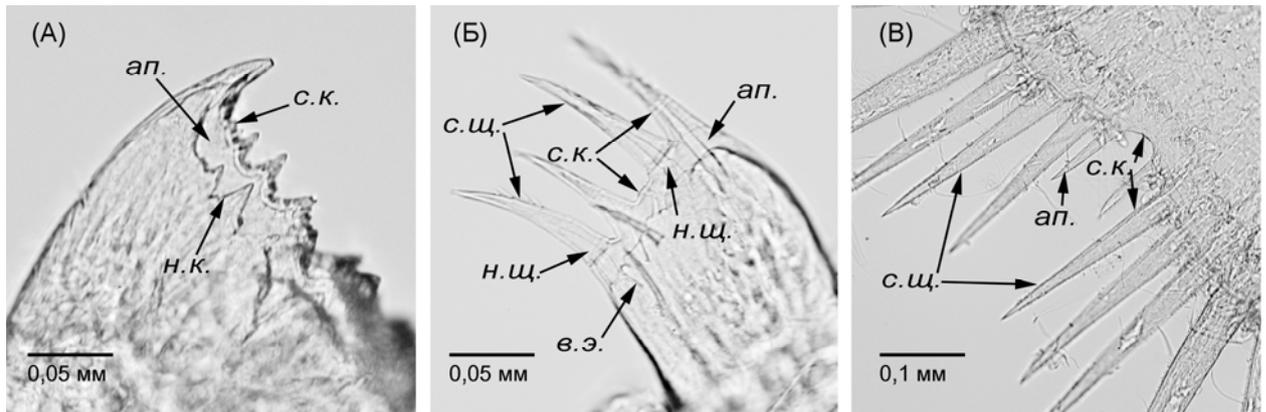


Рисунок 6.1 – Зоэа III крабоида *Paralithodes camtschaticus* за 5 суток до линьки: А – мандибула; Б – максиллула; В – тельсон. Условные обозначения: ап. – аполизис; с.к. – старая кутикула; с.щ. – старые щетинки; в.э. – впячивание эпидермиса; н.щ. – формирование новых щетинок; н.к. – формирование новой кутикулы

Идентификацию личиночных циклов у зоэа проводят оценивая состояние покровов на тельсоне личинок [Anger, 2001; Hayd et al., 2008; Guerao et al., 2010]. Наши исследования показали, что формирование новых покровов на максиллулах и мандибулах может опережать их развитие на тельсоне. Процессы аполизиса чётче видны на $m_x I$, чем на тельсоне (рис. 6.1). Для создания более полной картины при исследовании личиночных циклов необходимо оценивать формирование новых покровов на разных частях тела личинки. При рассмотрении вопросов питания аспект функционального состояния

ротовых придатков имеет определяющее значение. Максиллулы и мандибулы у личинок (зоа I-IV) *P. camtschaticus* играют основную роль в механической обработке пищи. Поэтому при рассмотрении динамики прохождения особями этапов личиночного цикла нами были выбраны максиллулы (рис. 6.2). Вместе с тем использование их I для контроля развития личинок в аквакультуре представляется нецелесообразным из-за трудоёмкости изготовления препаратов.

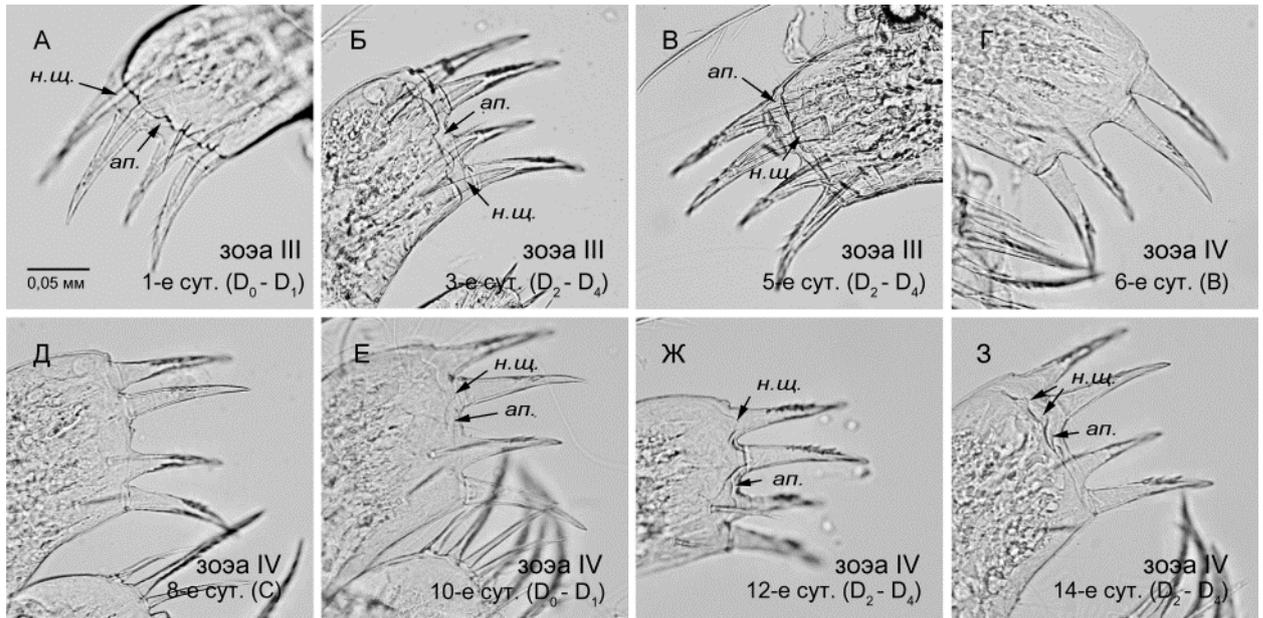


Рисунок 6.2 – Максиллулы зоа III и IV *Paralithodes camtschaticus*. На рисунке указаны сутки с момента начала наблюдений (14-е сут – начало массовой линьки на стадию глаукотоз), в скобках даны периоды личиночного цикла. Условные обозначения, как на рис. 6.1

Исследования их I показали, что у *P. camtschaticus* на стадии зоа самым длительным периодом личиночного цикла является предлиночный (D). Как на третьей, так и на четвертой стадии зоа на его долю приходилось 50–60% (5–6 сут) от общей продолжительности стадии (табл. 6.2). Во время предлиночного периода происходит аполизис старой кутикулы и формирование новых покровов и морфологических структур (рис. 6.2 А-В, Е-З). Межлиночный период (С) был короче предлиночного и составлял около 30–40% (табл. 6.2). Непосредственно линька (Е), ранний (А) и поздний (В) послелиночный периоды в цикле линьки у личинок короткие и продолжаются от нескольких минут (линька) до нескольких часов (поздний послелиночный период). Сходные с нашими результатами показатели продолжительности периодов личиночного цикла были получены при исследовании личинок краба *Hyas araneus* [Anger, 1983, 1987]: А-В – 10%; С – от 20 до 40%; D – от 50 до 70%.

Особенностью личиночного цикла на стадии зоа IV (рис. 6.2 Г-З) является формирование морфологических структур, характерных для стадии глаукотоз. Одним из

существенных отличий глаукотоз от зоэа является отсутствие питания на стадии глаукотоз. В связи с этим существенно отличается морфология ротовых конечностей. У глаукотоз участки конечностей и их щетиночное вооружение, обычно задействованные в обработке корма, существенно редуцированы. В частности, максиллулы оказываются лишены мощных щетинок (рис. 6.2 3). Отсутствие щетинок несколько затрудняет выделение в предлиночном периоде на стадии зоэа IV подпериодов, различия между которыми во многом строятся на процессе формирования новых щетинок. Сходная проблема была отмечена при исследовании личинок краба *Maja brachydactyla* [Guerao et al., 2010], в связи с чем авторы даже предлагали не выделять отдельно подпериоды D₁ и D₂ на последней личиночной стадии.

Таблица 6.2 – Рост, продолжительность личиночных стадий и периодов личиночного цикла у *Paralithodes camtschaticus* на стадии зоэа

Стадия зоэа	Продолжительность стадии, сут	Сумма градусо-дней, °С•сут	Длина карапакса*, мм (±SD)	Продолжительность периодов личиночного цикла, сут		
				A-B	C	D
I	8-9	57-64	1,4 (±0,1)	≈ 1	2-3	4-5
II	7-8	51-60	1,7 (±0,09)	»	2-3	3-4
III	7-9	54-67	1,9 (±0,08)	»	3	4-5
IV	10-12	82-98	2,0 (±0,18)	»	4-5	6-7

*Длина карапакса измерена от глазной вырезки до заднего края карапакса (без учета длины рострума и шипов на заднем крае)

Зафиксированное нами преобладание предлиночного периода в личиночном цикле личинок *P. camtschaticus* было установлено и у личинок других видов десятиногих ракообразных, в частности креветки *Macrobrachium amazonicum* [Hayd et. al., 2008] и краба *Maja brachydactyla* [Guerao et al., 2010]. У взрослых особей наблюдается иная картина распределения времени между периодами личиночного цикла. У них наибольшую продолжительность имеет межличиночный период C [Kurup, 1964; Elorza, Dupré, 1996; Reynolds, 2002; Yamasaki-Granados et al., 2012]. Именно в этот период и на ранних подпериодах предлиночного периода D взрослые ракообразные наиболее активно питаются [Reynolds, 2002], тогда как на поздних подпериодах предлиночного периода они чаще всего прекращают питаться [Karinen, Rice, 1974; Siegel, 1984; Duffy, Thiel, 2007].

В предлиночный период D происходит формирование новой кутикулы и морфологических структур (щетинок, конечностей и т.д.). По-видимому, преобладание предлиночного периода в личиночном цикле характерно для раннего постэмбрионального онтогенеза десятиногих ракообразных. Это связано с тем, что именно на этом этапе жизненного цикла особь активно растёт и, что особенно важно, претерпевает

существенные морфологические изменения. Наиболее ярко выражены эти тенденции развития на личиночных стадиях онтогенеза десятиногих ракообразных.

Рост на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза (зоэа, глаукотоз, молодь первой стадии) *P. camtschaticus* и его динамика исследованы в ходе экспериментов **6.2**. Аналогичные исследования выполнены для ранних стадий постэмбрионального онтогенеза *P. platypus* (эксперимент **6.3**).

На первой стадии зоэа личинки *P. platypus* были крупнее личинок *P. camtschaticus*. Это преимущество сохранялось на протяжении всего раннего онтогенеза (табл. 6.3). Увеличение длины карапакса у личинок *P. platypus* за четыре стадии зоэа составило 60%, а у *P. camtschaticus* 45%. Глаукотоз и молодь *P. platypus* также были крупнее. Карапакс молоди *P. platypus* оказался на 20 % крупнее, чем у молоди *P. camtschaticus*.

Средние показатели сухой массы особей *P. platypus* за весь период личиночного развития увеличились в 4,5 раза (рис. 6.3): с 0,19 мг в начале стадии зоэа I до 0,85 мг в конце стадии зоэа IV (рис. 6.4). Динамика изменения сухой массы у личинок *P. camtschaticus* была сходной (рис. 6.4). Масса личинок *P. camtschaticus* увеличилась в пять раз (с 0,099 мг до 0,52 мг). В среднем у личинок обоих видов прирост сухой массы за стадию в среднем составлял 25-35% (рис. 6.3, 6.4). Максимальное увеличение массы личинок у обоих видов зафиксировано на стадии зоэа III. Прирост сухой массы за стадию был достаточно равномерен, но после линьки на следующую стадию отмечалось снижение сухой массы тела особей. Эти потери были связаны со сбрасываемым во время линьки экзувием, масса которого составляет значительную долю массы тела особи. Сухая масса экзувия у личинок *P. camtschaticus* при линьке зоэа I на зоэа II составила 0,049 мг, зоэа II на зоэа III – 0,0704 мг, зоэа III на зоэа IV – 0,079 мг. В целом отношение массы экзувия к в общей массе тела личинки постепенно уменьшалось по мере развития. Так, на стадии зоэа I она составляет 29%, на стадии зоэа II – 26%, на стадии зоэа III – 20% от сухой массы личинки. Это является вполне закономерным поскольку объем и масса личинки увеличиваются быстрее, чем поверхность её тела, а плотность и толщина кутикулы на стадии зоэа остаются неизменными.

После линьки на стадию глаукотоз масса тела особей обоих видов снизилась, но затем масса снова увеличилась (рис. 6.3, 6.4). В дальнейшем на стадии глаукотоз наблюдалось непрерывное и постепенное снижение сухой массы тела особей (рис. 6.3, 6.4). Глаукотоз *P. camtschaticus* и *P. platypus* не питаются, и данное снижение сухой массы особей демонстрирует динамику расхода энергетических ресурсов, накопленных на стадии зоэа. Наблюдавшееся же увеличение массы особей в первые сутки после линьки является следствием формирования у особи новых покровов.

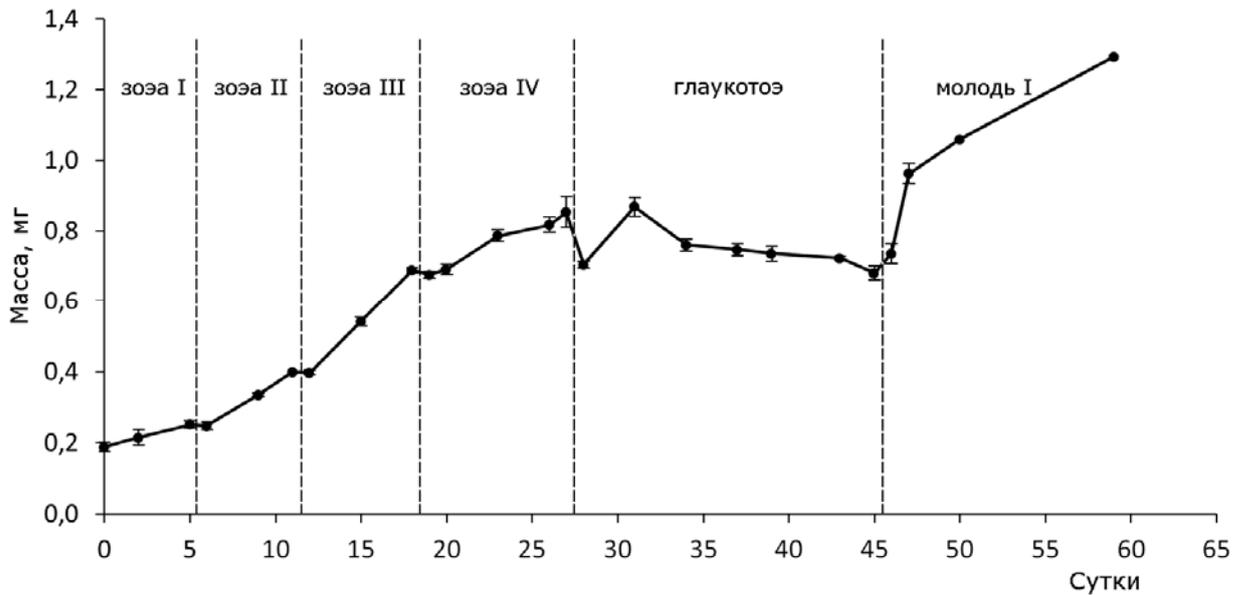


Рисунок 6.3 – Изменение сухого веса *Paralithodes platypus* на ранних стадиях. Вертикальные пунктирные линии отмечают период массовой линьки

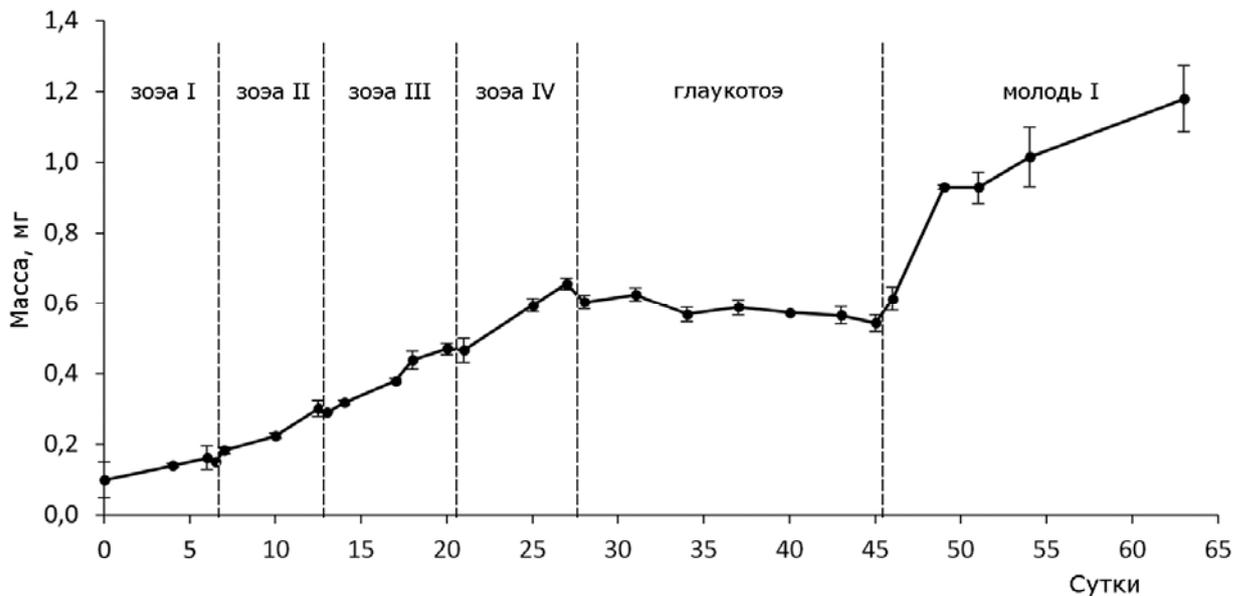


Рисунок 6.4 – Изменение сухого веса *Paralithodes camtschaticus* на ранних стадиях. Вертикальные пунктирные линии отмечают период массовой линьки

На стадии молодки наблюдалось резкое увеличение массы особей в первые двое суток после линьки (рис. 6.3, 6.4). При этом наблюдения за поведением особи не показали наличия высокой пищевой активности. Скачкообразный рост массы после линьки, как и в других случаях, связан с формированием новых покровов. Однако у молодки впервые в постэмбриональном онтогенезе происходит кальцификация покровов. В этот период у молодки первой стадии можно наблюдать, как покровы особи из полупрозрачных становятся белыми и непрозрачными.

Продолжительность ранних стадий развития у *P. platypus* и *P. camtschaticus* была практически одинаковой (различия составили не более 10%) (табл. 6.3). Полученные для

P. camtschaticus в этом эксперименте данные по продолжительности ранних этапов онтогенеза (табл. 6.3) соответствовали результатам, полученным нами и коллегами при проведении работ по культивированию ранних стадий *P. camtschaticus* с использованием искусственной и естественной морской воды [Kovatcheva et al., 2006; Ковачева, 2008; Ковачева и др., 2010].

По мере роста и развития особей у *P. platypus* и *P. camtschaticus* продолжительность межлиночных промежутков, рассчитанных в градусоднях, возрастала (табл. 6.3). Между стадиями зоэа это увеличение было более или менее равномерным, но для похождения стадии глаукотэ особям требовалось в 2-3 раза больше градусодней.

Таблица 6.3 – Показатели скорости роста крабидов *Paralithodes platypus* / *Paralithodes camtschaticus* на ранних стадиях онтогенеза [Ковачева, Борисов, Печёнкин и др., 2015]

Стадия	Продолжительность стадий, сут	Градусодни	Средняя температура, °С	Длина* карапакса (\pm SD), мм
Зоэа I	6-7 / 7-8	54 / 55	7,7 / 6,8	1,43 \pm 0,06 / 1,38 \pm 0,04
Зоэа II	6-7 / 6-7	59 / 57	8,4 / 8,2	1,6 \pm 0,06 / 1,5 \pm 0,05
Зоэа III	6-7 / 7-8	64 / 69	9,1 / 8,6	1,95 \pm 0,1 / 1,76 \pm 0,1
Зоэа IV	8-9 / 7-8	88 / 80	9,8 / 10,0	2,27 \pm 0,08 / 2,0 \pm 0,12
Глаукотэ	16-18 / 16-17	182 / 168	10,7 / 9,9	1,92 \pm 0,1 / 1,78 \pm 0,13
Молодь **	- / -	- / -	- / -	2,06 \pm 0,11 / 1,60 \pm 0,10

*Длина карапакса измерена от глазной вырезки до заднего края карапакса (без учета длины рострума и шипов на заднем крае), **ширина карапакса молоди

Как было отмечено выше, у личинок у *P. platypus* и *P. camtschaticus* в линочном цикле преобладает предлиночный период D. При этом динамику показателей сухой массы отличает равномерный рост в межлиночный период. После линьки отмечается снижение массы тела особей, что связано с утратой старых покровов. Наличие динамики сухой массы особей в межлиночный период необходимо учитывать при оценке показателей роста личинок, выполняемой при их культивировании. Для проведения измерений необходимо отбирать личинок в середине межлиночного периода – в начале раннего предлиночного периода (D). Проведение сравнения показателей массы особей для определения показателей прироста за стадию возможно только между особями, находящимися на одинаковых стадиях линочного цикла.

Дальнейший рост молоди *P. camtschaticus* исследовался в экспериментах 6.4 и 6.5. В ходе проведения эксперимента 6.4 по индивидуальному содержанию молоди *P. camtschaticus* установлены величины градусодней, необходимых для прохождения первых трех стадий развития молоди (табл. 6.4). Показатели прироста у особей в период

линьки с первой на вторую стадию составили 25% по ширине карапакса (табл. 6.4). После следующей линьки величина прироста увеличилась в обеих группах молоди до 30-45%, причем молодь, содержащаяся в садках, показала более значительную величину прироста (табл. 6.4). Следует отметить, что для завершения первой стадии развития потребовалось большее количество гадусодней, чем для прохождения второй стадии. При этом прирост по ширине карапакса на второй стадии оказался ниже, чем при переходе на третью стадию (табл. 6.4). По-видимому, такие показатели роста являются следствием того, что особь на первой стадии молоди проходит адаптацию к бентосному образу жизни, и эффективность её питания ещё значительно ниже, чем на следующих стадиях. Наблюдаемое увеличение продолжительности третьей стадии соответствует свойственной для большинства ракообразных тенденции постепенного удлинения межлиночных промежутков в ходе онтогенетического развития [Baiesco, 1967; Wahle, Fogarty, 2007; McLay, 2015].

Таблица 6.4 – Показатели роста молоди *Paralithodes camtschaticus* при индивидуальном содержании в искусственных условиях (эксперимент 6.4) и в садках в естественной среде (Японское море) (эксперимент 6.5) [Ковачева, Борисов, Печёнкин и др., 2017]

Стадия	Индивидуальное содержание в искусственных условиях			Содержание в садках в естественной среде	
	Продолжительность, градусодни	Ширина карапакса, мм (\pm SD)	Прирост, %	Ширина карапакса, мм (\pm SD)	Прирост, %
Глаукотоз	168	1,78 \pm 0,13	–	1,78 \pm 0,13	–
Молодь I	227	1,6 \pm 0,1	-10	1,6 \pm 0,1	-10
Молодь II	193	2 \pm 0,2	25	2 \pm 0,2	25
Молодь III	235	2,6 \pm 0,2	30	2,9 \pm 0,3	45
Молодь IV	–	–	–	4,5*	45
Молодь V	–	–	–	6,5*	45
Молодь VI	–	–	–	7,5*	33

*- расчётные данные

Тенденция к увеличению продолжительности межлиночных периодов (в градусоднях) отмечена и в эксперименте 6.8 у ранних стадий развития креветки *Pandalus latirostris* (табл. 6.5).

Таблица 6.5 – Продолжительность стадий развития молоди креветки *Pandalus latirostris* при индивидуальном содержании в искусственных условиях (эксперименты 6.8)

Стадия	Продолжительность, сут.	Продолжительность, градусодни
1	6,1 (\pm 0,36)	67 (\pm 4,0)
2	6,7 (\pm 0,45)	81 (\pm 5,4)
3	7,2 (\pm 0,56)	94 (\pm 7,8)
4	6,8 (\pm 0,52)	103 (\pm 7,9)
5	7,7 (\pm 1,0)	123 (\pm 17,6)

В естественных условиях в первое лето жизни средняя величина прироста (по ширине карапакса) за линьку у молоди *P. camtschaticus* составила в среднем 45% (табл. 6.4). Ширина карапакса особей увеличилась в 4,7 раза. За все время эксперимента 6.5 (общая продолжительность 500 суток) ширина карапакса молоди *P. camtschaticus* увеличилась в 10 раз (рис. 6.5, 6.6). Полученные результаты в целом соответствовали скорости роста молоди *P. camtschaticus*, рассчитанной по размерным классам для губы Дальнезеленецкая Баренцева моря [Дворецкий, 2011], и были выше, чем в аквариальных условиях [Борисов и др., 2004; Kovatcheva et al., 2006].

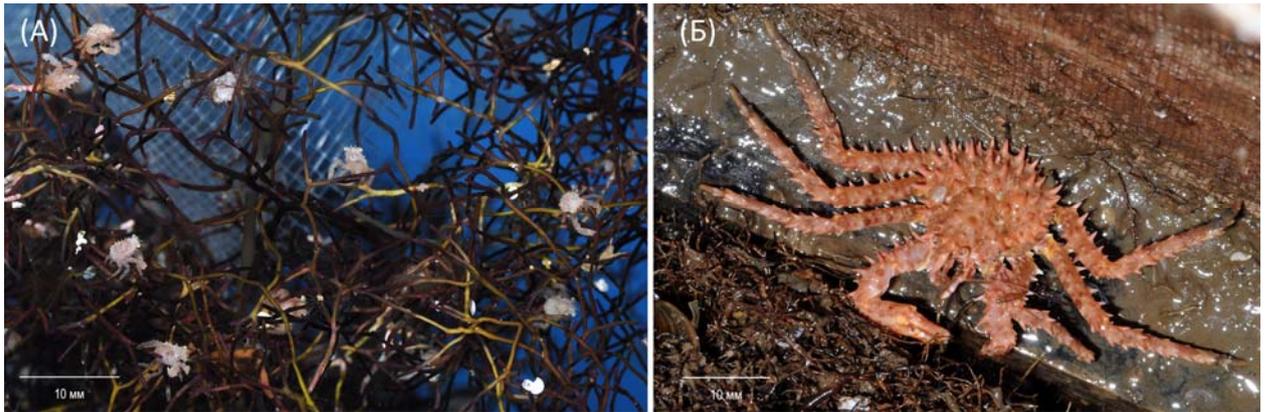


Рисунок 6.5 – Молодь *Paralithodes camtschaticus*: А - перед размещением в садки (молодь первой стадии); Б – через 500 суток (фото Печёнкина Д.С.)

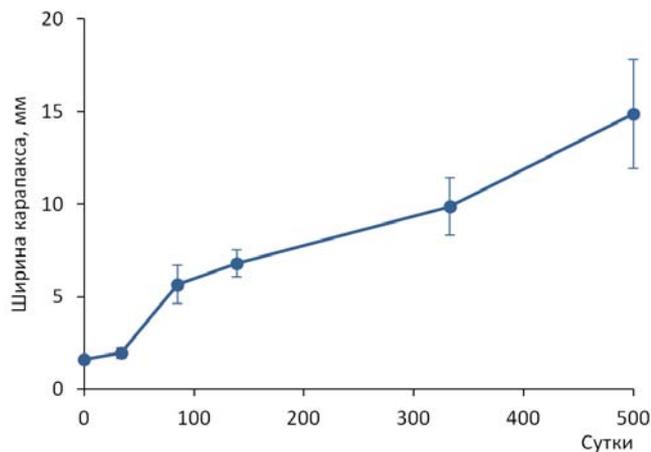


Рисунок 6.6 – Рост молоди *Paralithodes camtschaticus* в садках (Японское море)

Как показали наши исследования за первый год жизни молодь *P. camtschaticus* проходит 6-7 линек, а прирост по ширине карапакса за стадию составляет от 25 до 45%. По данным С.А. Кузьмина и Е.Н. Гудимова [Кузьмин, Гудимова, 2002] в Баренцевом море, прирост молодых самцов *P. camtschaticus* с шириной карапакса более 100 мм составляет в среднем 16,25% (SD±8%), а частота линек – 1 раз в год. По мере дальнейшего увеличения размера величина прироста продолжает уменьшаться [Кузьмин, Гудимова, 2002]. Из этого хорошо видно, как сокращается с увеличением размера особи величина

относительного прироста и увеличивается продолжительность межлиночных периодов. В целом для жизненного цикла *P. camtschaticus*, так же как и для других ракообразных [Baiesco, 1967; Wahle, Fogarty, 2007; McLay, 2015], характерно происходящее по мере роста особи увеличение межлиночных периодов и снижение величины прироста за линьку. Однако в течение определённых этапов развития, как это происходит у первых стадий молоди *P. camtschaticus*, действительные показатели могут не совпадать с ожидаемыми. Это связано с особенностями прохождения онтогенеза вида. Кроме того, существуют колебания в частоте линек и величине прироста, зависящие от сезона и температуры среды.

6.3. Динамика потребления пищи и ее связь с линочными процессами на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза *Paralithodes camtschaticus*

Исследование динамики суточного рациона личинок *Paralithodes camtschaticus* на стадиях зоэа III-IV выполнено в ходе эксперимента 6.6 [Борисов, Кряхова, 2014].

Существенных изменений в потреблении корма (науплии *Artemia* sp.) личинками на протяжении стадии зоэа III отмечено не было (рис. 6.7). Потребление корма сократилось в период линьки на стадию зоэа IV. Снижение в среднем составило 20–30%. В этот период потребление корма личинками было статистически значимо меньше, чем в сутки до ($p < 0,022$; t-критерий Стьюдента для двух связанных групп) и после ($p < 0,0004$) линьки.

Продолжительность стадии зоэа IV *P. camtschaticus* в эксперименте колебалась от 10 до 13 сут и в среднем составила 11 сут. Потребление корма личинками в начале стадии зоэа IV было выше, чем на стадии зоэа III (рис. 6.7). Эти изменения были статистически значимы ($p < 0,0004$). Активней всего личинки питались в первой половине и в середине стадии зоэа IV. За 3-4 сут до линьки на стадию глаукотэ наблюдалось постепенное снижение потребления корма личинками. Минимальные показатели потребления корма особями были зарегистрированы в день линьки на стадию глаукотэ (рис. 6.7). Они также были более чем в два раза ниже, чем во время линьки личинок на стадию зоэа IV.

Потребление корма личинками на стадии зоэа III в среднем составило 27 науплиев в сут, Зоэа IV поедали в среднем по 30 науплиев в сутки, а суммарное потребление корма на стадии зоэа IV составило 303 ± 26 науплиев на особь. Полученные нами результаты оказались несколько ниже, чем данные по размеру рациона (33,2 и 41,8 науплиев в сут соответственно) полученные при исследовании групп личинок *P. camtschaticus* [Epelbaum, Kovatcheva, 2005; Kovatcheva et al., 2006]. Это может быть следствием того, что выполненные ранее эксперименты не учитывали динамику потребления корма на

протяжении всей стадии. Особенно показательна существенная разница для стадии зоэа IV, в конце которой у личинок нами было отмечено существенное снижение потребления корма.

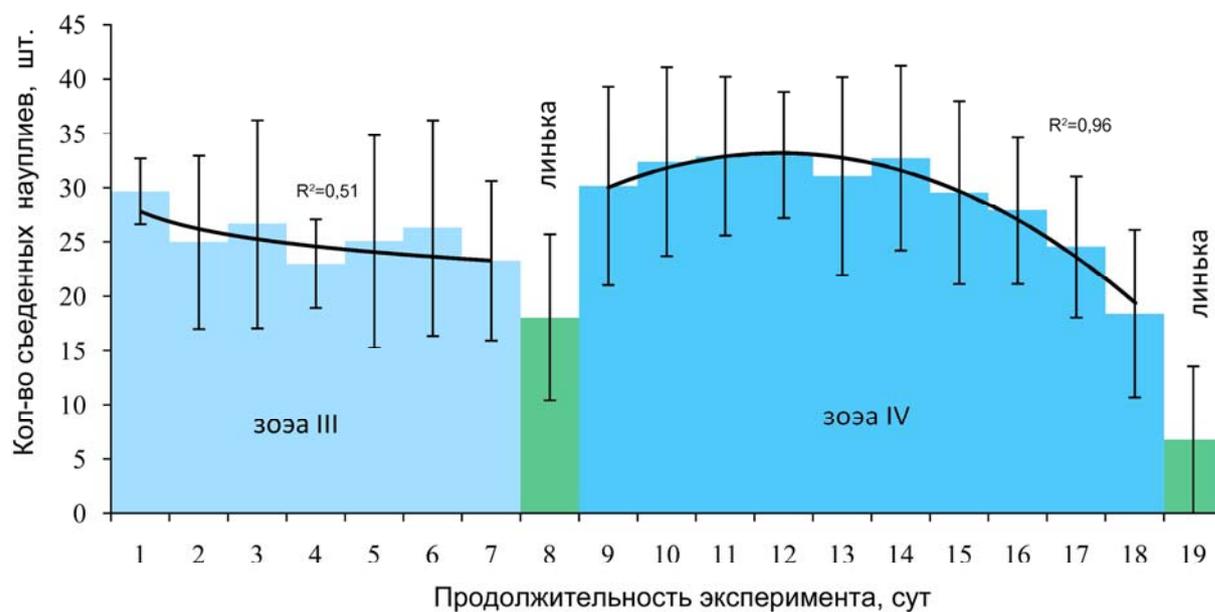


Рисунок 6.7 – Динамика суточного потребления корма личинками *Paralithodes camtschaticus* на стадиях зоэа III – IV

Исследование динамики потребления корма молодью *P. camtschaticus* выполнено в эксперименте 6.7 на промежутке конец первой – середина третьей стадии. Для прохождения второй стадии молодью в среднем потребовалось 17,5 сут (при минимуме – 13 сут и максимуме – 21 сут). Общее потребление корма одной особью за стадию составило 998 ± 228 науплиев, что соответствовало среднему рациону 57 науплиев в сутки. Активней всего молодью поедала корм в середине периода между линьками (рис. 6.8). Перед линькой на третью стадию наблюдалось плавное снижение потребления корма. Особенно заметным снижением пищевой активности стало в последние двое суток (рис. 6.8). Непосредственно в день линьки отдельные особи полностью отказались от пищи. Потребление корма молодью в течении суток когда происходила линька было минимальным за все время проведения эксперимента (рис. 6.8). Очень низкими были также показатели потребления корма особями за сутки до линьки. Средние значения рационов особей накануне и в день линьки хотя и различались почти в два раза, но эти различия не были статистически значимы ($p=0,098$). Это было обусловлено существенным разбросом в размере индивидуальных рационов особей в этот промежуток времени. Потребление корма за первые сутки второй стадии было

Потребление молодью корма на третьей стадии значительно возросло. В начале третьей стадии особи потребляли в среднем (без учёта дня линьки) 77 науплиев в сутки. Уже в первые после линьки сутки потребление корма было в несколько раз больше чем в период линьки и было статистически значимо выше, чем рацион особей накануне линьки ($p < 0,000001$; t-критерий Стьюдента для двух связанных групп). На вторые и третьи сутки после линьки потребление корма достигло средних показателей для третьей стадии (рис. 6.8) и при этом было статистически значимо выше чем в начале второй стадии ($p < 0,0001$).

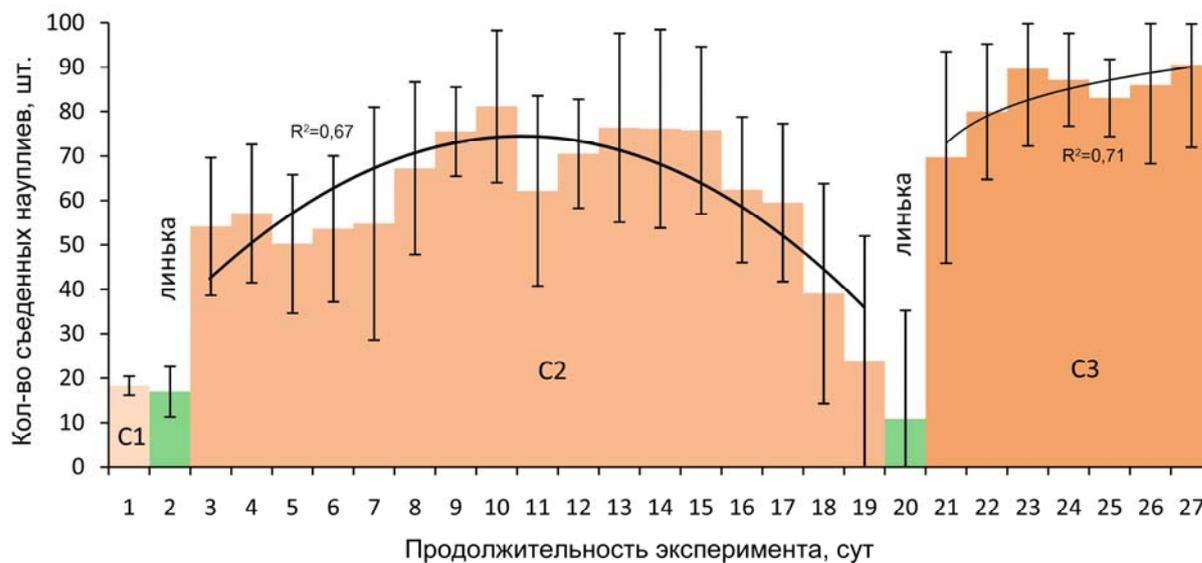


Рисунок 6.8 – Динамика суточного потребления пищи молодью *Paralithodes camtschaticus*.
C1 – первая стадия; C2 – вторая стадия; C3 – третья стадия

Сопоставление результатов исследований динамики линочного цикла у личинок *P. camtschaticus* с динамикой потребления ими пищи показало, что максимальные показатели суточных рационов у личинок зоза III и IV приходятся на начало предлиночного периода. Максимальные значения потребления корма у зоза IV мы наблюдали в середине и первой половине линочного цикла (рис. 6.7). Молодь II *P. camtschaticus* больше всего кормов потребляла в середине линочного цикла (рис. 6.8). К концу стадии наблюдалось постепенное снижение рациона. Для предлиночного периода характерной чертой является апполизис. Происходящее при апполизисе расслоение покровов на ротовых конечностях теоритически может быть причиной снижения пищевой активности. Однако наши исследования личинок показали, что даже когда у личинок наблюдалось расслоение старых и новых покровов, а новые щетинки были уже хорошо сформированы (рис. 6.2 Б, В, Ж, З), потребление пищи ими остаётся на высоком уровне (рис. 6.7). Можно заключить, что процессы формирования новых покровов и щетинок в начале и середине предлиночного периода (D) у личинок *P. camtschaticus* не оказывают существенного влияния на способность личинок к захвату, обработке и потреблению

пищевых объектов. Влияние приближающейся линьки начинает ощущаться в конце предлиночного периода (D). В этот период наблюдалось снижение пищевой активности как у зоэа IV, так и у молоди *P. camtschaticus*. При этом снижение потребления пищи как накануне так и в день линьки у личинок было выражено значительно слабее. Потребление корма всегда было минимальным в день линьки. Значительное снижение потребления пищи в период линьки, по всей видимости, является свидетельством прекращения питания в этот период. Питание особи особи непосредственно во время линьки не возможно, а в ранний (A) и поздний постлиночные периоды (B) покровы и структур желудка и мельницы мягкие [Drach, 1939; Anger, 2001; Hayd et. al., 2008], что затрудняет питание особи. Многие авторы наблюдали схожую, с описанной нами, динамику потребления корма на протяжении линочного цикла у личинок [Kurata, 1960; Anger, Dietrich, 1984; Minagawa, Murano, 1993], молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных [Uno, 1971; Lipcius, Herrnkind, 1982; Matsuura, Takeshita, 1990; Карпевич, Богорад, 1940; Хмелева и др. 1997].

Следует отметить, что в наших наблюдениях были отмечены существенные отличия в динамике потребления пищи у личинок в сравнении с молодью. Снижение суточного рациона в день линьки у личинок было относительно небольшим (рис. 6.7), тогда как молодь в день линьки в ряде случаев полностью отказывалась. Кроме того, мы не наблюдали заметного снижения потребления корма в конце стадии зоэа III (рис. 6.7). Интересно, что в эксперименте Курата [Kurata, 1960], выполненном на смешанной группе личинок зоэа I и II, даже наблюдался небольшой постепенный рост рациона к концу стадии, что возможно было следствием увеличения рациона личинок после перехода на вторую стадию. Значительное снижение рациона в конце стадии зоэа IV по сравнению со стадией зоэа III обусловлено переходом личинки на стадию глаукотое, которая не питается. Этот переход сопровождается масштабными морфологическими не только в ее внешней морфологии, но и во многих внутренних системах организма [Abrunhosa, Kittaka, 1997a, b; Epelbaum et al., 2006], многие из которых не связаны непосредственно с линькой.

Можно предположить, что прекращение питания в линочном цикле связано не только непосредственно с линькой как с моментом сбрасывания покровов, но и с комплексом факторов подготовки организма к нему и затвердением покровов после линьки. Тонкие покровы личинок, по-видимому, являются причиной, как скоротечности самого процесса линьки, так и их затвердения после него. В результате длительность перерыва в питании у них не превышает нескольких часов, а снижения рациона в день линьки со стадии зоэа III на стадию зоэа IV составляет всего 25%. У молоди с более толстыми кальцифицированными покровами пауза в питании вызванная линькой

увеличивается и при переходе со второй на третью стадию и составляет около суток. В дальнейшем по мере роста особи продолжительность паузы питания увеличивается, и у взрослых особи *P. camtschaticus*, по нашим наблюдениям и данным других авторов [Левин, 2001; Загорский, Васильев, 2012; Stevens, 2012], может составлять нескольких недель до и после линьки.

6.4. Линька как фактор, определяющий динамику онтогенеза десятиногих ракообразных

Непосредственно процесс линьки происходит очень быстро и за это время происходит развёртыванием уже подготовленных щетинок, конечностей, выростов тела и увеличением его объёма за счёт проникновения воды в тело особи. Однако подготовка к линьке занимает существенную часть межлиночного цикла, когда происходит постепенное формирование новых покровов, развитие зачатков новых морфологических элементов, накопление или расходование энергетических резервов. Таким образом, формируется связанное с линькой сочетание постепенных и ступенчатых изменений происходящих в онтогенезе десятиногих ракообразных, дополняющих друг друга. Эти процессы регулярно повторяются в онтогенезе десятиногих ракообразных, что формирует циклическую цепочку последовательных, постепенных и ступенчатых изменений. Однако протяжённость (амплитуда) периодов изменяется в процессе онтогенеза особи. Даже несмотря на краткость процесса линьки на протяжении онтогенеза, у десятиногих ракообразных все равно отчётливо прослеживается тенденция к увеличению его: от нескольких секунд – минут у личинок, до минут – десятков минут у молоди, а у крупных взрослых особей его продолжительность может достигать часа и более [Хмелева, Голубев, 1984; Борисов, Кряхова, 2014; Anger, 2001 и др.]. Аналогичная ситуация наблюдалась нами и другими исследователями и для других этапов линочного цикла, что подтверждает вывод, сделанный Маклеем [McLay, 2015], что размер особи является основной переменной, которая заставляет циклы линьки становиться все длиннее и длиннее. Скорость линочных процессов зависит от толщины покровов и размера особи. Особям с более толстыми покровами и крупным особям необходимо большее количество энергетических ресурсов и времени на формирование структур новых покровов и подготовку к росту. Однако в онтогенезе особи меняется не только продолжительность периодов линочного цикла, но и их соотношение. Как показали наши исследования [Борисов, Кряхова, 2014] и работы других авторов [Anger, 1983, 1987; Hayd et al., 2008; Guerao et al., 2010] на личиночной стадии жизненного цикла десятиногих ракообразных в линочном цикле преобладает предлиночный период D, на протяжении которого

происходит формирование новых покровов и структур. У взрослых особей доля предлиночного периода D сокращается, а большую часть линочного цикла занимает межлиночный период C [Kurup, 1964; Elorza, Dupré, 1996; Reynolds, 2002; Yamasaki-Granados et al., 2012], а у видов, которые проходят в своём развитии терминальную линьку, например, у краба *C. opilio*, период C является конечным состоянием взрослых особей [Hartnoll, 1985, Skinner, 1985a, b]. Преобладание на ранних этапах онтогенеза предлиночного периода, по нашему мнению, обусловлено активным ростом и происходящими существенными изменениями в морфологии. У взрослых особей скорость роста снижается, а основная часть времени между линьками оказывается задействована на накопление энергетических ресурсов для выполнения репродуктивных функций.

Изменения связанные с линочным циклом простирается далеко за пределы простого увеличения размеров особи и смены покровов, также происходят в анатомии, биохимии, физиологии других систем органов, поведении и потреблении пищи [Моисеев и др., 2011; Yamaoka, Scheer 1970, Skinner 1985a,b; Chang, 1995; Thompson, McLay, 2005; Mikami, 2005; Mantelatto, Christofolletti, 2001; Giménez et al., 2002; Schmidt et al., 2004]. Следствием линочных процессов является изменение в характере питания вплоть до полного его прекращения в период линьки [Левин, 2001; Загорский, Васильев, 2012; Stevens, 2012; Борисов, Кряхова, 2014]. Морфологические изменения происходящие в процессе линьки могут приводить к изменению типа движения особи (см. главу 3). Кроме того, мягкие покровы после линьки приводят к существенному снижению защищённости особи, что, особенно в условиях аквакультуры, является одной из основных причин возникновения и обострения внутривидового хищничества (каннибализма) (см. главу 8). Таким образом, наличие нерастяжимых покровов и процесс линьки являются для десятиногих ракообразных основными факторами, определяющими динамику большинства изменений как в морфологии, так и в поведении особей.

Интенсивность питания – один из важнейших энергетических показателей, характеризующих физиологическое состояние особи, он также является определяющим показателем эффективности при выращивании видов в аквакультуре. Полученные нами [Борисов, Кряхова, 2014] и другими авторами сведения о связи динамики потребления пищи и линочных процессов у личинок [Kurata, 1960; Regnault 1969; Anger, Dietrich 1984; Anger et al., 1989; Minagawa, Murano, 1993a; Anger, 2001; Hayd et al., 2008], молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных [Румянцев, 1974; Бродский, 1981; Цукерзис, 1989; Hill, Wassenberg, 1992; Schmidt et al., 2004; Левин, 2001; Загорский, Васильев, 2012; Stevens, 2012], показали, что динамика потребления корма оказывается тесно связана с линькой. Имеющиеся данные позволяют выделить следующие общие для десятиногих

ракообразных закономерности: потребление корма достигает максимума в середине и в первой половине линочного цикла; в предлиночном периоде (D) линочного цикла происходит плавное снижение потребления корма; во время линьки и у взрослых особей до и после нее особь не питается; в конце позднего послелиночного периода после отвердения покровов происходит резкое увеличение потребления корма. Наблюдаемые изменения в потреблении корма являются плавными в период между линьками, тогда как прекращение питания во время линьки и резкое (ступенчатое) восстановление пищевой активности после затвердения покровов могут рассматриваться как дискретные. Как показали наши исследования динамику потребления корма на протяжении линочного цикла у планктонных стадий *P. camtschaticus* в сравнении с молодью отличает большая равномерность. Мы связываем это с отсутствием кальцификации покровов и скоротечностью линочных процессов у личинок. Рост особей в постларвальном периоде сопровождается увеличением периодов между линьками и продолжительности паузы в питании до и после линьки. Последнее может быть использовано в аквакультуре при расчёте рационов особей и отборе особей находящихся в предлиночном состоянии.

Периоды онтогенеза десятиногих ракообразных, связанные с метаморфозом, требуют особого внимания. В эти моменты равномерность протекания циклической последовательности постепенных и ступенчатых изменений нарушается и происходит скачкообразный переход, сопровождающийся кардинальными перестройками в морфологии, физиологии и поведении. Это сопровождается и изменениями пищевого поведения особи, вплоть до полного отказа от питания, например, на стадии глаукотоз у *Lithodidae*. Поэтому этапы онтогенеза десятиногих ракообразных, связанные с метаморфозом, афагией, лецитотрофным питанием, сопровождаемые существенными изменениями в морфологии и поведении, следует рассматривать как более высокий уровень ступенчатых изменений в онтогенезе. Эти процессы хотя и совпадают непосредственно с процессом линьки, но играют в развитии особи особую роль, а для аквакультуры данные процессы являются основными этапами в культивировании видов.

Глава 7. ТАКСИСЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ПРОСТРАНСТВЕ ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ НА РАЗЛИЧНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

Поведенческие реакции организмов на свет – фототаксис и на притяжение земли – геотаксис отмечены у многих десятиногих ракообразных. Особенно важную роль они играют на личиночных стадиях развития [Forward et al., 1984; Epifanio, Cohen, 2016; Kunze et al., 2013]. От этих поведенческих механизмов зависит ориентация организмов в пространстве, их вертикальные и горизонтальные миграции и, как следствие, пространственное распределение [Thorson, 1964; Sulkin, 1984; Forward et al., 1984; Naylor, 2006; Kunze et al., 2013; Epifanio, Cohen, 2016].

Молодь и взрослые особи десятиногих ракообразных в большинстве своём ведут донный или придонный образ жизни. Чтобы укрыться от хищников, они строят норы или выбирают естественные укрытия [Gherardi, 2002; Childress, Jury, 2006]. При этом при выборе и строительстве убежищ важную роль играет ориентация особи на тактильные раздражения от соприкосновения с субстратом – тигмотаксис.

Личинки десятиногих ракообразных реагируют на широкий диапазон длин световых волн, хотя реакция и ее интенсивность, по-видимому, может отличаться у разных видов [Forward 1976a, 1987, Forward, Douglass, 1989]. На интенсивность и даже направление двигательного ответа личинок могут оказывать влияние и многие другие факторы. Например, личинки, длительное время находившиеся в темноте, обычно обладают положительным фототаксисом, тогда как особи, пребывавшие на ярком свете, могут переключаться на отрицательный фототаксис [Sulkin 1984, Forward 1989]. Кроме того, физиологическое состояние личинок может влиять на их реакцию на свет и давление, например у голодных личинок краба *Rhithropanopeus harrisi* отмечено увеличение интенсивности фототаксиса [Cronin, Forward, 1980]. Это изменение фотоответа приводит подъёму личинок в толщу воды, что увеличивает их шансы столкнуться с пищевыми объектами. Изменение в освещении часто воспринимается личинками как сигнал тревоги о появлении крупных хищников, таких как рыбы. Когда интенсивность света внезапно уменьшается, личинки реагируют быстрой двигательной реакцией, стремясь покинуть затенённый участок [Forward 1976b, 1977, 1986]. В отсутствии света основным регулятором положения личинки в тоще воды выступает геотаксис [Sulkin, 1973; 1984]. У большинства видов на ранних стадиях развития отмечается отрицательный геотаксис, и они имеют тенденцию концентрироваться у

поверхности [Epifanio, Cohen, 2016]. Такое поведение может усиливаться после увеличения гидростатического давления или уменьшения интенсивности света. Тип ответа на действие света и земного притяжения – характер фото- и геотаксиса – зависит не только от видовой принадлежности животного, но может меняться в процессе онтогенеза [Forward, Costlow, 1974; Sulkin, 1984; Adams, Paul, 1999; Forward et al., 1997; Epifanio, Cohen, 2016].

Несмотря на то, что выполнено много исследований реакций фототаксиса и геотаксиса у личинок крабов *Brahyura* [Forward, Costlow, 1974; Sulkin, 1975; Bigford, 1979; Cronin, Forward, 1980; Sulkin, 1984; Forward, Buswell 1989 Forward et al., 1997 и др.], только несколько работ посвящено личинкам крабоидов сем. *Lithodidae* [Shirley, Shirley, 1988; Adams, Paul, 1999].

подавляющая часть этих работ была направлена на исследование закономерностей влияния таксисов на распределение десятиногих ракообразных в природе. Тогда как фототаксис, несомненно, может являться мощным фактором управления распределением ранних стадий десятиногих ракообразных при их культивировании в искусственных условиях. Успех культивирования десятиногих ракообразных во многом зависит от эффективности использования особями пространства ёмкостей и водоёмов. С другой стороны, при проведении таких технологических операций, как вылов, пересадка или кормление возникает необходимость в концентрации особей. В этой связи исследование механизмов, определяющих распределение десятиногих ракообразных в пространстве, имеет важное значение для создания новых и интенсификации уже имеющихся биотехник культивирования видов.

7.1. Фото- и геотаксис на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза

Использование горизонтальной камеры в эксперименте 7.1 позволило исключить влияние геотаксиса на результаты исследований фототаксиса ранних стадий постэмбрионального онтогенеза *Paralithodes camtschaticus*. Кроме того, горизонтальная камера сделала возможным сопоставление результатов экспериментов, выполненных с планктонными (зоэа), планктонно-бентосной (глаукотэ) и бентосными (молодь) стадиями онтогенеза *P. camtschaticus*.

В ходе экспериментов большинство особей на всех четырёх стадиях зоэа I-IV сразу реагировали на появление источника света и начинали активно двигаться в его направлении. На всех стадиях зоэа при высоких и средних интенсивностях света – 2×10^{13} (освещённость 1000-2000 лк) и 4×10^{10} (освещённость 2-4 лк) квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$ – личинки двигались исключительно в направлении источника света и через 10 мин большая часть

личинки (зоэа I-IV) находилась уже вблизи источника света (рис. 7.1, 7.2). Различия в распределении личинок были статистически значимы ($p \geq 0,1$; тест Манна-Уитни). При низкой интенсивности света (8×10^7 квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$) (менее 0,01 лк) зоэа I-IV перемещались как в направлении источника света, так и в противоположную ему сторону. Однако большая часть личинок спустя 10 мин экспозиции все же располагалась в ближайшей к источнику света половине экспериментальной камеры ($p \leq 0,004$; тест Манна-Уитни), тогда как в полной темноте различия между количеством личинок, переместившихся в правую и левую часть камеры, не были статистически значимыми ($p \geq 0,3$; тест Манна-Уитни).

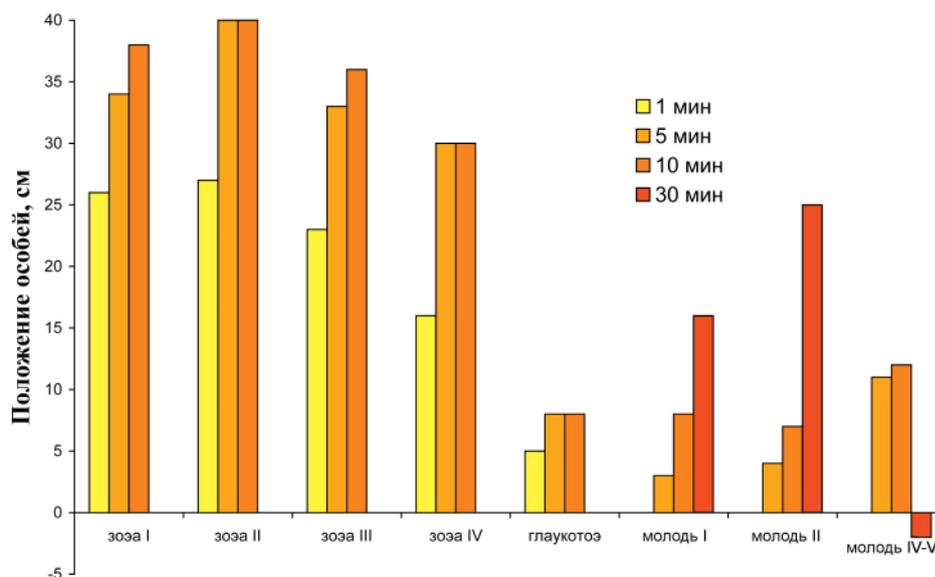


Рисунок 7.1 – Реакция на свет интенсивностью 2×10^{13} квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$ (1000-2000 лк) *Paralithodes camtschaticus* на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза

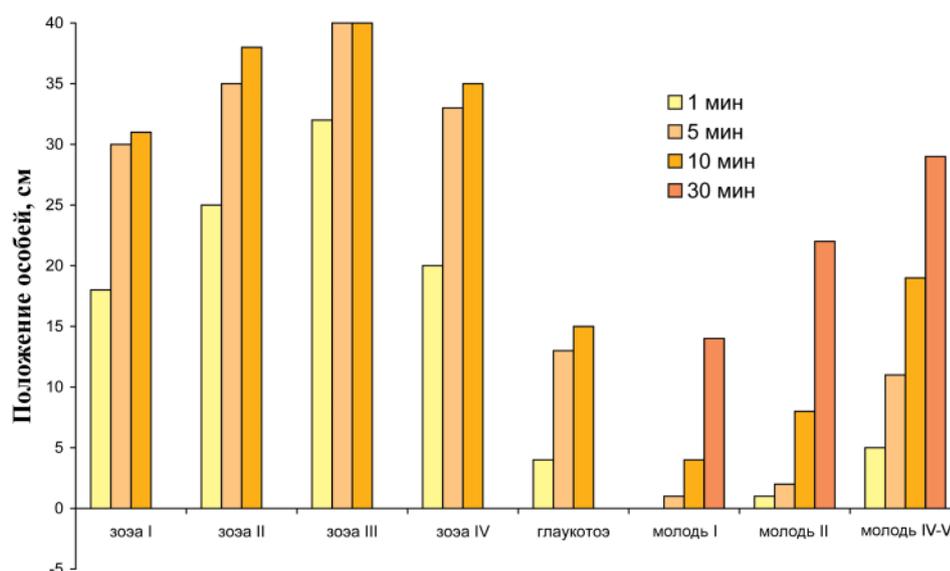


Рисунок 7.2 – Реакция на свет интенсивностью 4×10^{10} квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$ (2-4 лк) *Paralithodes camtschaticus* на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза

Глаукотоз, в отличие от личинок, в начале стадии некоторое время после включения источника света оставались в центре камеры и только потом начинали плыть к источнику света. Несмотря на менее выраженный фототаксис (рис. 7.1, 7.2), у глаукотоз не наблюдалось движение в противоположную источнику света сторону.

Некоторые особи молоди I-II сразу двигались непосредственно к источнику света, другие проходили тот же путь, совершая короткие остановки. В полной темноте большая часть молоди оставалась в центральной части камеры ($p \geq 0,3$; тест Манна-Уитни).

Реакция на высокую и среднюю интенсивности света (2×10^{13} и 4×10^{10} квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$) у глаукотоз и молоди I-II стадий была положительной (рис. 7.1, 7.2). Более выраженная реакция молоди II стадии объясняется, в первую очередь, её большей двигательной активностью.

У молоди более старшего возраста (IV-V стадий) реакция на свет была не столь однозначной. Если при средней интенсивности (4×10^{10} квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$) (2-4 лк) источника света молодь двигалась и концентрировалась у источника света (рис. 7.2), то при высокой интенсивности (2×10^{13} квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$) (1000-2000 лк) молодь сначала направлялась к источнику света, а затем удалялась от него в противоположный конец камеры (рис. 7.1).

В проведённых экспериментах на всех стадиях зоэа *P. camtschaticus* продемонстрировали положительный фототаксис, аналогичный результат для зоэа I-II получили Ширли и Ширли [Shirley, Shirley, 1988]. Однако описанного этими авторами отрицательного фототаксиса зоэа при низких интенсивностях света мы не наблюдали. Отсутствие у личинок стопроцентного положительного фототаксиса при малых интенсивностях света (8×10^7 квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$), скорее всего, связано с тем, что свет этой интенсивности находится на границе возможностей восприятия зрительных рецепторов личинок.

Положительный фототаксис первых ювенильных стадий *P. camtschaticus* на все использованные интенсивности света согласуется с данными подводных наблюдений, выполненных Переладовым [Переладов, 2003]. Согласно этим наблюдениям, первые стадии молоди держатся на поверхности водорослей, гидроидов, мшанок на глубинах от 3 до 12 м. Аналогичная ситуация отмечалась нами с распределением молоди первой стадии *P. camtschaticus* в выростных ёмкостях (рис. 7.3). Постепенно молодь переходит к жизни в убежищах и на нижних частях субстратов, предпочитая вести сумеречный образ жизни [Переладов, 2003]. Вероятно, в этот период у молоди появляется отрицательный фототаксис на свет высокой интенсивности (рис. 7.1), но сохраняется положительный фототаксис на свет меньшей интенсивности (рис. 7.2). Подобная ситуация наблюдается и у других предпочитающих сумерки видов декапод, например у речных раков, для

привлечения которых в ночное время можно использовать источники света определённой интенсивности [Ушивцев, 2002].



Рисунок 7.3 – Распределение на поверхности естественных субстратов молоди первой стадии *Paralithodes camtschaticus* в выростной ёмкости

Эксперимент 7.2, выполненный в вертикальной камере, позволил исследовать фото- и геотаксис личинок *P. camtschaticus*, а также их поведение при совместном воздействии обоих факторов.

Презоза демонстрировали положительный фототаксис и его превалирование над геотаксисом. Презоза опускались на дно при включённом у дна источнике света, а при выключенном верхнем источнике света презоза поднимались к поверхности. В связи с тем, что более чем в половине случаев за первые 10 мин эксперимента наблюдалась линька особей на первую стадию зоза, количественных оценок фотоответа на стадии презоза не проводилось. В отсутствие источников света презоза предпочитали занимать положение у поверхности воды, демонстрируя отрицательный геотаксис. Полученные данные свидетельствуют о том, что презоза обладают положительным фототаксисом и отрицательным геотаксисом.

Зоза I-IV активно поднимались к поверхности, занимая положение в верхней части экспериментальной камеры, независимо от интенсивности источника света (рис. 7.4 А).

Глаукотоз, так же как и зоэа, демонстрировали положительный фототаксис и поднимались, привлечённые светом, к поверхности воды (рис. 7.4 А).

В отсутствие источников света презоэа и зоэа I-IV предпочитали занимать положение у поверхности воды, демонстрируя отрицательный геотаксис (рис. 7.4 Б). Если изначально личинки находились около дна, они поднимались к поверхности, если личинки располагались около поверхности воды, то распределение сохранялось неизменным.

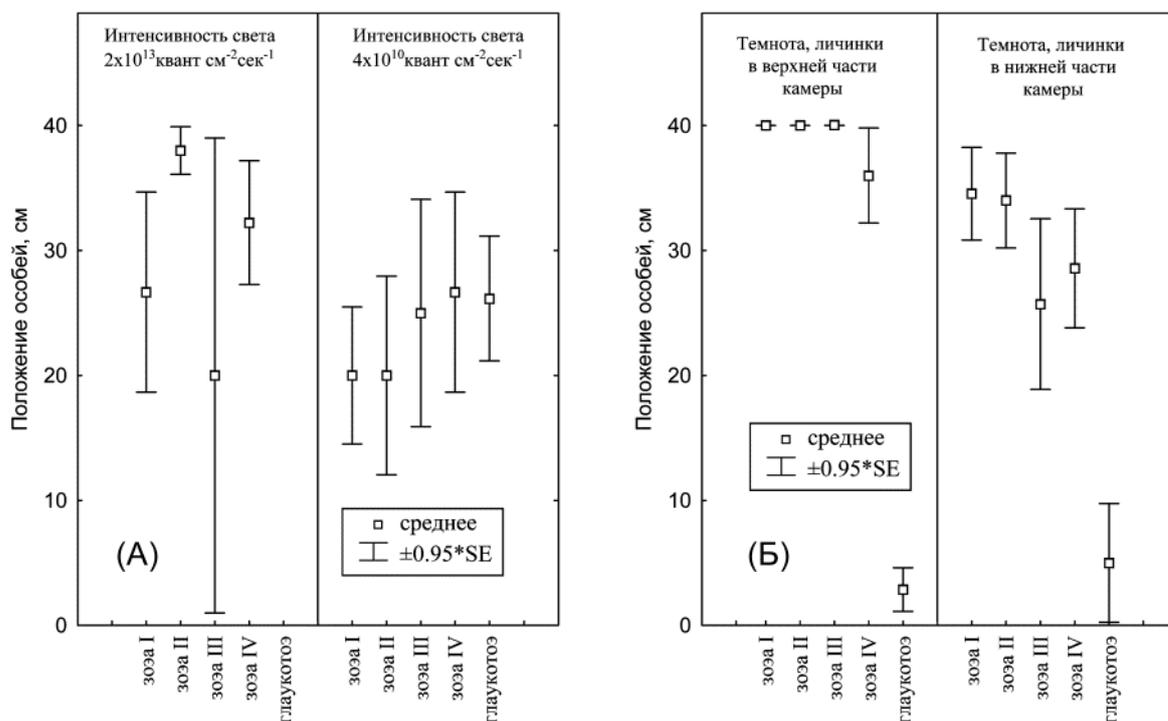


Рисунок 7.4 – Среднее расположение особей *Paralithodes camtschaticus* на ранних стадиях развития в вертикальной ёмкости при разных вариантах интенсивности света (А) и при отсутствии источников освещения и разных вариантах начального положения особей (Б)

Зоэа I-IV легко привлекались ко дну ёмкости с помощью источника света. Этот факт не только подчёркивает положительный фототаксис этих возрастных стадий развития, но и демонстрирует у них приоритет фототаксиса перед геотаксисом.

После перехода со стадии зоэаIV на стадию глаукотоз у *P. camtschaticus* было отмечено изменение геотаксиса с положительного на отрицательный. Глаукотоз в отсутствие источников света опускались с поверхности на дно ёмкости. Они также, в отличие от зоэа, не поднимались в темноте со дна ёмкости к поверхности (рис. 7.4 Б). Таким образом, для глаукотоз характерен положительный геотаксис.

Эксперимент 7.3 был направлен на исследование характера распределения личинок *P. camtschaticus* в толще воды при различных вариантах освещённости. В эксперименте имитировались условия, близкие к условиям в ёмкостях для

культивирования, когда столб воды имеет небольшую величину, а стенки ёмкости выполнены из светлого материала. В ходе эксперимента ёмкость с личинками на стадии зоза III последовательно, с интервалом в 10 мин, перемещали в условия с разной освещённостью (рис. 7.5).

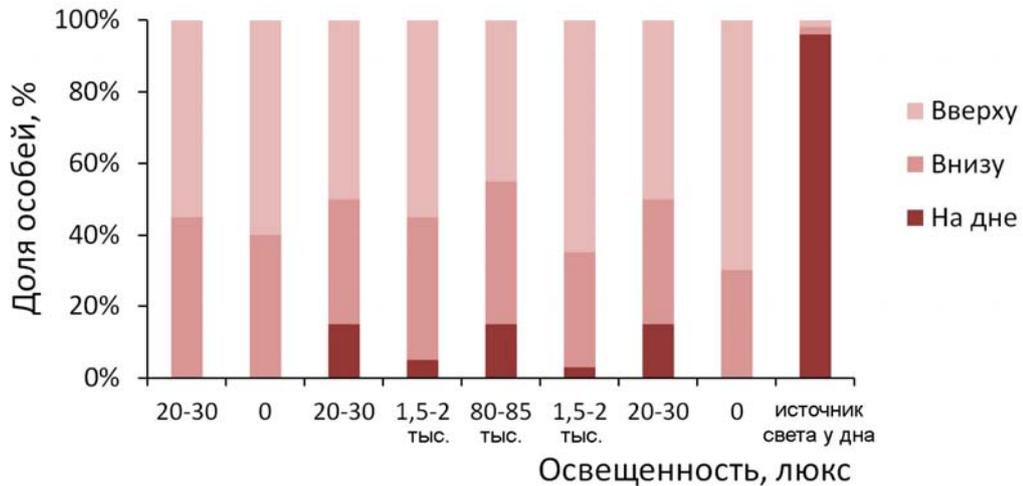


Рисунок 7.5 – Распределение зоза III *Paralithodes camtschaticus* в экспериментальной ёмкости при различной интенсивности освещения

Практически при всех вариантах освещённости большая часть личинок концентрировалась в верхней части ёмкости (рис. 7.5). Лишь в нескольких случаях наблюдалось существенное количество личинок на дне ёмкости. В частности, такая ситуация отмечена при максимальной освещённости (70-85 тыс. лк – яркий дневной свет). При этом во всех случаях при наличии освещения наблюдалось неравномерное распределение личинок в ёмкости: личинки преимущественно выбирали участки ёмкости, где интенсивность освещения была больше (в том числе за счёт переотражения света) - максимальная плотность наблюдалась у поверхности воды и вдоль стенок ёмкости.

Характер распределения личинок в темноте заметно отличался от распределения личинок при наличии освещения. Так, если при наличии освещения распределение личинок было неравномерным – личинки группировались у поверхности и стенок ёмкости, то в темноте они распределялись равномерно по всему объёму ёмкости. Кроме того, в темноте все личинки, за исключением единичных экземпляров, активно держались в толще воды, тогда как на свету небольшая часть личинок, как правило, располагалась у дна ёмкости (рис. 7.5).

При использовании точечного источника света, расположенного у дна ёмкости, подавляющее большинство особей (более 95%) концентрировалось в районе источника света на дне (рис. 7.5).

Результаты эксперимента 7.3 хорошо согласуются с результатами экспериментов 7.1 и 7.2. В целом личинки продемонстрировали на всех стадиях положительный фототаксис. Имеющиеся на сегодняшний день данные о распределении зоэа *P. camtschaticus* в планктоне достаточно противоречивы. Ширли и Ширли [Shirley, Shirley, 1989] в заливе Оук на Аляске отмечали присутствие личинок на глубине 10-15 м днём и в более глубоких слоях воды в ночное время. Исследования планктона в прибрежной зоне Бристольского залива [McMurray et al., 1986] показали, что максимум численности зоэа *P. camtschaticus* в дневное время приходится на глубины 50-70 м, в то время как на глубинах менее 10 м личинки отсутствуют. По данным планктонных съёмок, выполненным в Беринговом и Баренцевом морях, зоэа *P. camtschaticus* поднимались к поверхности ночью, а днём опускались в более глубокие слои [Takeuchi, 1962; Баканев, 2003]. Такое поведение зоэа *P. camtschaticus* соответствовало динамике вертикальных миграций зоопланктона в Баренцевом море [Богоров, 1974].

Результаты экспериментов 7.2 и 7.3 продемонстрировали, что в темноте личинки активно плывут в направлении, противоположном дну ёмкости. Это свидетельствует о наличии у зоэа *P. camtschaticus* отрицательного геотаксиса. Можно предположить, что личинки таким образом перемещаются в толще воды в поиске источника света или освещённой зоны. При размещении в экспериментах 7.2 и 7.3 точечного источника света у дна ёмкостей, личинки концентрировались в освещённой зоне дна, что указывает на превалирование у них фототаксиса над геотаксисом. Наличие положительного фототаксиса и отрицательного геотаксиса у зоэа отмечено и для многих других видов десятиногих ракообразных [Forward, Costlow, 1974; Sulkin, 1975; Bigford, 1979; Zeldis, Jillett, 1982; Adams, Paul 1999; Kunze et al., 2013]. В то же время зоэа некоторых видов десятиногих ракообразных, например краба *Erimacrus isenbeckii*, имеют отрицательный фототаксис [Takashi et al., 2014].

За счёт работы экзоподитов трёх пар максиллипед личинки *P. camtschaticus* могут плавать тельсоном вперёд. Таким образом они перемещаются вверх и по горизонтали. Что бы опуститься ниже, личинки прекращают работать экзоподитами и под действием силы тяжести начинают постепенно опускаться. При размещении экспериментальных емкостей с личинками на солнце некоторые особи опускались на дно. При этом в случае частичного затенения ёмкости личинки перемещались на более освещённые участки. Такое поведение личинок может быть направлено на избегание хищников за счёт реакции на их тень.

По нашему мнению, при перемещении в толще воды и выборе оптимального положения по глубине личинки *P. camtschaticus* опираются на фото- и геотаксис. В отсутствие освещения (ночью или находясь на глубине) личинки, руководствуясь

отрицательным геотаксисом, движутся вверх (ото дна к поверхности). При появлении градиента освещённости их движение ускоряется и личинки перемещаются в более освещённые слои воды. При достижении слоёв с высокой освещённостью интенсивность движения личинок снижается. Таким образом осуществляется механизм суточных миграций в естественной среде. В результате личинки занимают освещённую зону, но при этом в дневное время избегают поверхностных, наиболее освещённых слоёв воды.

В эксперименте 7.4 зоэа III *P. platypus* демонстрировали сходную с личинками *P. camtschaticus* реакцию на свет (рис. 7.5 и 7.6), но несколько чаще оказывались в нижней части ёмкости и у дна. Следует отметить, что в выростных ёмкостях личинки *P. platypus* также менее охотно занимали толщу воды и чаще концентрировались у дна. Реакция личинок *P. platypus* на точечный источник света была аналогична таковой личинок *P. camtschaticus* (рис. 7.5 и 7.6). При включении у дна точечного источника света за короткий промежуток времени более 95 % зоэа III *P. platypus* концентрировалось в луче его света.

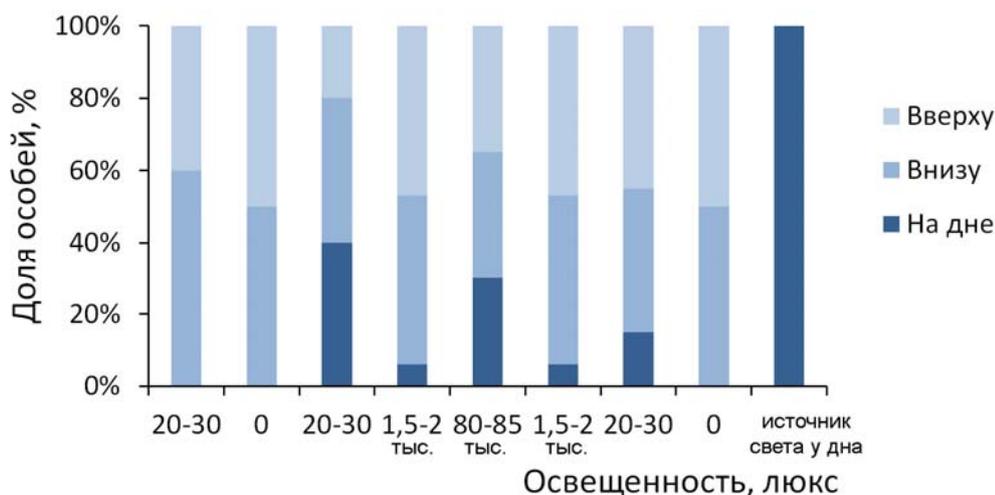


Рисунок 7.6 – Распределение зоэа III *Paralithodes platypus* в экспериментальной ёмкости при различной интенсивности освещения

Полученные в ходе эксперимента результаты свидетельствуют, что личинки *P. camtschaticus* и *P. platypus* используют сходные алгоритмы регулирования своего местоположения в толще воды. Однако наблюдения, сделанные в выростных ёмкостях, могут быть следствием того, что в природных условиях личинки *P. platypus* предпочитают занимать более глубокие слои воды. По данным [Armstrong et al., 1985], личинки *P. platypus* преимущественно концентрировались на глубинах около 25 м, но отсутствовали в верхних слоях, а при максимальном дневном освещении перемещались на глубину 50 м.

В эксперименте 7.5 исследована роль освещённости и положения субстрата при его выборе у глаукотоз и у молоди *Paralithodes camtschaticus*. Основной вклад в суточную динамику вносили плавающие в толще воды и находившиеся на дне глаукотоз.

Плавающие глаукотоз преимущественно держались у поверхности воды. В течение первых семи суток в дневное время количество плавающих особей статистически значимо ($p=0,00003$; критерий Вилкоксона) увеличивалось (рис. 7.7), а сидящих на дне – уменьшалось ($p=0,03$). Различия в количестве особей на всех типах субстратов в дневное и в ночное время для первых 7 сут не имели статистически значимых отличий (рис. 7.8). Поскольку эксперимент проводился в условиях полярного дня, разница между дневной и ночной освещённостью в экспериментальных ёмкостях была не велика. Возможно, это стало причиной отсутствия выраженной суточной динамики в распределении особей.

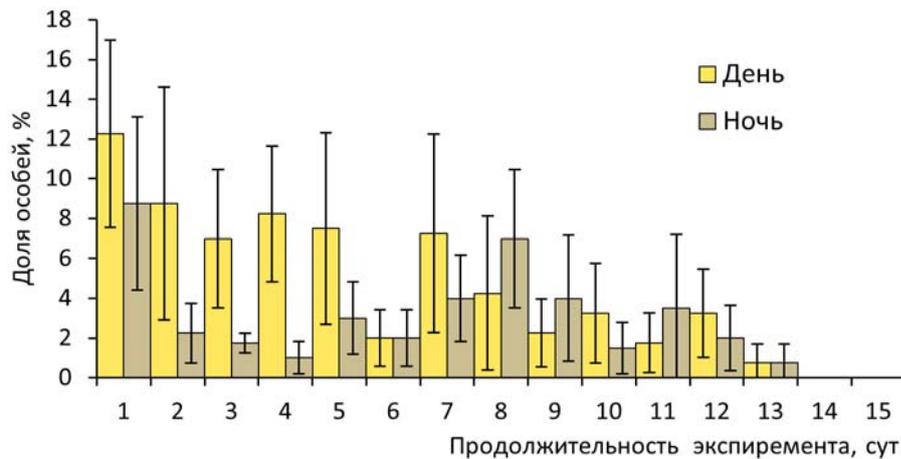


Рисунок 7.7 – Суточная динамика плавающих в толще воды глаукотоз *Paralithodes camtschaticus* в эксперименте 7.5

На 6-7 сутки с момента начала эксперимента количество плавающих глаукотоз начало снижаться, а чёткая суточная динамика исчезла (рис. 7.7). Для 8-13 суток статистически значимой разницы между количеством особей, плавающих в дневное и в ночное время, не было ($p=0,37$). Последние плавающие глаукотоз были отмечены на 14 сутки эксперимента. Снижение плавательной активности глаукотоз на протяжении стадии отмечено и другими авторами [Stevens, Kittaka, 1998] и связано с происходящими процессами подготовки к переходу на следующую стадию развития.

К моменту начала линьки на стадию молоди (13 сут эксперимента) на субстратах находилось более 50% особей (рис. 7.8). Глаукотоз отдавали предпочтение хорошо освещённым субстратам (рис. 7.9) и преимущественно выбирали субстраты, расположенные у поверхности (рис. 7.10). Количество особей на освещённых субстратах у поверхности воды в первые 13 суток эксперимента (за исключением 4, 5 и 6-х сут) было статистически значимо выше, чем на затенённых и расположенных у дна субстратах (рис. 7.8) ($p \leq 0,04$; U-критерий Манна-Уитни).

Снижение доли особей, занимающих субстраты, началось в конце стадии глаукотоз и завершилось после линьки всех особей на стадию молоди (рис. 7.8). Изменение

количества особей занимавших субстраты за период с 13 по 20 сутки эксперимента (рис. 7.8) было статистически значимо ($p < 0,0003$; критерий Фридмана). Кроме того за период с 10 по 15 сутки увеличилось количество особей на нижних ($p < 0,005$) и снизилось на верхних субстратах ($p < 0,003$) (рис. 7.10). Начиная с 15 суток миграция особей с обоих типов субстратов на дно – доля особей на субстратах сокращалась, а на дне увеличивалась (рис. 7.8).

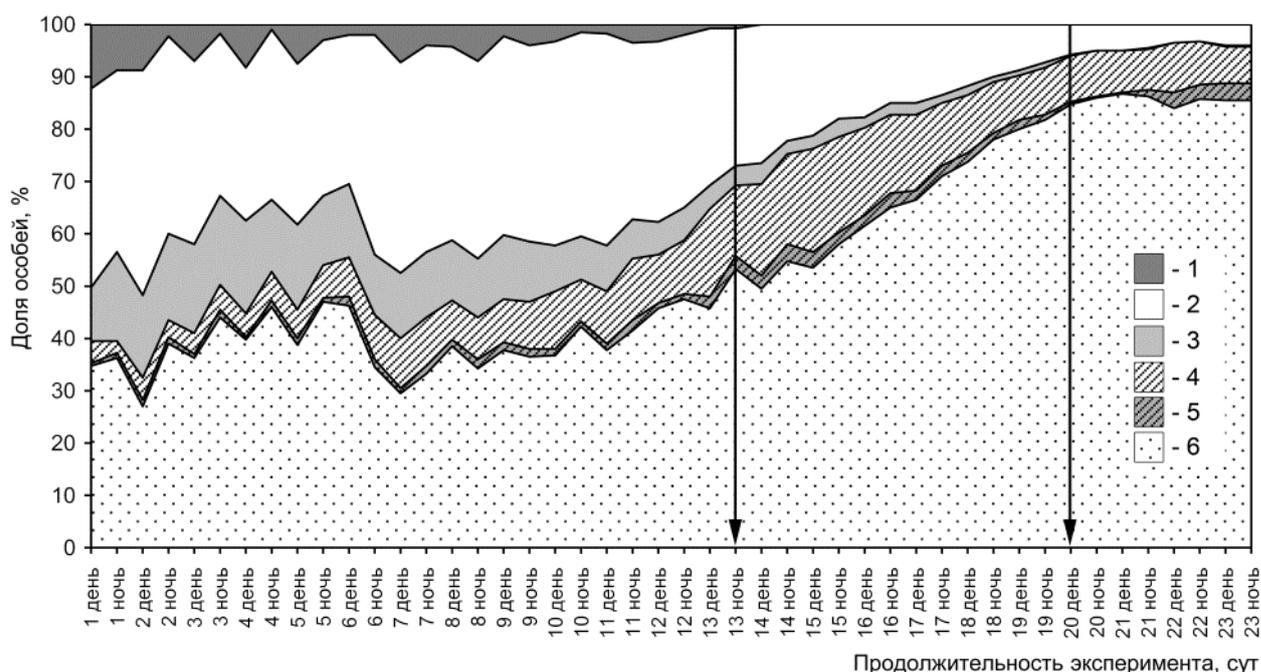


Рисунок 7.8 – Динамика распределения особей *Paralithodes camtschaticus* в экспериментальных ёмкостях: 1 – толща воды; 2 – освещённый субстрат у поверхности; 3 – затенённый субстрат у поверхности; 4 – освещённый субстрат у дна; 5 – затенённый субстрат у дна; 6 – дно. Здесь и на рис. 7.10 и 7.11 стрелками отмечены начало и конец линьки глаукотоз на стадию молоди

Снижение доли особей, занимающих субстраты, началось в конце стадии глаукотоз и завершилось после линьки всех особей на стадию молоди (рис. 7.8). Изменение количества особей, занимавших субстраты, за период с 13 по 20 сутки эксперимента (рис. 7.8) было статистически значимо ($p < 0,0003$; критерий Фридмана). Кроме того, за период с 10 по 15 сутки увеличилось количество особей на нижних ($p < 0,005$) и снизилось на верхних субстратах ($p < 0,003$) (рис. 7.10). Начиная с 15 суток, миграция особей с обоих типов субстратов на дно – доля особей на субстратах – сокращалась, а на дне – увеличивалась (рис. 7.8).

Полученные в эксперименте 7.5 результаты продемонстрировали, что для глаукотоз предпочтительными являются освещённые, расположенные ближе к поверхности воды субстраты. Выбор освещённых субстратов обуславливается наличием у глаукотоз

положительного фототаксиса, превалирующего над геотаксисом (эксперименты 7.1 и 7.2). Привлечённые светом плавающие глаукотозы держались преимущественно вблизи поверхности воды, что может служить объяснением, почему в эксперименте доля особей на расположенных сверху неосвещённых субстратах была выше, чем на освещённых, расположенных внизу.

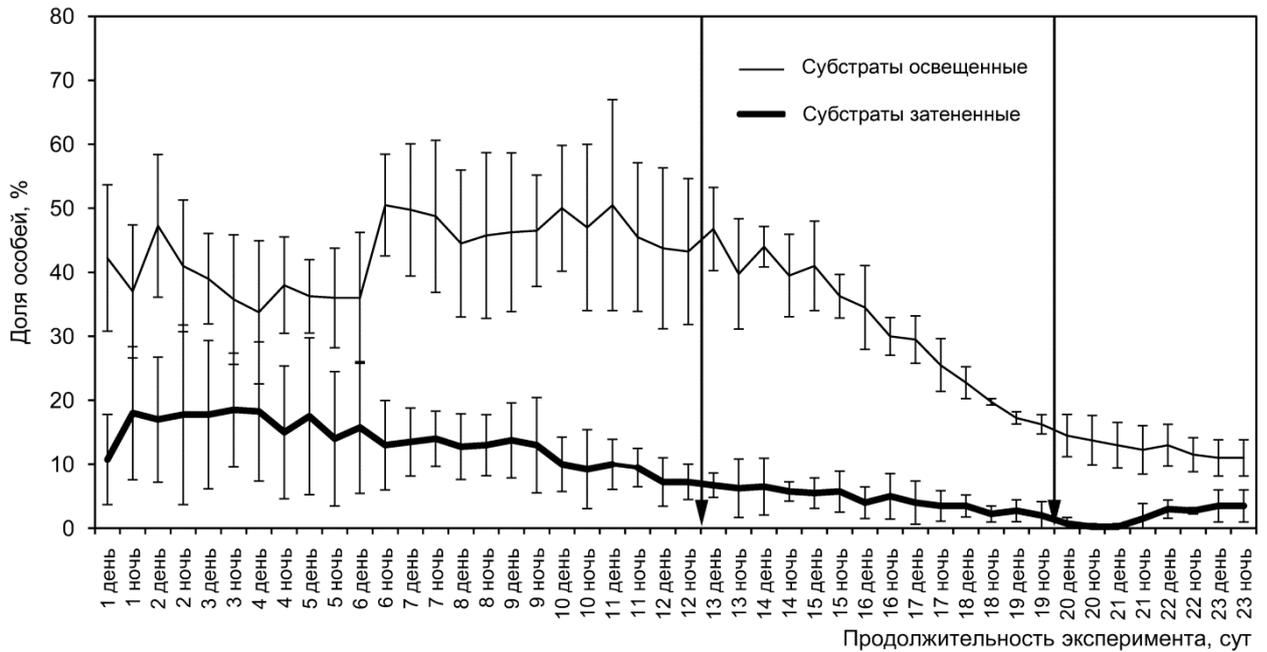


Рисунок 7.9 – Динамика предпочтения освещённых и затенённых субстратов особями *Paralithodes camtschaticus*. Доли особей на субстратах, расположенных у поверхности и у дна, суммированы

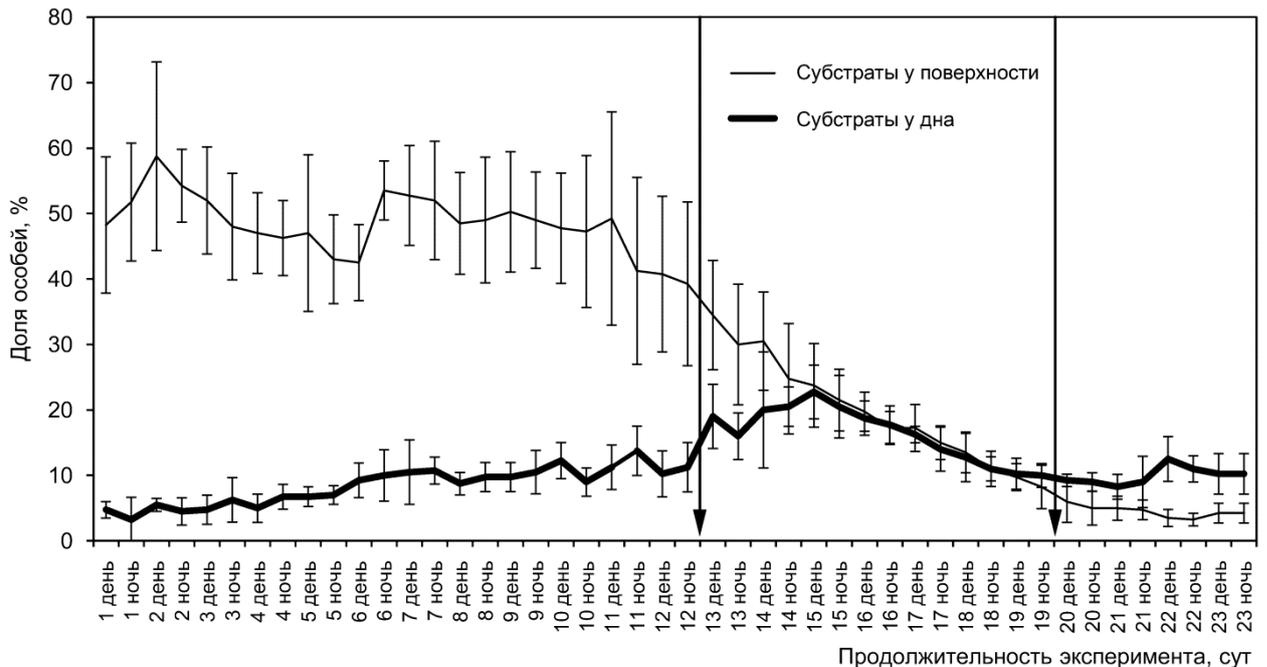


Рисунок 7.10 – Динамика предпочтения субстратов, расположенных у дна и у поверхности, особями *Paralithodes camtschaticus*. Доли особей на освещённых и затенённых субстратах суммированы

По нашим данным, глаукотэ плавают в толще воды преимущественно в дневное время, сходные результаты по суточной динамике у глаукотэ *P. camtschaticus* получили и работавшие на Аляске авторы [Stevens, Kittaka, 1998]. Интересно, что глаукотэ не перемещаются по субстрату с помощью переопод, а все их передвижения связаны с плаванием. В экспериментах суточная динамика в распределении глаукотэ на субстратах отсутствовала. Из полученных результатов можно заключить, что глаукотэ *P. camtschaticus* активно перемещаются в дневное время в поисках наиболее освещённых субстратов, а при падении общей освещённости ночью не покидают занятые ими днём места. Такое поведение позволяет расходовать энергию на плавание только в светлое время суток, когда имеются благоприятные для поиска субстратов условия.

Эксперимент 7.6 по исследованию фото- и геотаксиса личинок *Macrobrachium rosenbergii* выполнен в выростной ёмкости с использованием источника света вытянутой формы (рис. 7.11). Зоэа *M. rosenbergii* продемонстрировали активную реакцию на свет. При любых вариантах расположения источника света личинки концентрировались в его направлении. При этом личинки предпочитали размещаться ближе ко дну. При расположении источника сверху ёмкости в толще воды создавалось распределение, сходное с равномерным (рис. 7.11 А), а при вертикальном расположении личинки охотней концентрировались у дна ёмкости (рис. 7.11 В). В случае, когда личинкам предоставлялась возможность занять позицию ниже или выше источника света, они также размещались ближе ко дну ёмкости (рис. 7.11 Б).

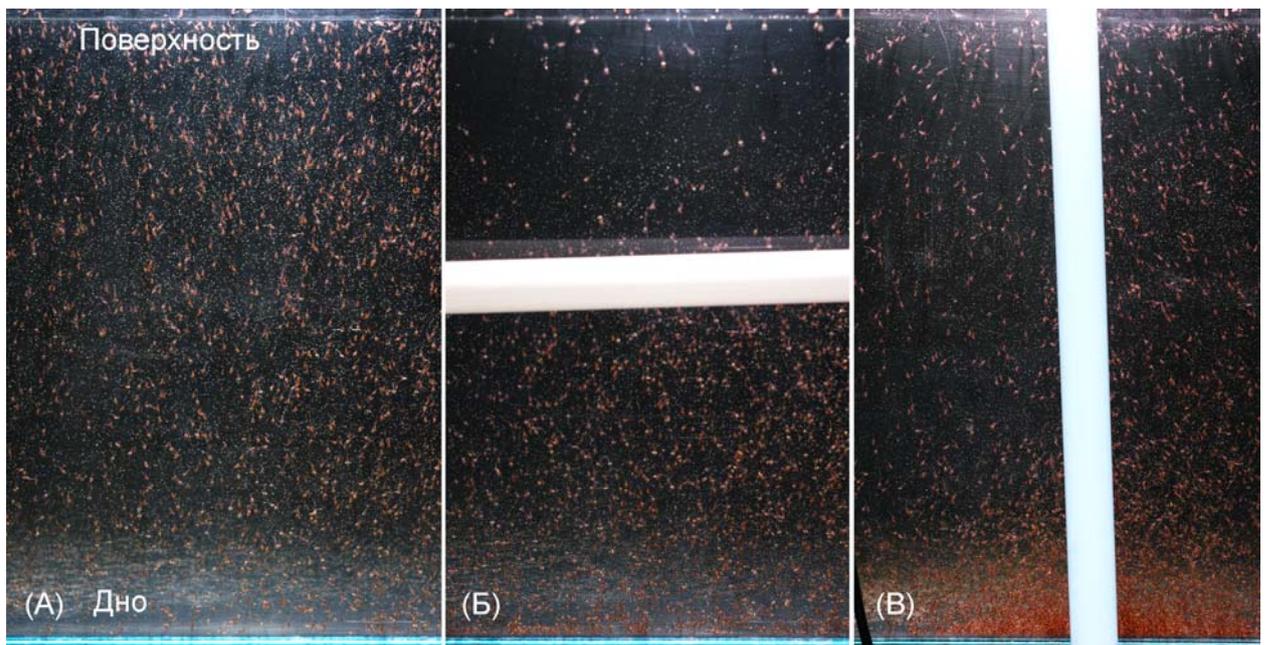


Рисунок 7.11 – Распределение личинок (зоэа 9-10 стадии) креветки *Macrobrachium rosenbergii* в выростной ёмкости в зависимости от положения источника света: А – источник сверху; Б – источник горизонтально вдоль передней стенки; В - источник вертикально у передней стенки

С переходом на стадию молоди (послеличинки) фотоответ особей меняется на отрицательный, в результате чего они выбирают затенённые участки выростной ёмкости. При проведении работ по получению посадочного материала в аквакультуре различия в реакции на свет личинок и молоди используются для их сепарации [New, Valenti, 2000].

7.2. Роль субстратов и укрытий на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза

Рак *Procambarus clarkii* в природе ведёт норный образ жизни [Huner, Barr, 1984]. При содержании в искусственных условиях особи *P. clarkii* активно используют различные варианты искусственных укрытий. При выборе укрытий важную роль играет тигмотаксис – предпочтение замкнутых узких пространств. В эксперименте 7.7 ракам предложили три варианта укрытий: трубки с двумя открытыми торцами; трубки с одним открытым и одним закрытым торцом; пространства между укрытиями – «ограниченные пространства». Трубки с одним открытым торцом занимались в два раза чаще, чем трубки с двумя открытыми торцами или просто ограниченные пространства (табл. 7.1), эти предпочтения были статистически значимы. Различия в занятости трубок с двумя открытыми торцами (24%) и ограниченных пространств (20%) не были статистически значимы. Результаты эксперимента показали, что раки *P. clarkii* при выборе убежищ, отдают предпочтение замкнутым пространствам. Он также продемонстрировал, что разные типы убежищ могут иметь разную ценность в качестве ресурса. Одним из следствий этого может быть возникновение конкуренции в группах ракообразных за наиболее предпочтительные варианты убежищ.

Таблица 7.1 – Занятость укрытий разного типа особями *Procambarus clarkii*

Тип укрытия	Доля особей от общего числа раков, находящихся в укрытиях
Трубки с двумя открытыми торцами	24%
Трубки с одним открытым торцом	56%
Пространства между укрытиями	20%

В эксперименте 7.8 в разноразмерных группах раков *Procambarus clarkii* исследовалась конкуренция за укрытия, расположенные в несколько ярусов. В ходе эксперимента раки могли занимать укрытия (трубки) на одном из четырёх ярусов или располагаться сверху (на IV ярусе снаружи). За время проведения эксперимента крупные особи отмечены в укрытиях 1477 раза, а мелкие – 1306 раз (табл. 7.2). Нижнему ярусу укрытий отдавали предпочтение как крупные, так и мелкие особи (табл. 7.2). Для тех и других с увеличением высоты яруса количество особей, занимающих его, уменьшалась. Среди крупных раков первый ярус занимала большая доля особей (73%), чем среди

мелких (33%). Мелкие особи распределялись по ярусам более равномерно, чем крупные (табл. 7.2). Можно предположить, что различия в занятости укрытий особями разного размера обусловлены конкуренцией. Крупные особи вытесняют мелких, занимая наиболее предпочтительные укрытия, нижний ярус крупные раки занимали в три раза чаще. Мелкие особи вынуждены занимать ярусы, расположенные выше, в том числе чтобы избежать конкурентного давления со стороны крупных особей.

Таблица 7.2 – Занятость укрытий на разных ярусах крупными и мелкими особями *P. clarkii*

Занятость укрытий	Ярусы				
	I	II	III	IV	сверху
Кол-во регистраций крупных особей в укрытиях за все время	1076	132	115	36	118
Доля занятости укрытий крупными особями, %	72,9	8,9	7,8	2,4	8,0
Кол-во регистраций мелких особей в укрытиях за все время	426	310	293	194	83
Доля занятости укрытий мелкими особями, %	32,6	23,7	22,4	14,9	6,4

В аквакультуре ракообразных многоярусные убежища применяются достаточно часто, в том числе и для культивирования речных раков [Holdich (ed.), 2002]. Исходя из полученных данных, следует вывод, что в многоярусных убежищах не все убежища обладают одинаковой ценностью, в связи с чем многоярусных убежищ требуется больше, чем убежищ в один ярус. Эти данные следует учитывать при заполнении водоёмов и ёмкостей для культивирования искусственными укрытиями.

Наличие субстрата и его характеристики играют важную роль не только для ведущих донный образ жизни стадий жизненного цикла ракообразных. На стадии глаукотэ (*Anomura*) и мегалопа (*Brachyura*) осуществляется переход от планктонного к бентосному существованию. Наличие и характеристики субстратов, на которые происходит оседание особей в этот период, может оказывать существенное влияние на успех прохождения стадии особями [Forward et al., 2001; Stevens, Kittaka, 1998].

Влияние субстратов на рост и развитие глаукотэ исследовано нами для *Paralithodes camtschaticus* (Эксперимент 7.9). Глаукотэ *P. camtschaticus* имеют развитые переоподы, с помощью которых они могут удерживаться на различных типах структурированной поверхности. Однако на этой стадии они еще не способны использовать их для передвижения по дну. В эксперименте рассматривали влияние наличия субстрата и его типа на выживаемость, продолжительность стадии, размерно-весовые характеристики особей. В проведённых ранее экспериментах было показано, что глаукотэ *P. camtschaticus* отдадут предпочтение субстратам с выраженной структурой, в частности гидроидам и водорослям [Stevens, Swiney, 2005]. В эксперименте использовано два типа субстратов: водоросль *Ahnfeltia tobuchiensis* (массовое оседание глаукотэ

P. camtschaticus на эту водоросль отмечается в природе [Переладов, 2003; Павлов 2003]) и пластиковая сетка, с успехом использованная в работах по получению молоди *P. camtschaticus* и *P. platypus* в искусственных условиях [Ковачева и др., 2015].

Выживаемость глаукотоз на сетчатом субстрате, установленном на первые сутки, составила 100%. В группах с субстратом из сетки, установленным с 7-го дня, и без субстрата выживаемость составила 95% и 89% соответственно. Наименьшая выживаемость зарегистрирована в группе с субстратом из *Ahnfeltia tobuchiensis* – 80%. Продолжительность стадии была наименьшей при установке субстрата в первые сутки, а наибольшей – в варианте без субстрата (рис. 7.12 А). Однако эти различия не были статистически значимы.

Наиболее крупной оказалась молодь в группе с сетчатым субстратом, выставленным на первые сутки - средняя ширина карапакса особей в ней составила 1,97 мм (рис. 7.12 Б). Самые маленькие размеры (1,85 мм) имела молодь в варианте, когда глаукотоз содержали без субстратов. Различия в размерах молоди из вариантов опыта с субстратами и без субстратов были статистически значимы ($p \leq 0,05$; t-критерий Стьюдента). Особи, находящиеся в группе с субстратом анфельцией, также имели меньшую ширину карапакса, чем особи в варианте с сетчатым субстратом – 1,89 мм.

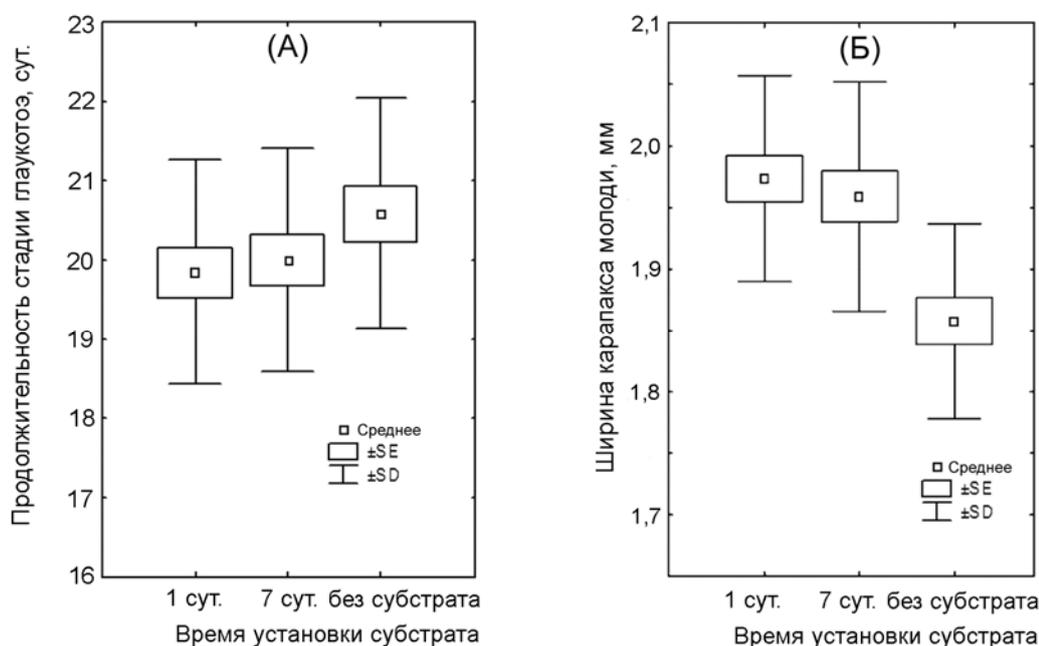


Рисунок 7.12 – Влияние времени установки субстрата на продолжительность стадии глаукотоз *Paralithodes camtschaticus* (А) и ширину карапакса молоди (Б)

Наличие субстрата не является необходимым условием для прохождения линьки со стадии глаукотоз на стадию молоди у *P. camtschaticus*. Однако в его отсутствие особь затрачивает дополнительную энергию на плавание и поиск, что служит причиной

меньшего размера молоди в варианте без субстрата. Отсутствие субстрата также, возможно, может служить причиной задержки прохождения личинки особью. Субстрат для молоди *P. camtschaticus* очень важен для дальнейшего выживания [Stevens, Swiney, 2005; Pirtle, Stoner, 2010; Stoner, 2009; Pirtle et al., 2012].

7.3. Влияние таксисов на распределение десятиногих ракообразных в пространстве на различных стадиях онтогенеза

Преимуществом видов с долгоживущей пелагической личинкой является их способность переноситься течениями далеко за пределы репродуктивной зоны, при этом от вертикального распределения личинок может зависеть скорость и направление их перемещений в водоемах [Милейковский, 1970, 1976]. Фототаксис и геотаксис являются важными элементами поведения, которые обуславливают положение и ориентацию особей в пространстве, что, в свою очередь, определяет распределение особей, направление и время миграций, выбор места обитания [Thorson, 1964; Orsi, 1986]. Практически для всех видов на первых личиночных стадиях характерен отрицательный геотаксис [Epifanio, Cohen, 2016]. Как продемонстрировали выполненные нами и другими авторами эксперименты на ранних (планктонных) стадиях развития, у большинства десятиногих ракообразных основным фактором, определяющим распределение, является фототаксис. При этом у личинок многих видов наблюдается положительный фототаксис в широком диапазоне освещённостей [Forward et al., 1984; Schmalenbach, 2009; Schmalenbach, Buchholz, 2010; Epifanio, Cohen, 2016], а у личинок многих представителей *Brachyura*, и в том числе у краба *Erimacrus isenbeckii*, – отрицательный [Epifanio, Cohen, 2016; Takashi et al., 2018]. Вертикальные миграции личинок, вызванные фото- и геотаксисом, связаны с кормлением и избеганием хищников, кроме того, поднимаясь в толще воды, личинки сталкиваются с течениями, которые обеспечивают горизонтальный перенос личинок [Sulkin, 1975; Queiroga, Blanton, 2005; Epifanio, Cohen, 2016].

Изменение таксисов у десятиногих ракообразных связано со сменой образа жизни в онтогенезе вида [Bigford 1979; Park et al., 2004]. Особенно часто это наблюдается при переходе от планктонного к бентосному образу жизни на стадии декаподита или молоди. При этом наблюдается изменение отрицательного геотаксиса на положительный [Epifanio, Cohen, 2016]. В некоторых случаях происходит инверсия направленности ответа на свет, как например у *M. rosenbergii*, когда молодь начинает избегать освещённых пространств. Исследование фото- и геотаксиса может не только помочь в понимании поведенческих механизмов, управляющих распределением организмов в естественных водоемах, но и

являться ключом к разработке методов управления распределением организмов в искусственных условиях [Борисов, 2012; Борисов и др., 2014].

В тех случаях, когда планктонные стадии имеют выраженный положительный фототаксис, его с успехом можно применять для концентрации личинок при проведении различных технологических операций, например при пересадках и чистке выростных ёмкостей [New et al., 2010; Борисов, 2012; Ковачева и др., 2018]. На основе полученных нами данных о фототаксисе личинок *P. camtschaticus* [Epelbaum, Borisov, Kovatcheva, 2007; Эпельбаум, Борисов, 2006; Borisov et al., 2011] было разработано и успешно применено на практике устройство для отделения личинок от самки [Пат. RU76547U1; Ковачева и др., 2010; Ковачева и др., 2012; Борисов, 2012; Ковачева и др., 2018]. Учитывая общность поведенческих особенностей ранних стадий *P. camtschaticus* и *P. platypus*, сходные подходы были применены и при создании биотехники получения молоди *P. platypus* [Ковачева и др., 2015; Печёнкин и др., 2015; Борисов и др., 2016]. Изменение фототаксиса с положительного на отрицательный при переходе на стадию молоди (постличинки) у креветки *M. rosenbergii* используется при культивировании для отделения молоди от личинок [New, Valenti, 2000].

После перехода к бентосному существованию важную роль в агрегации особей начинают играть разного рода субстраты. При этом на этапе перехода к бентосному существованию, как показали наши исследования, свет может продолжать существенно влиять на распределение особей на субстратах. Для разных видов десятиногих ракообразных на стадии декаподита (глаукотоэ/мегалопы) отмечается как положительный [Sulkin, 1975, Bigford, 1979], так и отрицательный фототаксис [Welsh, 1932] или отсутствие реакции на свет [Forward, Costlow, 1974].

Молодь *P. camtschaticus* первые два года жизни проводит в прибрежной зоне, ведёт скрытный образ жизни и не совершает существенных перемещений [Матюшкин, 2003; Переладов, 2003]. В результате от места оседания глаукотоэ и линьки на первую ювенильную стадию напрямую зависит распределение молоди и, как следствие, её выживаемость в первые два года жизни. Формирование поселений молоди – сложный, многоплановый процесс, зависящий от многих факторов внешней среды. Для успешного выживания и развития молоди важными являются не только физические и биологические характеристики самого субстрата, но и его расположение (глубина, удалённость от берега и т. д.). Совокупность этих факторов во многом определяет кормовые характеристики биотопа. Как показали наши исследования, важным фактором при выборе глаукотоэ *P. camtschaticus* места оседания является интенсивность освещения субстрата. Кроме того, при выборе субстрата глаукотоэ и мегалопы ориентируется на его химические и

тактильные характеристики, используя расположенные на теле сенсиллы [Forward et al., 1974; Павлов, 2003; Epifanio, Cohen, 2016]. Проведённые нами и другими исследователями наблюдения показали, что важное значение при выборе субстрата для глаукотоз *P. camtschaticus* имеет его структура. Предпочтение отдаётся субстратам со сложной структурой как естественного, так и искусственного происхождения [Stevens, Kittaka, 1998; Stevens, 2003; Kovatcheva et al., 2006; Epelbaum et al., 2007].

Таким образом, маркерными показателями, на которые в период оседания в первую очередь ориентируются глаукотоз *P. camtschaticus*, является структура и освещённость субстрата. В результате глаукотоз выбирают освещённые, чаще всего расположенные на мелководье субстраты со сложной структурой: гидроиды, мшанки и красные водоросли рода *Ahnfeltia*. Именно на хорошо освещённых естественных субстратах были отмечены высокие концентрации (до 2000-3000 экз./м²) первых стадий молоди [Переладов, 2003]. В выполненном нами эксперименте глаукотоз активно занимали субстраты у поверхности воды. Возможно, в естественных условиях плавающие субстраты могут служить в качестве дополнительного средства расселения. Активное оседание глаукотоз *P. camtschaticus* на искусственные коллекторы позволило использовать это явление в качестве одного из методов сбора и подращивания молоди *P. camtschaticus* [Donaldson et al., 1992; Масленников и др., 1999; Федосеев, Григорьева, 2001а,б, 2002, 2004, 2006].

В условиях отсутствия подходящего субстрата для оседания на стадии глаукотоз и мегалопы у многих видов было отмечено увеличение продолжительности стадии и увеличение смертности [O'Connor, 1991; Harvey, 1993; Stevens, Kittaka, 1998; Borgia et al., 2010]. Результаты выполненного нами эксперимента (7.10) продемонстрировали, что тип субстрата и время, потраченное глаукотоз на его поиск, может влиять как на выживаемость, так и на размер молоди *P. camtschaticus*. В случае стадий, развитие которых происходит за счёт накопленных ранее ресурсов, увеличение времени поиска и расхода энергии является существенным фактором, снижающим величину прироста и жизнеспособность особей.

При переходе от планктонного к бентосному образу жизни на стадиях декаподита и первых стадиях молоди, размещая в выростных емкостях субстраты с оптимальными для организмов характеристиками [Борисов и др., 2012; Stevens, 2003], можно с высокой эффективностью аккумулировать оседающих на них особей (рис. 7.13). Наличие субстратов повышает выживаемость и жизнеспособность получаемой молоди. Нами были разработаны [Борисов и др., 2012; Ковачева и др., 2012; Ковачева и др., 2015] технологичные субстраты, позволяющие с высокой эффективностью аккумулировать глаукотоз *P. camtschaticus* (рис. 7.13).

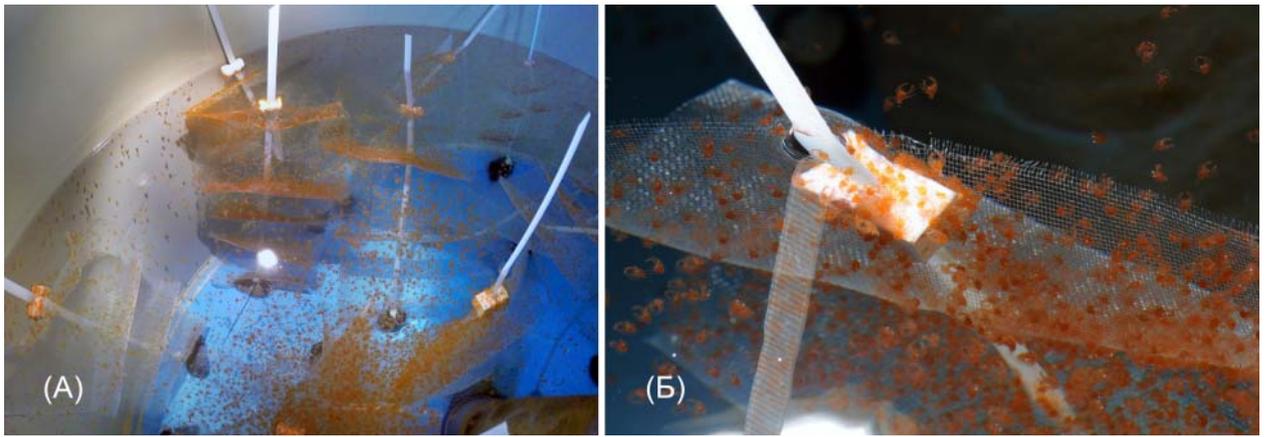


Рисунок 7.13 – Распределение глауктоэ *Paralithodes camtschaticus* в выростной ёмкости и на специализированных субстратах (фото Печёнкина Д.С.)

Как показал наш опыт получения молоди в искусственных условиях [Ковачева и др., 2010; Ковачева и др., 2012; Борисов и др., 2014], а также эксперименты и наблюдения в естественной среде, выполненные другими авторами [Sundberg, Clausen, 1977; Dew et al., 1991; Loher, Armstrong, 2000; Stevens, 2003; Stevens, Swiney, 2005; Матюшкин, 2003], молодь *P. camtschaticus* предпочитает биотопы с субстратами, имеющими сложную структуру (рис. 7.14), такие как гидроиды, трубки полихет, мшанки, макрофиты, красные водоросли рода *Ahnfeltia*, скрученные пластиковые волокна и т.д.. Субстраты со сложной структурой выбирает и молодь многих других видов десятиногих ракообразных, например крабы *Scylla serrata* [см: Webley, Connolly, 2009], *Carcinus maenas* [см: Moksnes, 2002], *Cancer magister* [см: Fernandez et al., 1993] и др. Выбор молодьё мест обитания со структурно-сложными субстратами, помимо всего прочего, может также рассматриваться в качестве поведенческого механизма, помогающего скрываться от хищников [Stevens, Swiney, 2005; Daly et al., 2009].

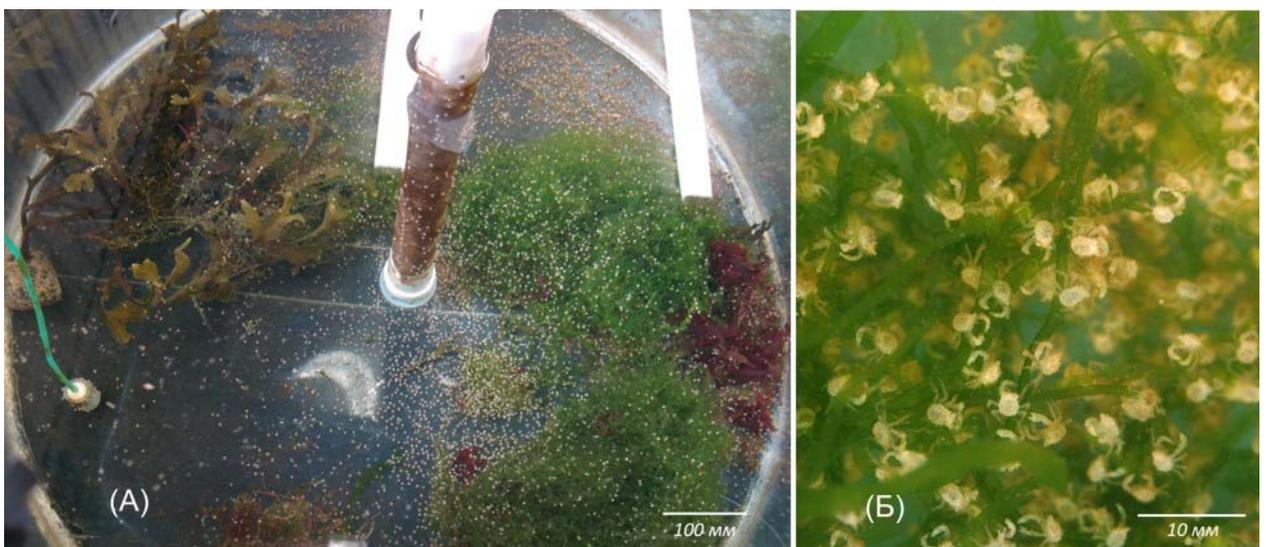


Рисунок 7.14 – Распределение молоди *Paralithodes camtschaticus* в выростной ёмкости и на субстрате (зелёные водоросли)

Виды, ведущие норный образ жизни, например речные раки, перейдя к самостоятельному бентосному существованию, занимаются активным строительством нор или занимают сходные с ними убежища (эксперименты 7.7, 7.8). При культивировании этих видов в искусственных условиях активно применяют убежища, имитирующие норы (рис. 7.15). При недостатке убежищ наблюдается конкуренция за них, преимущество в которой получают более крупные особи. Использование убежищ в аквакультуре позволяет улучшить равномерность распределения особей в пространстве, снизить частоту контактов между особями (рис. 7.15), увеличить безопасность линяющих особей, а, следовательно, уменьшить число случаев агрессии и каннибализма.

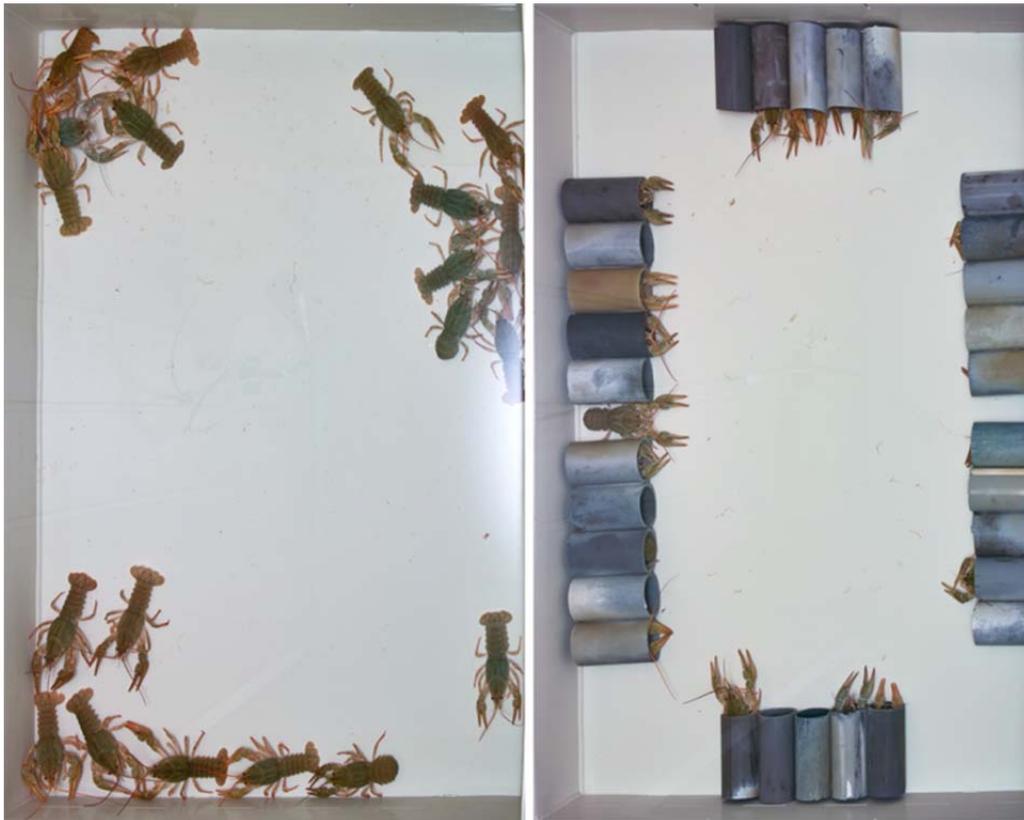


Рисунок 7.15 – Распределение раков *P. leptodactylus* в ёмкости до и после установки убежищ

Молодь и взрослые особи большинства видов десятиногих ракообразных ведут бентосный образ жизни и практически не поднимаются в толщу воды. Это значительно снижает эффективность использования искусственных водоемов. Установка в емкостях и прудах вертикальных субстратов из спутанных пластиковых нитей или водных растений позволяет особям использовать кормовые ресурсы и пространство толщи воды, располагаясь на субстратах. Особи видов, способных хорошо плавать, например креветки *P. latirostris* (рис. 7.16) и *M. rosenbergii*, также используют такие субстраты в качестве основных укрытий от хищников, убежищ во время отдыха и укрытий во время охоты из засады [New et al., 2010].

Использование структурированных пространств (дополнительные стенки, субстраты, убежища и т.д.) позволяет оказывать существенное влияние на распределение десятиногих ракообразных в искусственных водоемах, значительно увеличить плотность содержания особей и повысить эффективность методов культивирования.

Выбор типа укрытий и их эффективность зависит от особенностей биологии и поведения вида. В качестве укрытий для речных раков, которые ведут норный образ жизни, чаще всего используют пластиковые или керамические трубки [Федотов, 1993; Smith, Sandifer, 1979; Karplus et al., 1995; Keller, 1988], тогда как креветки предпочитают укрытия из вертикально или горизонтально организованных поверхностей [Smith, Sandifer, 1979]. Речные раки, по сравнению с крабами, являются менее агрессивными и территориальными. В некоторых случаях одно укрытие может одновременно занимать несколько особей. Однако при содержании и культивировании речных раков рекомендуется устанавливать убежища из расчёта минимум одно убежище на особь, особенно на этапе культивирования половозрелых особей, когда конкуренция за убежища обостряется [Figler et al., 1999; Gonzalez et al., 2011a].



Рисунок – 7.16 Использование молодью креветки *Pandalus latirostris* различных типов субстратов: А – zostера; Б – спутанные пластиковые нити (фото Никоновой И.Н.)

Для планктонных стадий развития десятиногих ракообразных основным фактором, определяющим распределение особей в пространстве, является фототаксис. При этом у личинок большинства видов наблюдается положительный фототаксис в широком диапазоне освещённостей. После перехода к бентосному или полубентосному существованию важную роль начинают играть субстраты со сложной структурой и

убежища. При этом на этапе перехода к бентосному существованию освещённость продолжает оказывать существенное влияние на распределение особей на субстрате.

Освещённость, структурирующие объём ёмкостей субстраты и убежища представляют собой мощные средства управления распределением особей десятиногих ракообразных на разных стадиях постэмбрионального развития. Результатом их применения может быть многократное снижение уровня каннибализма и существенное уменьшение трудоёмкости технологических операций. Использование субстратов и убежищ является одним из главных способов интенсификации аквакультуры десятиногих ракообразных.

Глава 8. АГРЕССИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И КАННИБАЛИЗМ ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Известно, что внутривидовое хищничество (каннибализм) может оказывать значительное влияние на распределение ресурсов между особями и на структуру популяций многих видов животных [Polis, 1981; Karplus et al., 1989; Elgar, Crespi (eds), 1992; Claessen et al., 2003]. Каннибалистическое поведение отмечено во многих группах десятиногих ракообразных в дикой природе [Polis, 1981; Claessen et al., 2003]. Каннибализм – саморегулирующийся процесс, влияние которого на динамику численности организмов отличается от обычного пресса оказываемого хищниками [Polis et al., 1989]. Он является эффективным регулятором численности, поддерживающим стабильность размерной и возрастной структуры популяции [Block, Stoks, 2004]. Однако в условиях аквакультуры каннибализм является нежелательным, поскольку может оказывать серьёзное влияние на показатели производительности и рентабельности культивирования гидробионтов. На данный момент каннибализм признается одним из самых значительных ограничений для расширения аквакультуры многих высокоценных видов десятиногих ракообразных [Karplus et al., 1989; O'Neill et al., 1993; New, Valenti, 2000; Holdich, 2002; Jeffs, 2010; Shelley, Lovatelli, 2011; Franke et al., 2013]. В искусственных популяциях условиями, провоцирующими возникновение каннибализма, в первую очередь являются высокие плотности содержания и различные виды стресса. Агрессия и число случаев каннибализма возрастают при дефиците ресурсов среды (пищи, укрытий) и при повышении плотности популяции [Westman, 1973; Цукерзис, 1977; Abdussamad, Thampy, 1994; Naranjo-Paramo et al., 2004; Savolainen et al., 2004; Ramalho et al., 2008]. Для снижения уровня каннибализма и причиняемого им ущерба в промышленности предпринимаются различные меры, включающие в том числе: сортировку особей по размеру, уменьшение плотности культивирования, установку укрытий для снижения агрессивных контактов и повышение качества кормов [Romano, Zeng, 2017]. Явление каннибализма при содержании и культивировании в искусственных условиях отмечалось для большинства видов, рассматриваемых в данной работе: речных раков *A. astacus* [Цукерзис и др., 1977], *P. leptodactylus* [Ковачева, 2006], *P. clarkii* [O'Neill et al., 1993], *C. quadricarinatus* [Du Boulay et al., 1993]; омары *H. americanus* [Aiken, Young-Lai, 1979, 1981; Kendall et al., 1982; Jeffs, 2010]; креветки *M. rosenbergii* [Segal, Roe, 1975; Smith, Sandifer, 1975; Karplus et al., 1989; Nair et al., 1999]; крабоидов *P. camtschaticus* и

P. platypus [Дамсгорд, 2000; Brodersen et al., 1989; Stoner et al., 2013; Daly, Swingle, 2013], близкого виду *E. japonica* краба *E. sinensis* [Cheng et al., 2008; He et al., 2014].

Для десятиногих ракообразных случаи каннибализма чаще всего отмечаются в отношении недавно перелинявших особей [Цукерзис, 1989; Smith, Sandifer, 1975; Amezaw-Akumfi, 1976; Peebles, 1980; Barki et al., 1997; Nair et al., 1999; Adams, Moore, 2003]. Часто при агрессии особи могут повреждать конечности и некоторые другие части тела. Поэтому уровень агрессивности может быть оценён не только по числу погибших от каннибализма особей, но и на основе морфологических описаний повреждений конечностей [Nair et al., 1999]. Для многих видов десятиногих ракообразных отмечается, что субстраты и укрытия, помещаемые в ёмкости, где содержат ракообразных, влияют на рост, уровень агрессии и каннибализм [Ling, 1967; Fujimura, Okamoto, 1970; Mercy, Sankaran, 1992; Nair et al., 1999; Ilheu et al., 2003; Romano, Zeng, 2017].

Внутривидовые контакты и индивидуальная выживаемость напрямую зависят от возможности особями занимать укрытия [Soderback, 1994]. Занятие укрытия и нахождение в нем требуют проявления агрессии [Figler et al., 1999]. Показано, что среди молодых особей более крупные, которые являются доминирующими, занимают укрытия, расположенные ближе к богатому белками пищевому ресурсу [Ranta, Lindstrom, 1992]. Несмотря на то, что в группах особей доминирующими являются самцы, при занятии укрытий самки с яйцами могут быть более успешны [Figler et al., 1995].

Размерные характеристики особей в группе десятиногих ракообразных также могут оказывать влияние на интенсивность каннибализма, особенно в период культивирования ранней молодежи, когда особи часто линяют [Marshall et al., 2005; Sotelano et al., 2012; Daly et al., 2013; Mirera, Moksnes, 2015]. В таких случаях в качестве метода снижения каннибализма применяется сортировка особей по размеру. Для речных раков сортировка по размеру особенно важна при культивировании молодежи [Parnes, Sagi, 2002; Mellendre et al., 2007], однако с ростом раков эта практика обычно становится менее эффективной [Qin et al., 2001; Ahvenharju, Ruohonen, 2007; Gonzalez et al., 2011]. Это связывают с установлением социальной иерархии в группах, которая имеет тенденцию стабилизировать выживаемость [Jover et al., 1999; Goessmann et al., 2000; Ahvenharju, Ruohonen, 2007; Patullo et al., 2009].

На итог агрессивных контактов между особями влияют размеры особей и длительность контакта между ними [Peebles, 1979; Ahvenharju, Ruohonen, 2007; Moore, 2007]. Важную роль при социальных взаимодействиях, в том числе при агрессивных контактах, у десятиногих ракообразных играют клешни [Karplus et al., 1989; Mariappan et al., 2009]. В связи с этим как один из способов уменьшения каннибализма некоторыми

авторами предлагается полное или частичное удаление клешней [Diez, Nakagawa, Kasahara, 1990; Aiken, Young-Lai, 1979, 1981; Kendall et al., 1982]. Выживаемость в таких экспериментах значительно возрасла. Но удаление клешней не предотвращает каннибализм полностью, так, у *M. rosenbergii* отмечался каннибализм и среди особей с удалёнными клешнями [Segal, Roe, 1975]. Кроме того, удаление конечностей сказывается на скорости роста и созревании особей [Hopkins, 1982, Karplus et al., 1989; O'Neill et al., 1993].

Интенсивность агрессивных взаимодействий и количество случаев каннибализма в искусственных популяциях десятиногих ракообразных могут зависеть и от полового состава особей. Чаще всего группы, состоящие из самок, оказываются менее агрессивны, чем группы из самцов [Wilber, Wilber, 1991; Marshall et al., 2005].

Недостаток пищи существенно повышает уровень каннибализма [Ling, Merican, 1961; Barki et al., 1997 и др.]. Однако даже обильное и полноценное кормление не позволяет полностью его избежать [Segal, Roe, 1975; Romaine, 1995; Nair et al., 1999].

Явление каннибализма отмечается не только у молодежи и взрослых особей десятиногих ракообразных, но и на ранних личиночных стадиях онтогенеза. Проблема каннибализма на личиночных стадиях в первую очередь стала актуальна при развитии промышленного культивирования десятиногих ракообразных в искусственных условиях. Технологии культивирования личинок для многих видов крабов и омаров все еще находятся на стадии развития и часто сопровождаются случаями массовой гибели. В качестве причин, объясняющих такие случаи, часто указываются: плохое питание, неоптимальные условия культивирования, бактериальное заражение. Каннибализм также считается одним из важных факторов, приводящих к высокой смертности на ранних стадиях [Quinitio, Parado-Estera, 2000; Rabbani, Zeng, 2005; Zmora et al., 2005; Ventura et al., 2008; Hamaaki et al., 2011; Sui et al., 2011; Chen et al., 2014]. При этом ситуация с каннибализмом в раннем постэмбриональном онтогенезе видов существенно различается. У *Brachyura* продолжительность планктонной стадии зоеа относительно коротка, и каннибализм обычно становится основной проблемой на стадии декаподита (мегалопы) [Fiore, Plusty, 2005; Rabbani, Zeng, 2005; Zmora et al., 2005; Ventura et al., 2008]. У представителей *Lithodidae* и *Palinuridae*, напротив, каннибализм наблюдается на стадии зоеа, тогда как на стадии декаподита (глаукотэ и пуерулюс) особи не питаются и каннибализм отсутствует [Эпельбаум, 2002; Stevens, 2006; Stevens et al., 2008; Smith et al., 2009; Fitzgibbon, Battaglione, 2012]. Для снижения уровня каннибализма при культивировании в искусственных условиях на стадиях, характеризующихся высоким уровнем каннибализма, уменьшают плотность содержания особей [Zmora et al., 2005]; для

стадий, на которых происходит осаждение на субстрат, устанавливают дополнительные субстраты [Zmora et al., 2005; Stevens, 2006; Mann et al., 2007; Shelley, Lovatelli, 2011]; при культивировании личинок *H. americanus* повышают турбулентность воды за счет увеличения аэрации [Beal, Chapman, 2001], а при транспортировке емкости с мегалопами *S. serrata* периодически встряхивают [Quinitio, Parado-Estepa, 2000]. На ранних стадиях у *Brachyura* к катастрофическим последствиям приводит отсутствие синхронности развития, особенно в период перехода на стадию мегалопы, которая активно питается и имеет развитые клешнеобразные конечности [Quinitio et al., 2001; Sui et al., 2011; Sotelano et al., 2012]. Другими факторами, которые могут оказывать влияние на интенсивность каннибализма при культивировании ранних стадий десятиногих ракообразных, являются качественные и количественные характеристики питания [Baylon et al., 2004; Ventura et al., 2008], косвенное влияние может оказывать фотопериод и интенсивность освещения [Minagawa, 1994; Gardner, Maguire, 1998].

При рассмотрении социальных взаимодействий в группах десятиногих ракообразных особого внимания заслуживает явление заботы о потомстве. Самки речных раков и некоторых других видов пресноводных и сухопутных десятиногих ракообразных вынашивают на себе молодь после ее выхода из яйца [Thiel, 2000]. Систематическое положение видов с проявлениями заботы о потомстве позволяет предполагать, что его формирование происходило в разных таксонах независимо [Thiel, 2000].

На данный момент активно ведутся работы по поиску путей снижения ущерба от каннибализма в аквакультуре десятиногих ракообразных. Используется много методов, начиная от размещения в емкостях и водоёмах специализированных субстратов и заканчивая созданием биотехник и оборудования для индивидуального содержания особей [Shelley, Lovatelli, 2011; Drengstig, Bergheim, 2013]. Несмотря на это, проблема до сих пор остаётся нерешённой [Romano, Zeng, 2017], а изучение механизмов возникновения и регулирования агрессии и каннибализма в искусственных популяциях десятиногих ракообразных по-прежнему является одним из приоритетных и актуальных направлений исследований для современной аквакультуры. В настоящее время накоплено немало данных, касающихся отдельных аспектов регуляции внутривидового хищничества, но общих подходов к анализу данного явления до сих пор не выработано. Имеющиеся данные обычно фрагментарны и касаются отдельных видов в ограниченный период развития. Очень часто о каннибализме упоминают как о явлении, отмеченном при культивировании вида, или экспериментах, посвящённых исследованию других вопросов. До сих пор остается открытым ряд общих вопросов. Так, не ясно, от каких факторов в первую очередь зависит проявление и интенсивность каннибализма: от условий

окружающей среды, от структуры популяций, от морфологии организмов. Как меняется вклад каннибализма в общую смертность на разных этапах онтогенеза, и связано ли это с изменением размера и морфологии особи. Решение этих вопросов необходимо для разработки комплексных подходов, направленных на минимизацию влияния каннибализма и внутривидовой агрессии в группах десятиногих ракообразных при их культивировании в искусственных условиях.

8.1. Размерный состав и плотность посадки как факторы, определяющие интенсивность агрессии и каннибализма

Влияние совместного содержания молодежи и взрослых особей *Procambarus clarkii* на рост, уровень каннибализма и травмированности молодежи исследовано в эксперименте **8.1**. Молодь *P. clarkii* содержалась совместно с половозрелыми особями, контролем служила группа молодежи, находившаяся в аналогичных условиях, но без половозрелых особей. В емкостях располагалось большое количество убежищ норного типа, а также субстраты, имитирующие заросли водных растений. За 55 суток эксперимента смертность особей в результате каннибализма в группах, в которых совместно содержали взрослых половозрелых особей и молодежь, в среднем составила 14% (табл. 8.1). Доля особей, погибших в результате каннибализма в контрольной группе (молодь без половозрелых особей), была ниже - 5%. Данные показатели выживаемости можно оценить как достаточно высокие. Этому способствовали обильное и разнообразное кормление, относительно небольшая плотность посадки молодежи (55 экз./м²), большое количество и разнообразие убежищ и субстратов. Полученные результаты также свидетельствуют о том, что в данных условиях молодежь не рассматривалась крупными особями в качестве приоритетных пищевых объектов.

Масса молодежи, содержащейся совместно с половозрелыми особями, в конце эксперимента была меньше, чем в контрольной группе (табл. 8.1). Данные различия были статистически значимы ($p < 0,05$; t-критерий Стьюдента). По-видимому, из-за присутствия взрослых особей молодежь находилась в угнетённом, стрессовом состоянии, что стало причиной замедления ее роста.

Интересно, что число повреждений переопод у особей в контрольной группе было почти в 5 раз выше, чем у молодежи, содержащейся совместно со взрослыми особями (табл. 8.1). Повреждения переопод в первую очередь свидетельствуют о наличии большого числа агрессивных контактов. Можно предположить, что у молодежи в группах, содержащихся с половозрелыми особями, число агрессивных контактов было меньше. Поскольку утрата переопод чаще всего происходит, когда атакам подвергаются только что

перелинявшие особи с мягкими покровами, меньшая частота линек молоди в группах со взрослыми особями могла быть причиной меньшего числа повреждений особей.

Таблица 8.1 – Рост, выживаемость и повреждения у молоди *Procambarus clarkii* при её содержании совместно со взрослыми особями

Показатель	Две экспериментальные группы из 5 крупных раков и 22 экз. молоди		Контрольная группа из 22 экз. молоди	
	Начало эксперимента	55 сут.	Начало эксперимента	55 сут.
Выживаемость молоди	-	86 %	-	95 %
Кол-во повреждений переопод в пересчёте на одну особь	0	0,125	0	0,615
Средняя масса молоди, г	0,041	2,69	0,043	3,90

Влияние размерного состава групп на уровень каннибализма и характер повреждений у молоди *Procambarus clarkii* при высоких плотностях посадки исследовалось в эксперименте 8.2. Эксперимент проводился в достаточно жёстких условиях: высокая плотность – 820 экз./м², отсутствие убежищ и субстратов. В результате доля особей, погибших от каннибализма, во всех вариантах эксперимента 8.2 за 20 суток (табл. 8.2) была значительно выше, чем в эксперименте 8.1. Самой высокой была доля погибших особей в разноразмерных группах – 55%, а наименьшей – в группах мелких особей – 27,5%. При этом мелкие особи в разноразмерных группах значительно чаще крупных становились жертвами каннибализма – 70% и 40% соответственно (табл. 8.2). В группах, состоявших только из крупных особей, жертвами каннибализма стали 42,5% особей.

Таблица 8.2 – Каннибализм и линьки в одноразмерных и разноразмерных группах молоди *Procambarus clarkii*

Показатель	В группах крупных особей	В группах мелких особей	В разноразмерных группах		
			Среднее	Для крупных	Для мелких
Доля особей, погибших в результате каннибализма, %	42,5	27,5	55,0	40,0	70,0
Зарегистрировано случаев линек в экспериментальной емкости	12,25	13,0	10,5	8,75	1,75

Количество линек, зарегистрированных в емкости для крупных и мелких особей, практически не отличалось в одноразмерных группах крупных и мелких особей – 12,25 и 13 линек на емкость соответственно (табл. 8.2). В разноразмерных группах число

зарегистрированных линек было меньше – 10,5 линек на емкость, причем большая часть – 8,5 случаев успешных линек – приходилось на крупных особей.

В экспериментах 8.1 и 8.2 в разноразмерных группах мелкие особи погибали в результате каннибализма чаще, чем в группах, состоящих из особей близких по размеру. Таким образом, наличие существенной разницы в размерах повышает для мелких особей риск гибели в результате каннибализма со стороны более крупных особей группы.

По нашим наблюдениям и по литературным данным [Peebles, 1980; Barki et al., 1997; Adams, Moore, 2003], каннибализм у взрослых ракообразных в основном происходит в отношении перелинявших особей, когда их покровы еще мягкие. Однако в эксперименте 8.2 в разноразмерных группах молоди было зафиксировано большое число случаев гибели особей от каннибализма в межлиночный период (в емкости на момент гибели отсутствовали экзувии). То есть более крупные особи могли нападать на мелких не только после линьки, когда их покровы мягкие, но и в межлиночный период, когда их покровы были твердыми. Возможно, это было вызвано высокой плотностью содержания особей и тем, что ранняя молодь *P. clarkii* имеет относительно тонкие покровы. Низкая прочность покровов повышает для мелких особей вероятность получения травм и гибели в результате каннибализма в ходе агрессивных контактов.

Поскольку агрессивные контакты между особями являются одной из основных причин возникновения каннибализма, исследованию агрессии и доминирования в группах десятиногих ракообразных мы уделили особое внимание. Эксперименты **8.3** и **8.4**, посвященные этому вопросу, выполнены на разноразмерных группах раков *P. clarkii* и креветок *M. rosenbergii*.

Все агрессивные контакты, отмеченные в ходе наблюдений, классифицировались по размерам контактирующих особей и по особи-инициатору контакта. Выделено четыре типа контактов: между двумя крупными особями, между двумя мелкими особями, между крупной (инициатор) и мелкой особями, между мелкой (инициатор) и крупной особями (табл. 8.3). У раков *P. clarkii* учитывался также пол взаимодействующих особей и исход агрессивного контакта (табл. 8.4).

Интенсивность всех видов агрессивных контактов между особями у креветки *M. rosenbergii* была значительно выше (в 6-10 раз), чем между особями *P. clarkii* (табл. 8.3). При этом у обоих видов распределение количества агрессивных контактов в зависимости от размера особей было сходным (табл. 8.3). Агрессивные контакты чаще происходили между особями одной размерной группы, чем между особями, принадлежащими к разным размерным группам. Большая часть контактов в экспериментальных группах приходилась на взаимодействия между крупными особями.

Число агрессивных контактов между крупными особями более чем в три раза превосходило число контактов между мелкими особями (табл. 8.3). Крупные особи не только чаще контактировали между собой, но и чаще являлись инициаторами контактов с особями меньшего размера. Это показывает, что крупные особи доминировали в разноразмерных группах. Мелкие особи, в свою очередь, обычно избегали контактов с крупными особями. В разноразмерных группах большое количество контактов между крупными особями свидетельствует о том, что они постоянно ведут активную борьбу за возможность занимать доминирующее положение в иерархии группы.

Таблица 8.3 – Относительное количество (среднее \pm стандартное отклонение) контактов среди особей *Procambarus clarkii* и *Macrobrachium rosenbergii* за наблюдение (2 часа)

Вид	Контакты между размерными группами			
	Крупные с крупными к→к	Крупные с мелкими к→м	Мелкие с крупными м→к	Мелкие с мелкими м→м
<i>Procambarus clarkii</i>	0,73 \pm 0,3	0,25 \pm 0,1	0,06 \pm 0,04	0,21 \pm 0,17
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	6,94 \pm 2,3	1,42 \pm 0,46	0,73 \pm 0,22	2,01 \pm 0,58

Символ \rightarrow обозначает направление контакта; К – крупная особь; М – мелкая особь

Еще одним показателем, позволяющим оценить занимаемое особью место в иерархии группы, является ее ответная реакция при возникновении агрессивного контакта. В эксперименте 8.3 с раками *P. clarkii* высокая вероятность избегания агрессора атакуемой особью наблюдалась при нападении крупной особи на мелкую – 92-98%, в зависимости от пола контактирующих особей (табл. 8.4). Тогда как при инициации контакта мелкой особью в отношении крупной этот показатель составил только 40-42 %. Ответная агрессия при нападении крупной особи на мелкую отмечалась в единичных случаях (табл. 8.4). При нападении крупной особи на мелкую размер играет более важную роль, чем пол контактирующих особей. Во всех сочетаниях половой принадлежности контактирующих особей *P. clarkii* процентное соотношение исхода контактов оставалось примерно одинаковым. При инициации контакта мелкой особью крупные особи достаточно часто проявляли ответную агрессию (от 16 до 42% случаев). Высокие показатели ответной агрессии были зафиксированы при контактах особей одного размера (табл. 8.4). При этом чаще всего ответную агрессию проявляли самцы (до 42 % случаев). Самки во всех вариантах сочетаний агрессивных контактов реже проявляли ответную агрессию, чем самцы (табл. 8.4), и старались уйти от агрессора (от 71 до 98% случаев). Таким образом, размер является более значимым фактором, влияющим на исход агрессивных контактов

между особями, чем пол. При контактах между особями одной размерной группы доминирующими являются самцы, а самки в большинстве случаев стараются избегать агрессора.

Таблица 8.4 – Процентное соотношение исхода контактов для каждого типа контакта с учётом пола и размера особей *Procambarus clarkii*, вступающих в контакт

Размерная группа и пол особи – инициатора контакта	Реакция особи, подвергающейся агрессии	Размерная группа и пол особи, подвергающейся агрессии			
		Крупные самцы	Мелкие самцы	Крупные самки	Мелкие самки
Крупные самцы →	уходит	74%	92%	83%	95%
	не реагирует	4%	1%	1%	2%
	ответная агрессия	18%	5%	14%	2%
	драка	4%	2%	2%	1%
Мелкие самцы →	уходит	37%	83%	67%	90%
	не реагирует	20%	3%	6%	5%
	ответная агрессия	42%	14%	27%	5%
	драка	1%	0%	0	0
Крупные самки →	уходит	63%	94%	95%	98%
	не реагирует	8%	0%	5%	0
	ответная агрессия	28%	5%	0	1%
	драка	1%	1%	0	1%
Мелкие самки →	уходит	40%	71%	42%	88%
	не реагирует	24%	13%	42%	7%
	ответная агрессия	36%	16%	16%	5%
	драка	0%	0	0	0

→ обозначает направление контакта

На примере молоди рака *Cherax quadricarinatus* в эксперименте 8.5 исследовали влияние размерного состава группы на рост, уровень каннибализма и продукцию. Максимальные показатели прироста раков при групповом содержании (рис. 8.1) отмечены в группе одноразмерных особей среднего размера. За 120 суток раки из группы, составленной из особей среднего размера, выросли в 2,3 раза по длине и в 12,6 раза по массе тела. При этом показатели средней длины и массы тела составили 114 мм и 32 г соответственно (рис. 8.1 Б). Показатели выживаемости в группе, сформированной из особей мелкого и крупного размера, и группе из особей среднего размера составили 65% и 55% соответственно (рис. 8.1). Кроме того, у части особей за период эксперимента в результате агрессивных взаимодействий наблюдалась утрата или повреждение переопод. Доля особей, ставших жертвами каннибализма или утративших первые переоподы, для обоих вариантов групповых экспериментов составила 50%. Каннибализм в группах раков наблюдался практически всегда во время линьки, когда линяющая особь имела мягкие покровы.

При индивидуальном содержании наиболее существенные показатели прироста продемонстрировали особи мелкого размера (рис. 8.2 Б): прирост за 120 сут эксперимента составил по длине – в 2,3 раза и по массе – в ,8 раза. Для крупных особей (рис. 8.2 А) средние показатели прироста составили по длине – в 1,8 раза и по массе – в 6,1 раза.

Результатом высокого уровня каннибализма при содержании раков в группах стало то, что показатель продукции с одной посаженной на культивирование особи у раков, содержащихся в группах, был почти в два раза ниже (17,7 г на особь), чем у крупных раков, содержащихся индивидуально (31,5 г на особь), и даже меньше, чем у мелких особей, содержащихся индивидуально (18,5 г на особь).

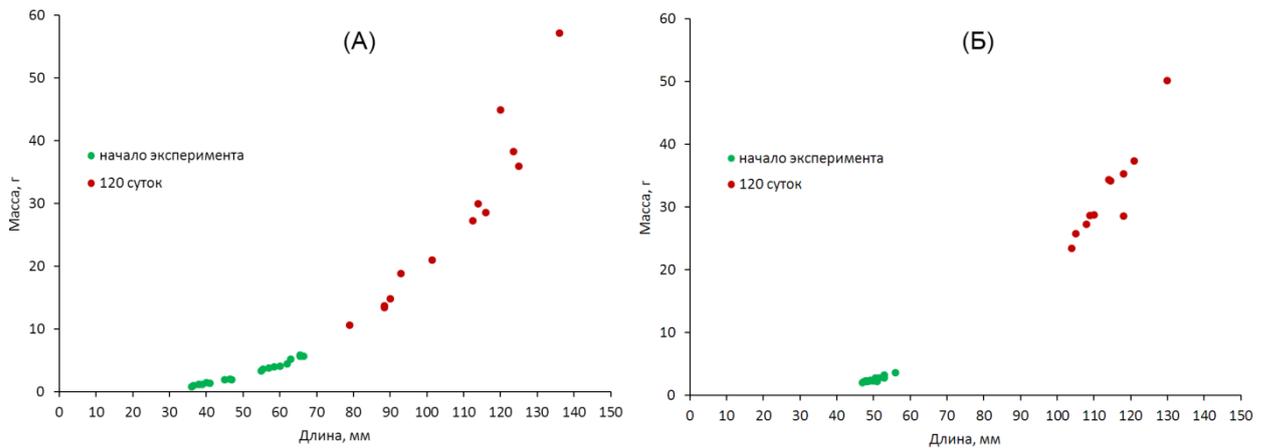


Рисунок 8.1 – Изменение размерно-весовых характеристик молоди рака *Cherax quadricarinatus* при групповом содержании: А – крупных и мелких особей; Б – средних особей

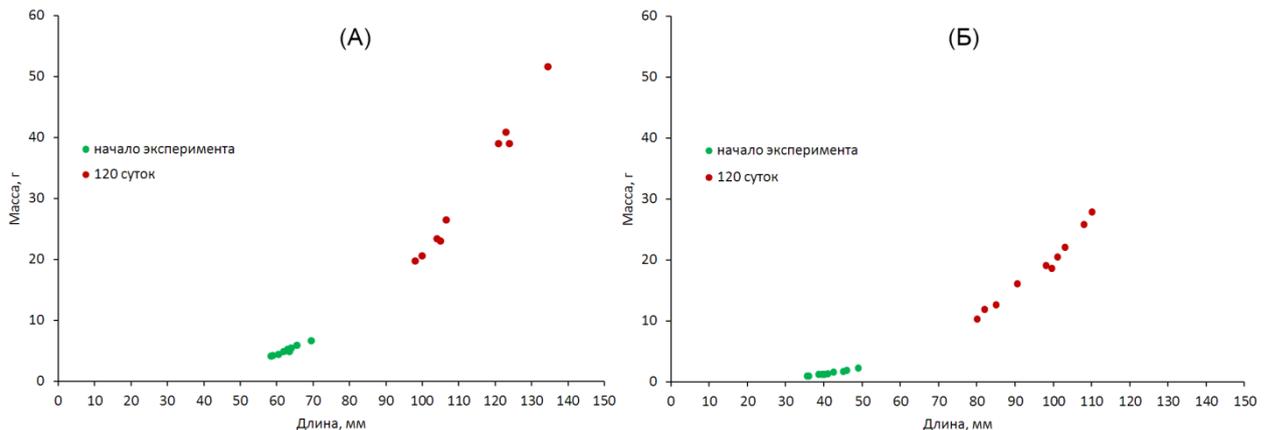


Рисунок – 8.2 Изменение размерно-весовых характеристик молоди рака *Cherax quadricarinatus* при индивидуальном содержании: А – крупных особей и Б – мелких особей

Индивидуальное содержание особей позволило сравнить скорость роста и частоту линек мелких и крупных особей. За время проведения эксперимента мелкие особи линяли чаще (в среднем 3,9 линек на особь), чем крупные особи (в среднем 2,6 линек на особь). Соответственно, межлиночные периоды у них также были в среднем короче, чем у крупных особей. Средние показатели прироста за линьку по длине и массе тела у мелких и

крупных особей были близки и не имели статистически значимых отличий. У мелких особей они составили 19% и 71% соответственно, а у крупных - 18% и 67%. Следствием этого стало сокращение разницы в размерно-весовых показателях мелких и крупных особей при индивидуальном содержании (рис. 8.2). При групповом содержании (рис. 8.1 А) подобной тенденции не наблюдалось, и разница в размерах между мелкими и крупными особями в конце эксперимента оставалась существенной.

Как показали выполненные эксперименты, при содержании раков в группах даже при относительно небольших плотностях посадки (40 экз./м²) каннибализм остается очень существенной проблемой. За время культивирования 50% особей в обоих вариантах группового содержания или погибли, или лишились первых переопод. Кроме того, наблюдения за ростом особей показали, что при групповом содержании крупные особи оказывают тормозящее влияние на рост мелких.

Сравнение результатов роста и выживаемости особей в разноразмерных и одноразмерных группах подтвердило данные, полученные некоторыми авторами, что сортировка особей по размеру чаще всего не приводит к существенному сокращению уровня каннибализма, но может способствовать более равномерному росту [Qin et al., 2001; Ahvenharju, Ruohonen, 2007]. Кроме того, по мере роста особей сортировки становятся менее эффективны [Qin et al., 2001; Ahvenharju, Ruohonen, 2007; Gonzalez et al., 2011], поскольку они нарушают уже сложившиеся иерархические взаимоотношения в группе. В связи с этим пересадку особей и их сортировку по размеру целесообразно выполнять в первые три месяца культивирования, пока в группах не сложились четкие иерархические отношения. Сравнение скорости роста особей при индивидуальном содержании показало, что мелкие особи линяли чаще, чем крупные. За счет частых линек мелкие особи росли быстрее крупных и в нескольких случаях догнали их по размеру. При этом наблюдалась неравномерность роста особей, а разница в средних размерах между крупными и мелкими особями сохранялась. Ускорение роста мелких особей отмечено также и в случаях удаления крупных доминантов из популяции [Naranjo-Páramo et. al., 2018], а также при раздельном содержании групп мелких и крупных особей [Борисов и др., 2013]. Таким образом, можно отметить, что иерархические отношения в группах раков *C. quadricarinatus* играют очень большую роль и оказывают существенное влияние на рост особей. Ускорить рост мелких особей можно, изолировав их от крупных доминирующих особей. Проведение сортировки по размеру позволяет получить более равномерно растущие группы особей, но не решает проблему каннибализма.

Забота о потомстве - широко известная особенность речных раков. В этот период в популяциях десятиногих ракообразных складывается уникальное сочетание размерных

групп особей. Самки раков *Pontastacus leptodactylus* вынашивают яйца и молодь первой и второй стадий на плеоподах под брюшком. На второй стадии молодь начинает питаться, покидает самку в поисках пищи и возвращается обратно в случае опасности. В тоже время каннибализм – частое явление у речных раков, поэтому возникает вопрос, имеет ли место каннибализм в период пребывания молоди на самке. Продолжительность проявления заботы о потомстве у рака *P. leptodactylus* и возможность каннибализма со стороны самки изучались в эксперименте 8.6.

Перед выходом молоди из яиц потребление корма самками раков заметно снизилось. Большую часть времени самки проводили в укрытиях. Молодь раков в течение первой стадии не питалась и практически неподвижно удерживалась на плеоподах самки (рис. 8.3 А). Самки в этот период продолжали периодически совершать вентиляционные движения плеоподами, на которых располагалась молодь. Случаев каннибализма отмечено не было. Продолжительность развития первой стадии составила 8-10 суток.

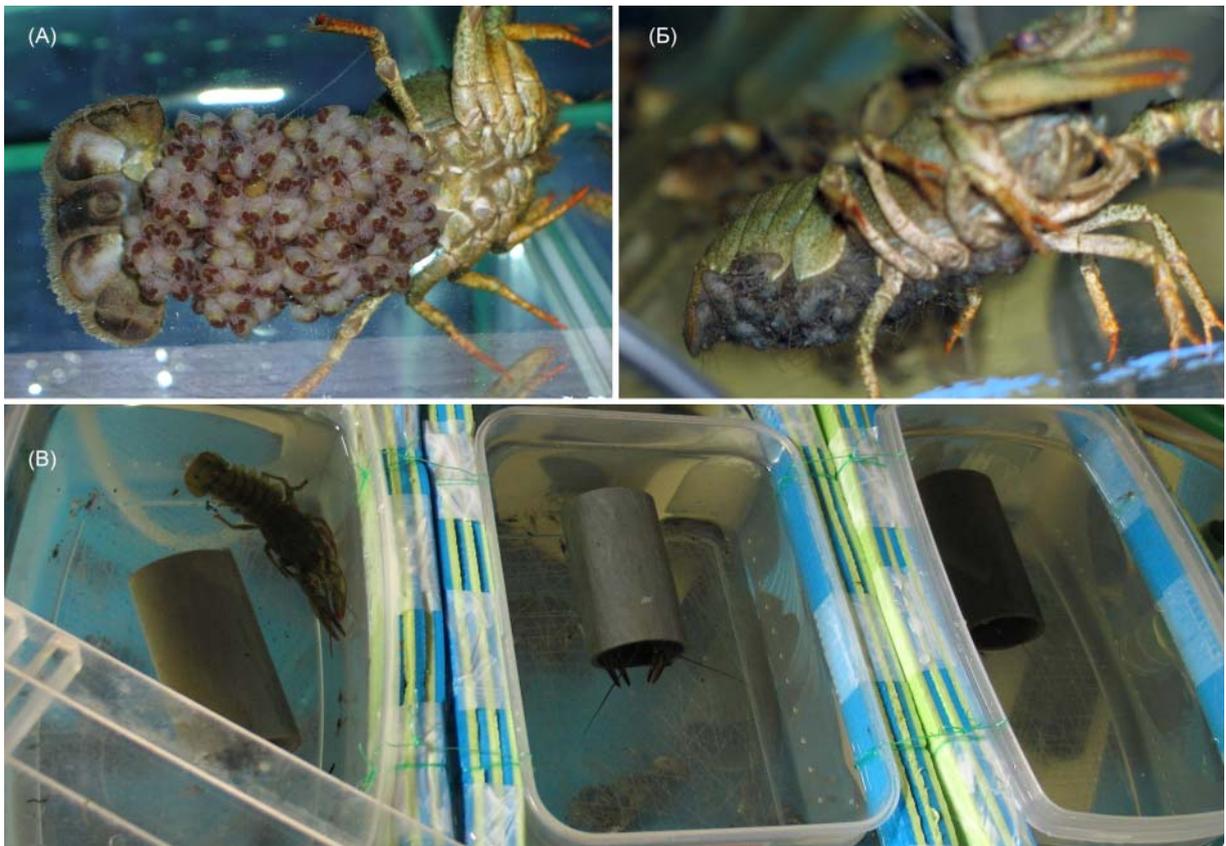


Рисунок 8.3 – Ранняя молодь рака *Pontastacus leptodactylus*: А - молодь первой стадии на самке; Б - молодь второй стадии на самке; В - экспериментальные емкости с молодь второй стадии, начинающей покидать самок

После перехода на вторую стадию (рис. 8.3.Б) молодь начала покидать самок (рис. 8.3 В). Молодь покидала самок преимущественно в темноте, а при включении освещения большая ее часть возвращалась обратно на самку. Все самки и молодь

питались. Доля молоди, остающейся на самках, в течение трех суток наблюдений снижалась. За этот период случаев каннибализма отмечено не было. Спустя трое суток в двух емкостях молодь продолжала возвращаться на самок, а в третьей – полностью покинула самку. На четвертые сутки корм в емкости не вносился. За сутки без корма в емкостях, где молодь продолжала находиться на плеоподах самок, отмечено только три случая возможного каннибализма, но у самок ни в желудках, ни в кишечнике остатков молоди обнаружено не было. Самка, которую полностью покинула молодь, за сутки без корма съела около 50% своего потомства. Факт каннибализма подтвердили многочисленные остатки молоди (32 экз.), обнаруженные в желудке и кишечнике самки.

Проблема каннибализма стоит достаточно остро и для культур планктонных личинок, в случае если их потенциальные пищевые объекты сопоставимы с ними по размеру. Например, зоэа *Paralithodes camtschaticus* способны захватывать крупные пищевые объекты. В результате наиболее распространёнными травмами личинок при их культивировании в искусственных условиях являются повреждения тельсона и абдомена (рис. 8.4), поскольку их захват наиболее удобен.

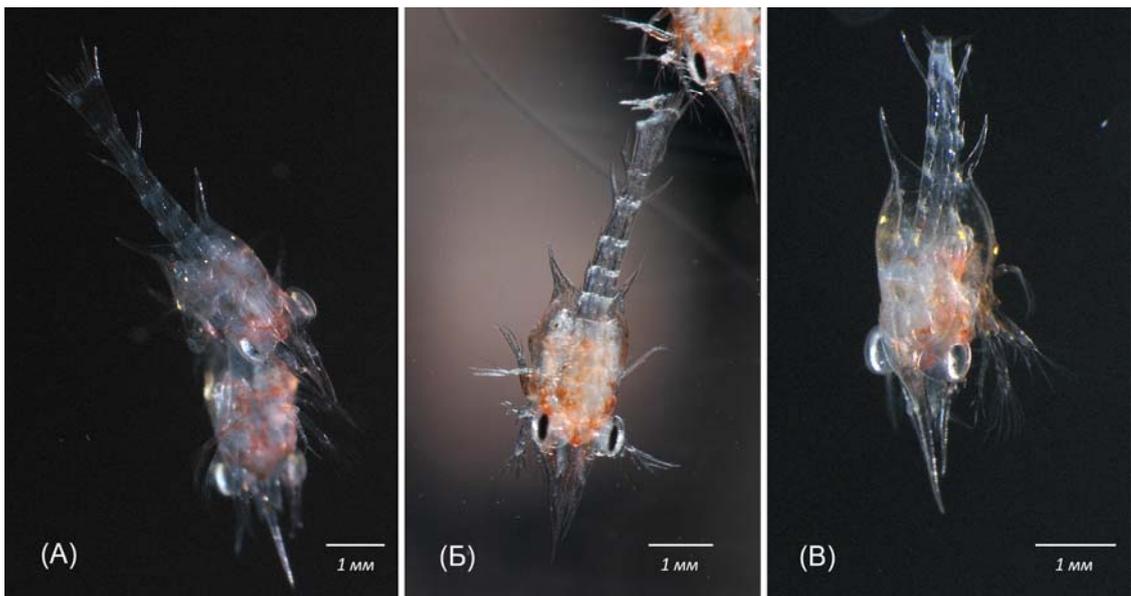


Рисунок 8.4 – Проявление каннибализма у личинок *Paralithodes camtschaticus*:
 А – каннибализм у личинок зоэа III; Б – повреждение тельсона в результате каннибализма;
 В – несовместимые с жизнью повреждения абдомена личинки

Влияние плотности содержания личинок *P. camtschaticus* на интенсивность каннибализма рассмотрено в эксперименте **8.8**. Доля личинок, погибших в результате каннибализма в вариантах эксперимента с плотностью посадки 50, 75 и 100 экз./л, увеличивалась прямо пропорционально плотности посадки и составила соответственно 39, 45 и 54%.

8.2. Факторы, влияющие на интенсивность агрессии и каннибализма при содержании десятиногих ракообразных в искусственных условиях

При культивировании десятиногих ракообразных в искусственных условиях на интенсивность агрессии и каннибализма оказывают влияние различные факторы, многие из которых в той или иной степени могут контролироваться человеком. Одним из основных факторов, влияющих на уровень каннибализма среди десятиногих ракообразных в искусственных условиях, является плотность посадки особей.

В эксперименте 8.7 исследовано влияние плотности посадки на рост и уровень каннибализма у молоди *Cherax quadricarinatus*. В эксперименте закономерно отмечалось уменьшение выживаемости и увеличение доли травмированных особей при высоких плотностях посадки. Размеры особей на 30 сутки во всех вариантах эксперимента (рис. 8.6 А) были близкими и статистически значимых отличий не имели ($p > 0,05$; t-критерий Стьюдента). Максимальная выживаемость (90%) отмечена в варианте эксперимента с минимальной плотностью посадки – 230 экз./м². Минимальная выживаемость (72%) отмечена в варианте с наибольшей плотностью посадки – 460 экз./м² (рис. 8.5 А). Фактически все случаи гибели особей в эксперименте были связаны с проявлениями каннибализма. Кроме того, утрата особями переопод также являлась результатом агрессивных взаимодействий между особями. Доля особей с отсутствующими или частично регенерирующими переоподами первой пары (первые клешненосные конечности) коррелировала с плотностью посадки особей (рис. 8.5 А). Минимальной доля молоди с такими повреждениями была при плотности посадки 230 экз./м² – 17%, а максимальной – при плотности посадки 460 экз./м² – 43%. Полная или частичная утрата первой пары переопод оказывает отрицательное влияние на дальнейший рост, поскольку процесс регенерации требует существенных энергетических затрат. Кроме того, отсутствие переопод негативно сказывается на возможностях особей в дальнейшем активно конкурировать в группе за ресурсы. Восстановление первых переопод происходит медленно, и в течение следующих нескольких линек они остаются существенно меньше, чем у неповреждённых особей.

По мере роста молоди раков также наблюдалось увеличение случаев каннибализма и доли травмированных особей, что, по-видимому, связано с увеличением индивидуальных территорий по мере роста линейных размеров особей. На 60 сутки во всех вариантах эксперимента показатели выживаемости заметно снизились (рис. 8.5 Б). Больше всего случаев гибели особей в результате каннибализма (45%) было зафиксировано в варианте с начальной плотностью посадки 470 экз./м². В остальных

вариантах эксперимента показатели выживаемости были близкими и колебались в диапазоне 66-68%. Доля особей, утративших первые переоподы в результате агрессивных взаимодействий (рис. 8.5 Б), была высока во всех вариантах. Показатели роста молоди (рис. 8.6.) в эксперименте были близкими при всех вариантах плотности посадки.

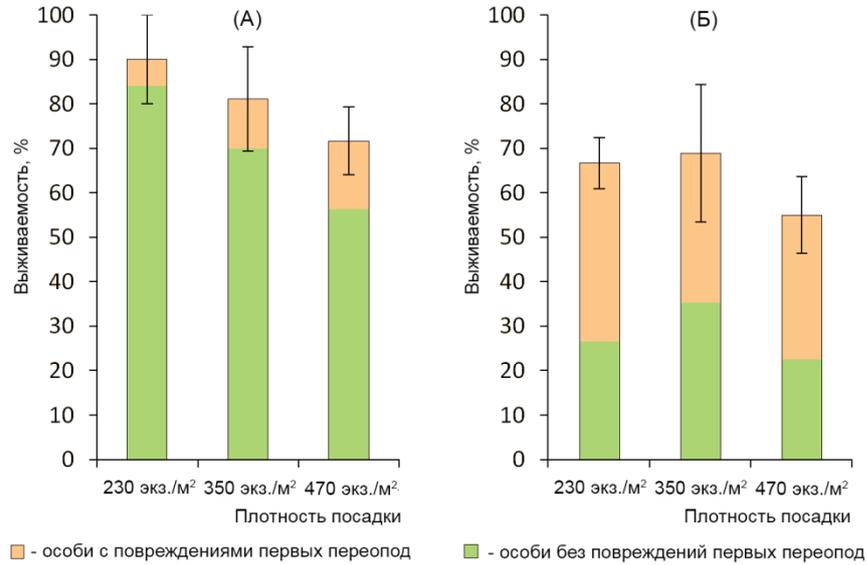


Рисунок 8.5 – Выживаемость и доля особей с повреждениями у молоди рака *Cherax quadricarinatus* на 30 сутки (А) и 60 сутки (Б) эксперимента

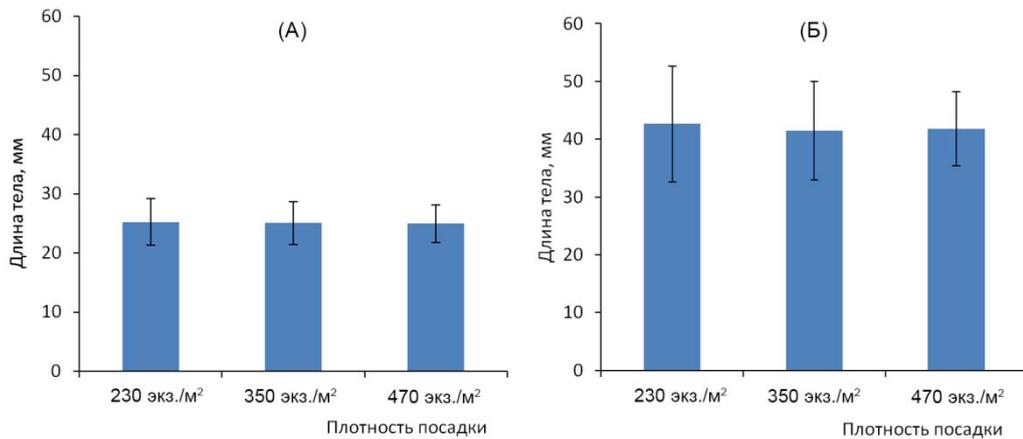


Рисунок 8.6 – Длина тела молоди рака *Cherax quadricarinatus*:

А – 30 сутки и Б – 60 сутки эксперимента

Во всех емкостях в конце эксперимента только одна-две, реже три особи не имели повреждений переопод. Сравнение размера особей с повреждениями переопод и особей без повреждений (рис. 8.7) показало наличие статистически значимых различий. Особи без повреждений были значительно крупнее остальных особей ($p < 0,05$; тест Колмогорова–Смирнова). По-видимому, культивирование особей в емкостях небольшого размера

приводит к выделению в каждой ёмкости 1-2 крупных особей, подавляющих рост остальных.

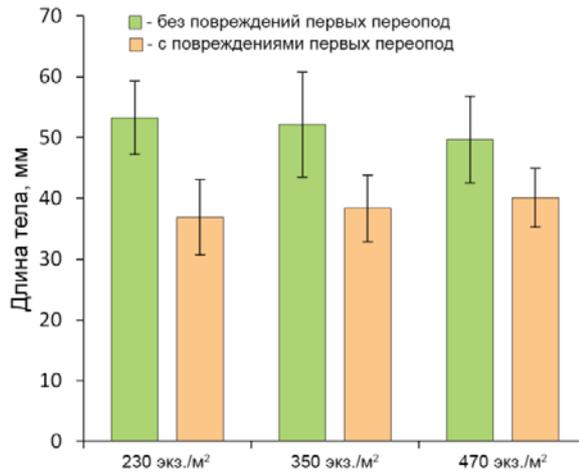


Рисунок 8.7 – Длина тела молоди рака *Cherax quadricarinatus* в конце эксперимента (60 суток) у особей без повреждений и с повреждениями первых переопод

Пища является наиболее важным ресурсом, недостаток которого провоцирует каннибализм [Ling, Merican, 1961; Цукерзис и др., 1977; Brodersen et al., 1989; Barki et al., 1997]. На ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза обменные процессы особей происходят значительно быстрее, чем у взрослых особей. Соответственно, в этот период еще одним важным показателем является величина интервала между кормлениями. Особенно это актуально в искусственных условиях, где частота внесения корма задаётся непосредственно человеком. Влияние частоты внесения корма на каннибализм у молоди 2-3 стадии *P. leptodactylus* исследовалось в эксперименте 8.9.

Молодь содержали в 12 экспериментальных емкостях (площадь дна 0,014 м²) по 15 экз. на емкость (плотность посадки 1070 экз./м²), без укрытий. Первые два дня после пересадки молоди второй стадии в экспериментальные емкости рачки образовывали плотные скопления. случаев каннибализма в этот период отмечено не было. Начиная с третьих суток эксперимента, скоплений молоди не отмечалось. В половину емкостей корм вносили один раз в сутки. Для этого варианта эксперимента за 15 сут было отмечено 4 случая каннибализма (4,4% особей). Во второй половине емкостей кормление производили раз в двое суток. В этом варианте эксперимента жертвами каннибализма стали 20 особей (22,2%). В 80% случаях (19 из 24 погибших особей) каннибализму подвергались особи в процессе линьки или сразу после линьки на третью стадию.

По сходной методике был выполнен эксперимент 8.10 с молодью 3-4 стадии *P. leptodactylus*. Изменения коснулись только плотности посадки, которая в связи с ростом особей была уменьшена до 10 особей на ёмкость (714 экз./м²). При ежедневном кормлении отмечено 5 случаев каннибализма (8,3% особей). При кормлении раз в двое

суток зафиксировано 13 случаев каннибализма (21,6% особей). В 94% случаев (17 из 18 погибших особей) жертвами каннибализма стали линяющие на четвертую стадию особи.

В экспериментах **8.9** и **8.10** увеличение интервала между кормлениями до двух суток привело к возрастанию каннибализма в 4 и 2,5 раза соответственно. При этом жертвами каннибализма в экспериментах 8.9 и 8.10 становились преимущественно особи в период линьки. Результаты экспериментов показали, что увеличение интервала между внесениями корма существенно повышает уровень каннибализма.

В эксперименте **8.11** на примере ранней молодежи *Paralithodes camtschaticus* исследовали влияние температуры, субстрата и типа корма на уровень каннибализма. В ходе проведения эксперимента особи в подавляющем числе случаев погибали или в результате каннибализма, или вследствие неудачной линьки и последующего каннибализма. В последнем случае в процессе линьки особям не удавалось полностью сбросить экзувий. В таком положении они не могли активно перемещаться и, будучи ещё живыми, поедались другими особями. При температуре 7 и 10 °C линьки молодежи происходили достаточно синхронно, и именно в эти моменты отмечались массовые случаи каннибализма. В результате на графике, демонстрирующем смертность молодежи от каннибализма в эксперименте, наблюдается чередование периодов с высоким и низким уровнем каннибализма (рис. 8.8).

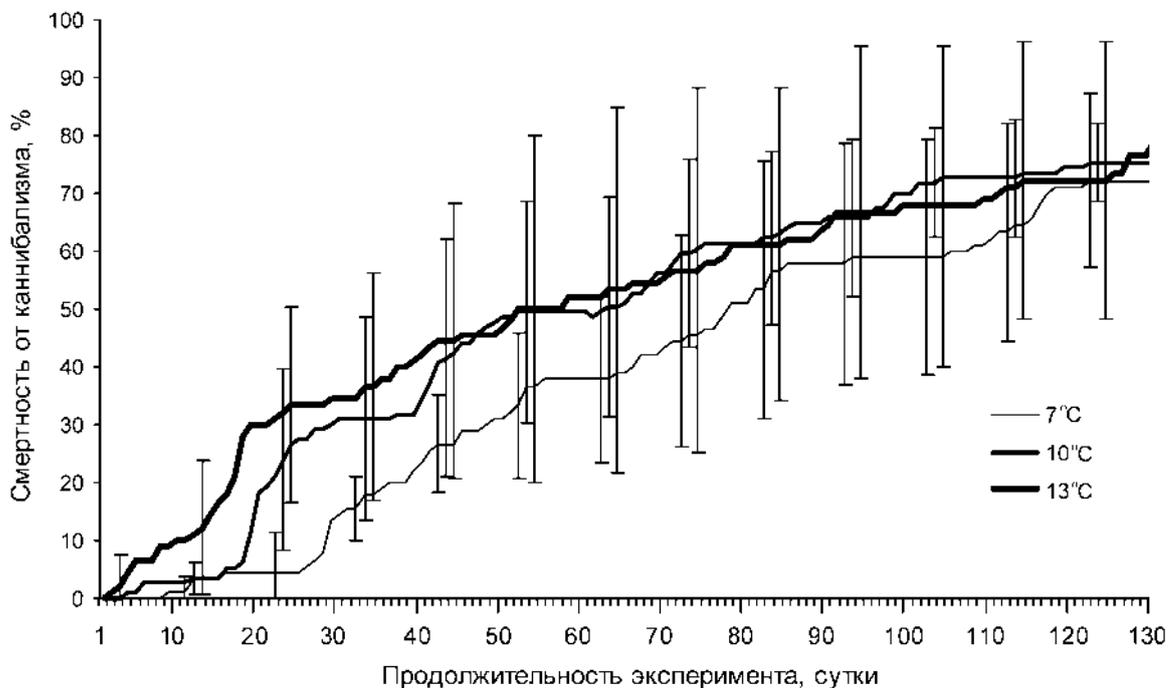


Рисунок 8.8 – Смертность молодежи *Paralithodes camtschaticus* в результате каннибализма при разной температуре воды

При температуре 7 °С случаи каннибализма регистрировались реже, однако различия между вариантами эксперимента с разными температурами содержания не были статистически значимыми ($p > 0,05$; U-критерий Манна–Уитни). Следует отметить, что за время эксперимента особи содержавшиеся при температуре 13 °С, перелиняли 5–6 раз, при 10 °С 4–5 раз, а при температуре 7 °С – всего 3–4 раза. В эксперименте чётко прослеживается закономерность, что жертвами каннибализма среди молоди становятся особи в период линьки. В связи с этим уменьшение случаев каннибализма при низких температурах является следствием более редких линек особей.

При сравнении влияния типа корма на каннибализм при использовании разнообразных кормовых объектов естественного происхождения количество случаев каннибализма было зарегистрировано меньше, чем при использовании комбикормов (рис. 8.9). Наблюдаемые различия в уровне каннибализма между этими вариантами эксперимента были статистически значимыми ($p = 0,004$; U-критерий Манна–Уитни).

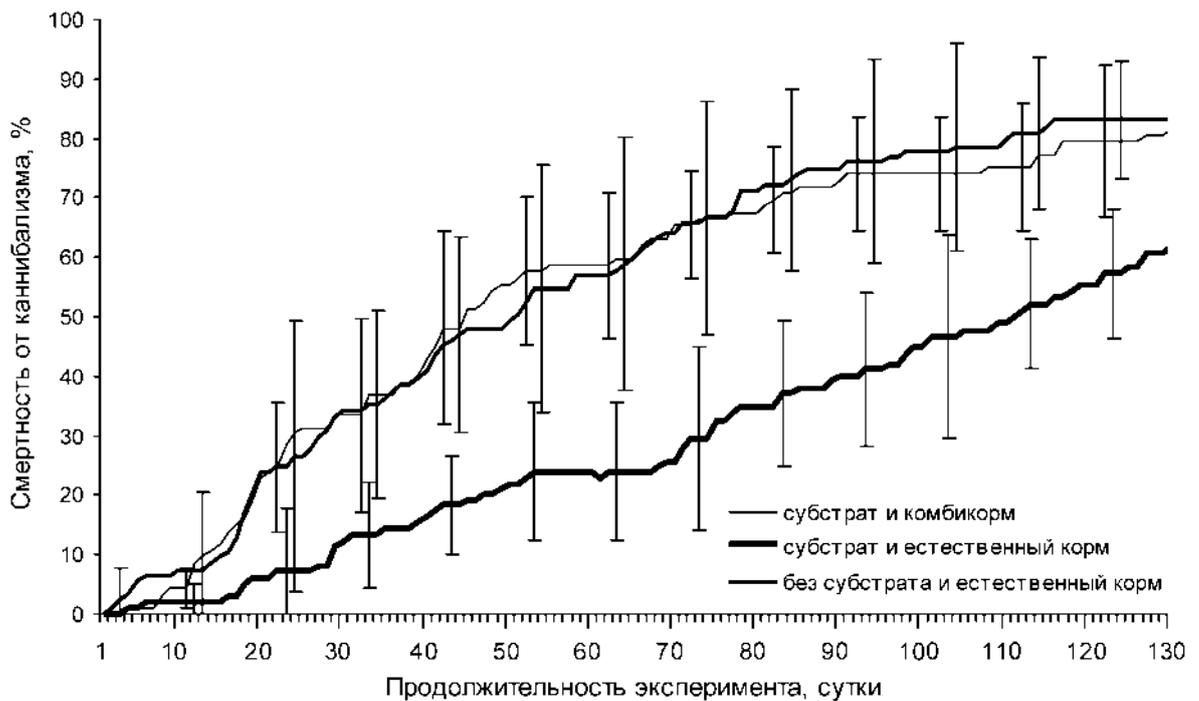


Рисунок 8.9 – Смертность молоди *Paralithodes camtschaticus* в результате каннибализма в зависимости от использования разного корма и наличия или отсутствия субстрата

В ёмкостях, в которых в качестве субстрата разместили спутанные пластиковые нити, уровень каннибализма был существенно ниже, чем в ёмкостях без субстратов ($p = 0,004$; U-критерий Манна–Уитни). Выживаемость особей в ёмкостях со структурирующим объём ёмкости субстратом была в среднем в 3 раза выше, чем в ёмкостях без субстрата (рис. 8.9). В ёмкостях с субстратом молодь распределялась более равномерно и могла перемещаться по всему объёму ёмкости, занятому субстратом.

Использование субстрата позволило значительно снизить частоту контактов между особями и обеспечило им возможность отступить в случае агрессии со стороны другой особи. Это стало причиной столь существенного снижения уровня каннибализма (рис. 8.9).

Исследование влияния типа субстрата на уровень каннибализма и характер повреждений у молоди *P. leptodactylus* выполнено в эксперименте 8.12. В эксперименте (рис. 8.10) молодь содержалась на трех вариантах субстратов: кирпичи, каменистый грунт, спутанные пластиковые нити. Молодь раков занимала отверстия в кирпичах и небольшие полости под ними. В начале эксперимента иногда можно было наблюдать по две особи в одном отверстии, в конце эксперимента раки преимущественно занимали убежища поодиночке. В варианте с каменистым грунтом раки рыли небольшие норки под крупными камнями, а также использовали в качестве укрытий пустые раковины моллюска *Dreissena polymorpha*. При использовании в качестве субстрата спутанных пластиковых нитей молодь свободно перемещалась внутри всего объема, занимаемого ими. В темное время суток она распределялась относительно равномерно, а при включении света перемещалась ближе ко дну емкости.



Рисунок 8.10 – Молодь рака *Pontastacus leptodactylus* на субстратах различных типов:
А – кирпичи; Б – каменистый грунт; В – спутанные пластиковые нити

Самая высокая выживаемость (85%) наблюдалась при использовании в качестве субстрата спутанных пластиковых нитей (табл. 8.5). Самая низкая (50%) – при использовании кирпичей. Процент особей с повреждениями переопод был выше в варианте с пластиковыми нитями (30%), меньше всего повреждений переопод (19%) имели особи, для которых в качестве укрытий были установлены кирпичи (табл. 8.5). Можно сделать предположение, что при недостатке убежищ, высокой конкуренции за них и недостаточно структурированном пространстве (вариант – кирпичи) в первую очередь элиминации подвергались особи, получившие повреждения ранее.

Таблица 8.5 – Изменение длины и веса тела, числа повреждений первых переопод, выживаемость молоди рака *Pontastacus leptodactylus* в ходе эксперимента

	Тип субстрата		
	Кирпичи	Каменистый грунт	Пластиковые нити
Кол-во особей в начале эксперимента, экз.	133	130	131
Плотность особей в начале эксперимента, экз./м ²	554	541	545
Выживаемость на 120 сут., экз. (%)	67 (50%)	101 (78%)	112 (85%)
Масса, г (\pm SD)	0,61 (\pm 0,5)	0,45 (\pm 0,2)	0,56 (\pm 0,3)
Длина, мм (\pm SD)	28,7 (\pm 5,9)	26,0 (\pm 4,3)	28,1 (\pm 4,7)
Особей с повреждениями первых переопод, экз. (%)	13 (19%)	21 (22%)	33 (30%)

Пластиковые нити структурировали пространство емкости, увеличивая ее используемый объем, и уменьшали частоту контактов между особями. Особи при возникновении агрессивных контактов имели возможность уйти от агрессора, что стало причиной снижения смертности, но в отсутствие убежищ норного типа наблюдалось повышение общего уровня травматизма особей вследствие агрессивных взаимодействий.

При использовании убежищ необходимо, чтобы диаметр убежища соответствовал размеру особи. Слишком большое убежище не воспринимается как индивидуальное, и его пытаются занять несколько особей одновременно. Как дополнение к укрытиям норного типа при выращивании молоди речных раков можно рекомендовать использовать сплетения пластиковых нитей, структурирующих объем емкости. При этом расстояния между нитями должны позволять молоди раков свободно перемещаться внутри всего объема, занимаемого нитями.

В экспериментах **8.3** и **8.4** исследовано влияние на конкуренцию и интенсивность агрессивных контактов освещения и кормовых объектов у рака *Procambarus clarkii* и креветки *Macrobrachium rosenbergii*. Внесение корма в экспериментальные емкости провоцировало конкуренцию за пищу и приводило к увеличению количества агрессивных контактов. Количество агрессивных контактов до момента внесения корма (первый час наблюдений) всегда было меньше, чем после внесения корма (второй час наблюдений) (рис. 8.11 и 8.12). Наибольшее увеличение уровня агрессии отмечалось непосредственно в момент внесения корма (количество агрессивных контактов увеличилось почти в два раза у рака *P. clarkii* и в три раза у креветки *M. rosenbergii*). В течение часа после внесения корма уровень агрессии у обоих видов снижался до исходного значения.

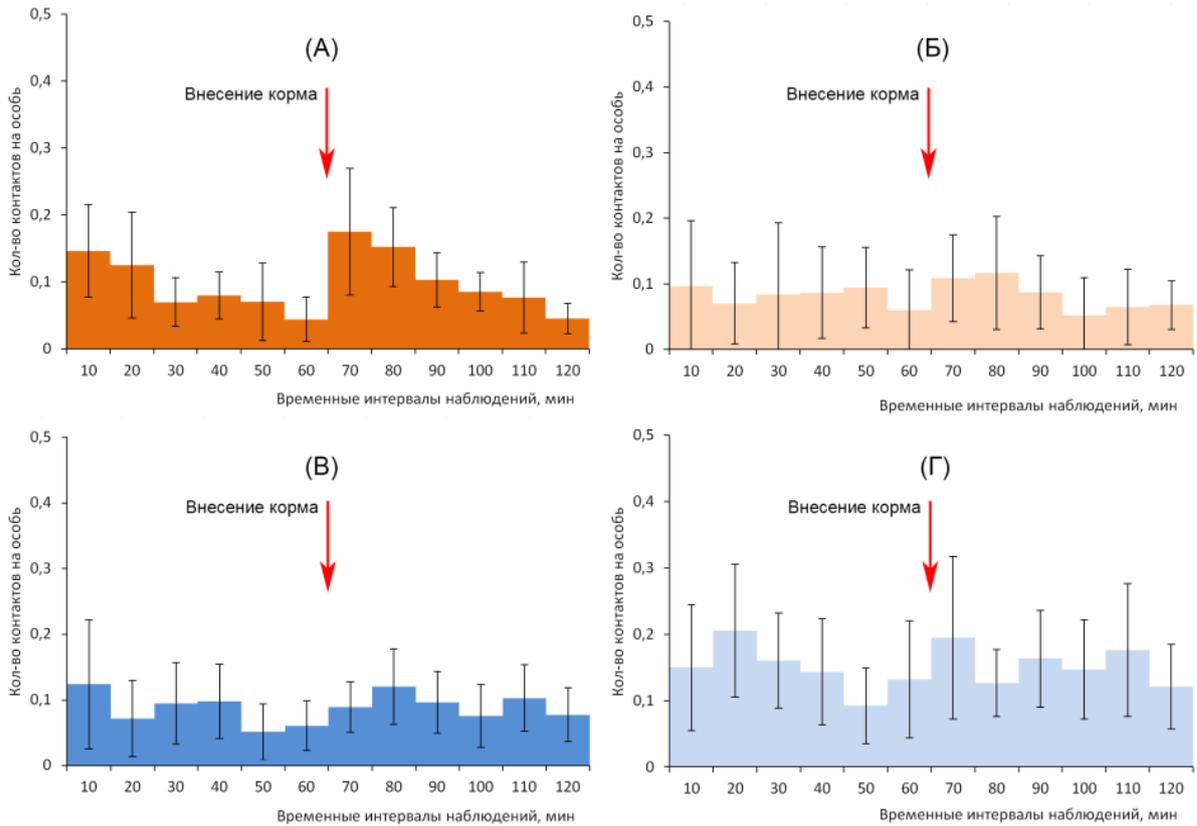


Рисунок 8.11 – Количество агрессивных контактов (в пересчёте на одну особь) в группе *Procambarus clarkii* до и после внесения корма: А – лампа дневного света, крупный корм; Б – лампа дневного света, мелкий корм; В – красная лампа, крупный корм; Г – красная лампа, мелкий корм

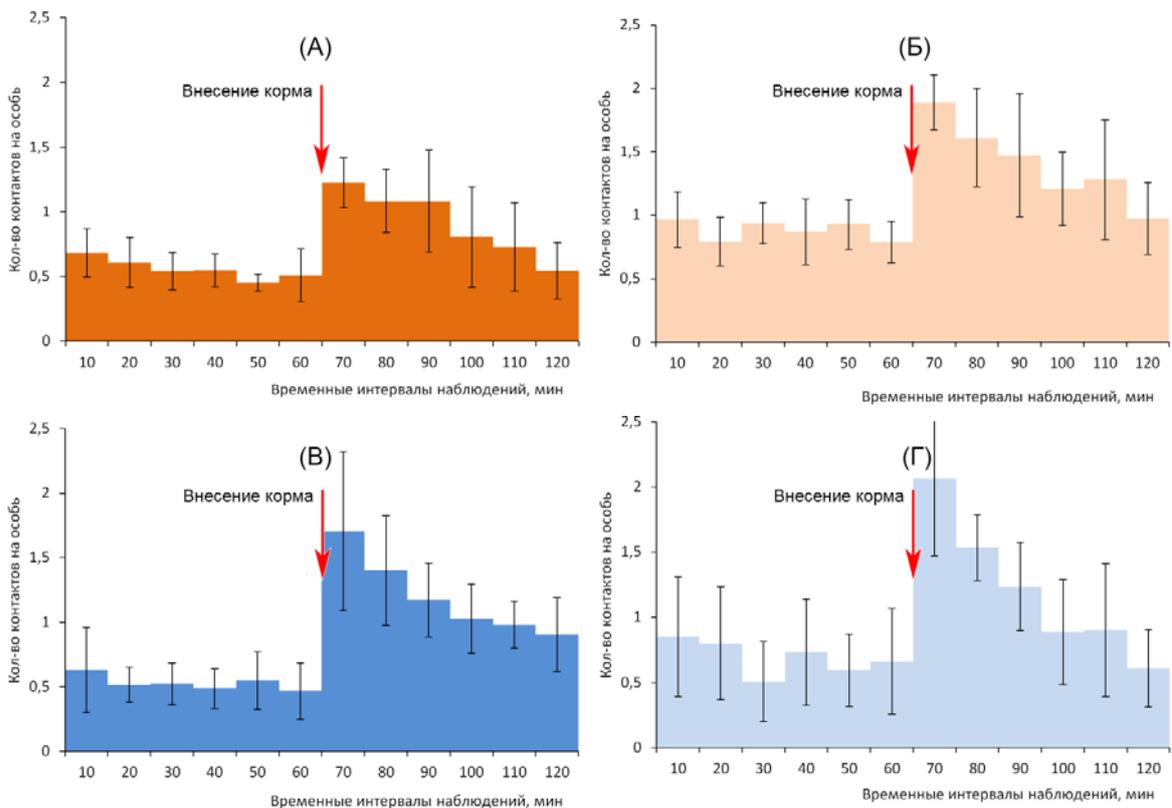


Рисунок 8.12 – Количество агрессивных контактов (в пересчёте на одну особь) в группе *M. rosenbergii* до и после внесения корма: А – лампа дневного света, крупный корм; Б – лампа дневного света, мелкий корм; В – красная лампа, крупный корм; Г – красная лампа, мелкий корм

В таблице 8.6 представлено общее количество контактов, зарегистрированное в экспериментах с *P. clarkii* и *M. rosenbergii* для каждой из четырех серий наблюдений. Интенсивность агрессивных контактов между особями *M. rosenbergii* была в несколько раз выше во всех вариантах экспериментов. По-видимому, активность и агрессивность особей креветки *M. rosenbergii* выше, чем у раков *P. clarkii*. Ещё одной из причин такого результата может быть более активное использование раками убежищ.

Таблица 8.6 – Общее количество контактов, зарегистрированное в экспериментах с *Procambarus clarkii* и *Macrobrachium rosenbergii*

Вид	Варианты экспериментов			
	крупный корм, лампа дневного света	мелкий корм, лампа дневного света	крупный корм, красная лампа	мелкий корм, красная лампа
<i>Procambarus clarkii</i>	700	731	673	1365
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	5617	5495	3191	2376

Размер пищевых частиц не играл существенной роли при возникновении агрессивных контактов у *M. rosenbergii*, тогда как проявление агрессии при слабом освещении у *M. rosenbergii* было менее выражено. Для *P. clarkii* существенное увеличение количества агрессивных контактов зарегистрировано только в варианте с низкой освещённостью и мелким кормом.

8.3. Каннибализм у *Paralithodes camtschaticus* на разных этапах постэмбрионального онтогенеза при содержании и культивировании в искусственных условиях

У *P. camtschaticus* (эксперимент 8.13) при содержании самок в естественной морской воде выход личинок из яиц обычно продолжался от одной до трех недель (рис. 8.13). При этом продолжительность периода массового выхода личинок из яиц составляла от 3 до 7 суток. Такой растянутый период выхода личинок из яиц характерен и для других видов сем. Lithodidae [Paul, Paul, 2001; Thatje et al., 2003]. В период нереста самки *P. camtschaticus* питаются. При содержании голодных самок *P. camtschaticus* в одной емкости с личинками мы наблюдали попытки самок поедать личинок из скоплений на дне емкости. Чтобы избежать потребления самками собственных личинок, их отделяли от самок, используя разработанное для этой цели устройство [Патент 76547; Ковачева и др., 2008]. В основу его функционирования были положены данные о положительном фототаксисе личинок.

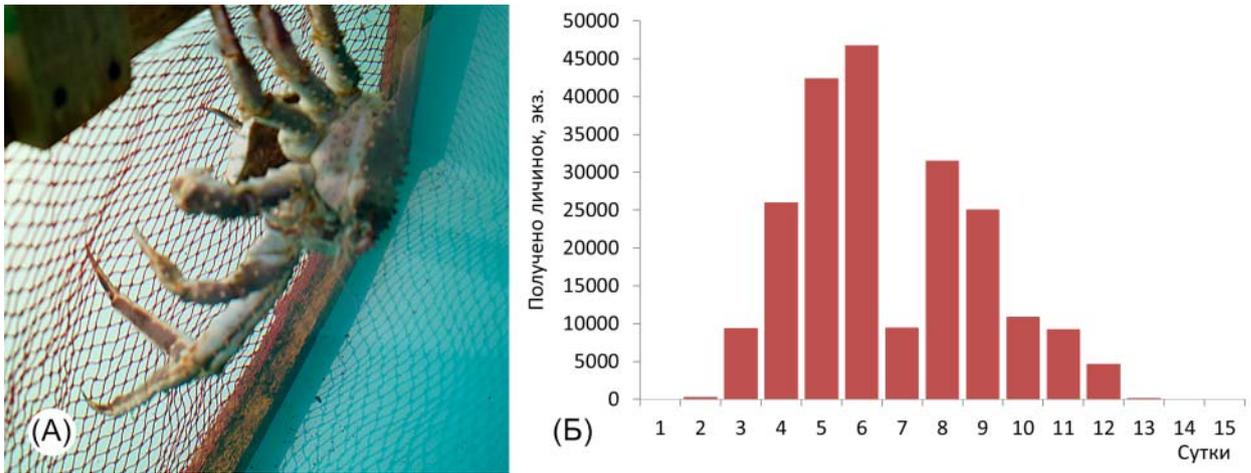


Рисунок 8.13 – Выход личинок из яиц у *Paralithodes camtschaticus*: А – самка вентилирует яйца в период выхода личинок; Б – динамика выхода личинок у одной самки

Наиболее распространёнными травмами, получаемыми личинками в результате каннибализма, были различные повреждения тельсона (рис. 8.4). Выживаемость личинок в выростной емкости в эксперименте **8.14** до стадии глаукотоз составила 35%. На протяжении всего периода развития личинок доля особей, ставших жертвами каннибализма, среди погибших особей менялась незначительно (табл. 8.4). Случаи каннибализма в период массовой линьки личинок отмечались как в отношении линяющих особей, так и особей, находящихся в межличиночном периоде. Каннибализм регистрировали и в периоды, когда случаи линек в экспериментальных ёмкостях отмечены не были. Захват одних личинок другими в основном происходил в местах скопления личинок и корма. Таким образом, в отличие от эксперимента с молодьё, существенная доля случаев каннибализма у зоа *P. camtschaticus* происходила в межличиночный период. Мы связываем это с тем, что личинки имеют очень тонкие покровы, которые не являются препятствием при нападении особей друг на друга.

Несмотря на то, что в искусственных условиях случаи каннибализма у личинок *P. camtschaticus* отмечались часто, в естественной среде каннибализм у личинок *P. camtschaticus* маловероятен, так как их плотность в планктоне гораздо ниже и редко превышает несколько десятков особей на м³ [Клитин, 2003], что в 1000 раз меньше, чем плотность, создаваемая при культивировании личинок в искусственных условиях. Даже в период выхода личинок из яиц вероятность возникновения плотных скоплений невелика. Выход личинок из яиц у одной самки продолжается от одной недели до трёх. В целом же по всей популяции этот процесс растягивается на 2-3 месяца. Таким образом, в естественных условиях отсутствуют условия для образования плотных скоплений личинок, и каннибализм в ходе личиночного развития у *P. camtschaticus* едва ли имеет место. Наблюдаемые же в искусственных условиях случаи каннибализма следует

рассматривать как иллюстрацию способности личинок к захвату пищевых объектов, а не как проявление агрессивных внутригрупповых взаимоотношений.

Таблица 8.4 – Причины гибели личинок *Paralithodes camtschaticus* на разных этапах развития

Этап	Причины гибели личинок, %		
	каннибализм	неудачная линька	не определены
Зоэа I (через 1 сут после пересадки)	31	0	69
Зоэа I → Зоэа II (период массовой линьки)	32	41	27
Зоэа II	41	4	55
Зоэа II → Зоэа III (период массовой линьки)	38	37	25
Зоэа III	44	10	46
Зоэа III → Зоэа IV (период массовой линьки)	27	37	36

Глаукотоз – непитающаяся стадия в жизненном цикле *P. camtschaticus*. Ее продолжительность в ходе эксперимента в среднем составила 18 сут. В связи с отсутствием пищевой активности и редукцией вооружения ротовых конечностей на этой стадии особи не могут быть инициаторами агрессивных контактов. Однако сами глаукотоз в проведённых экспериментах подвергались агрессии как со стороны личинок зоэа IV, так и со стороны молоди первой стадии.

В эксперименте **8.14** в выростной емкости линька зоэа IV на стадию глаукотоз проходила у особей несинхронно. При этом отмечались многочисленные случаи нападения зоэа IV на глаукотоз. Размещение в емкостях пластиковых нитей, служивших субстратом для оседания глаукотоз, снижало каннибализм. Однако сами нити могли стать причиной гибели личинок, которые запутывались в них. Чтобы этого избежать, нами были разработаны специализированные субстраты из пластиковой сетки (рис. 7.15), которые охотно использовались глаукотоз для оседания, но были безопасны для личинок [Ковачева и др., 2015; Ковачева и др., 2018].

В эксперименте **8.15** по совместному содержанию глаукотоз и молоди первой стадии в результате каннибализма со стороны молоди погибло 30% глаукотоз. На стадии глаукотоз, так же как и на стадии зоэа, покровы особи тонкие и некальцифицированные, что, по-видимому, делает достаточно легким повреждение особей в межличинный период.

В эксперименте **8.16** по совместному содержанию разноразмерных особей, выполненном на молоди второго и третьего года жизни, наблюдались многочисленные случаи каннибализма. Стоит отметить, что крупные особи поедали более мелких даже в межличинный период, когда те имели жёсткие покровы. В то же время был отмечен случай, когда две крупные особи прожили в одной ёмкости (площадью 0,4 м²) 9 месяцев.

За это время они перелиняли по 4 раза. Линька у них проходила практически синхронно, и за это время они не нанесли повреждений друг другу. Однако как только произошла рассинхронизация линек, мелкая особь была съедена во время линьки.

В естественной среде молодь *P. camtschaticus* первые 3–4 года обитает на мелководье, занимая различного рода убежища в биотопах со сложной структурой, преимущественно среди зарослей гидроидов и водорослей. Здесь образуются достаточно плотные ее поселения, причем на одной территории могут обитать особи разных возрастных групп [Переладов, 2003]. В этот период возможны случаи каннибализма, что косвенно подтверждают наши наблюдения и работы других авторов по содержанию разноразмерных групп молодежи в искусственных условиях [Stevens, Swiney, 2005]. По достижении размера 3–4 см по ширине карапакса молодь *P. camtschaticus* покидает убежища и начинает мигрировать [Левин, 2001; Павлов, 2003; Переладов, 2003]. В это время для молодежи становится характерно стадное поведение, а в некоторых случаях происходит возникновение плотных скоплений – подингов [Dew, 1990; Павлов, 2003; Переладов, 2003]. Возможно, образование таких скоплений позволяет защититься от хищников [Dew, 1990]. При столь плотном взаимодействии особей каннибализм должен быть сведен к минимуму, в противном случае биологический смысл этого явления вызывает сомнение. Литературные данные [Nakanishi, 1987; Brodersen et al., 1989; Дамсгорд, 2000; Stevens, Swiney, 2005] и результаты нашего эксперимента позволяют говорить о высоком уровне каннибализма при содержании молодежи *P. camtschaticus* в искусственных условиях. Исследователи, изучавшие питание *P. camtschaticus*, в естественной среде, не упоминают об обнаружении частей тела того же вида в желудках молодежи или взрослых особей. Исследователи наблюдавшие подинги у *P. camtschaticus* не отмечали случаев каннибализма. Однако для краба-стригуна *Chionoecetes opilio* описаны подобные случаи [Lovrich, Sainte-Marie, 1997]. Отсутствие каннибализма в массовых скоплениях молодежи *P. camtschaticus* в естественных условиях может быть связано с тем, что такие скопления образуют особи сходного размера и находящиеся на одинаковой стадии линочного цикла. Как показали наши эксперименты с молодежью и эксперименты со взрослыми крабами (см. эксперимент 8.17 и 8.18), серьезные повреждения и гибель особей происходит или при совместном содержании линяющих и активно питающихся особей, или при существенной разнице в размере особей. Синхронизация линочных процессов у молодежи в естественных условиях является следствием циклических годовых колебаний температуры, в искусственных условиях происходит нарушение этих циклов, что приводит к рассинхронизации сроков линьки.

Эксперименты **8.17** и **8.18** были направлены на исследование агрессивного поведения и каннибализма у взрослых особей *P. camtschaticus* при содержании в искусственных условиях на разных стадиях линочного цикла.

Половозрелые самцы *P. camtschaticus* при содержании в бассейнах в дневное время были малоактивны. В ночное время двигательная активность особей возрастала. Несмотря на высокую плотность содержания (до 30 особей на м²) и постоянный физический контакт между особями агрессивные взаимодействия между ними как в ночное, так и в дневное время практически отсутствовали. После внесения корма в бассейны происходило резкое повышение активности особей, проявлявшееся в поисковом поведении и конкуренции за корм. Крабы активно перемещались по бассейну. Наблюдались попытки вырвать кусок корма. Одни особи хватали других за конечности. Сходное поведение сопровождавшееся существенным увеличением активности и контактов, наблюдалось у креветок *M. rosenbergii* в эксперименте 8.4. Однако в случае *P. camtschaticus* контакты между особями были направлены на борьбу за корм и не содержали элементов социальной конкуренции (демонстративная угроза, избегание противника), которые были характерны для креветок *M. rosenbergii* и раков *P. clarkii*. Следует отметить, что даже при активной конкуренции за корм между особями *P. camtschaticus*, они сравнительно редко получали серьёзные травмы. В эксперименте 8.17 и 8.18 при содержании одноразмерных особей случаи каннибализма были зафиксированы только в отношении линяющих особей (табл. 8.5). В варианте эксперимента 8.17 при совместном содержании двух размерных групп особей, масса которых отличалась в 3–4 раза, каннибализм также отмечен не был (табл. 8.5).

Таблица 8.5 – Результаты экспериментов с половозрелыми самцами *Paralithodes camtschaticus*

Параметр	Эксперимент № 8.17				Эксперимент № 8.18				
Кол-во особей с шириной карапакса:									
90–130 мм	46	92	118	18	0	0	0	0	0
130–160 мм	0	0	0	6	36	34	35	26	26
Удельная биомасса, кг/м ²	10	20	30	7	16	14	15	14	14
Линочная стадия особей*	межлиночная				межлиночная– предлинька			послелинька	
Продолжительность эксперимента, сут	30	30	30	30	60	60	60	60	60
Случаев линьки	0	0	0	0	9	16	13	0	0
Отсажено линяющих особей, экз.	0	0	0	0	7	16	13	0	0
Смертность из-за каннибализма, экз.	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Смертность в результате травм, экз.	1	1	0	0	0	0	0	0	0

*-Стадии указаны в соответствии с их описанием, в книге “Камчатский краб в Баренцевом море” [2003]

В период линьки в эксперименте 8.18 особи, находящиеся в межлиночной стадии, проявляли повышенную агрессивность в отношении линяющих особей. В связи с этим особей, находящихся в процессе линьки, отсаживали в другие бассейны. В тех случаях, когда особи не были пересажены, они становились жертвами каннибализма (табл. 8.5). Линьки происходили несинхронно, и большинство особей на протяжении всего эксперимента активно питались. После линьки, как показали наши наблюдения, взрослые особи *P. camtschaticus* не питаются около двух недель. По-видимому, это минимальное время, необходимое для того, чтобы ротовые конечности, клешни и желудочные зубцы приобрели достаточную твёрдость. Сконцентрированные в отдельных бассейнах недавно перелинявшие, но уже с частично затвердевшими покровами особи активно питались. Проявлений агрессии между ними не наблюдалось, а случаи каннибализма отсутствовали (табл. 8.5).

Выполненные нами наблюдения показали, что в группах взрослых особей *P. camtschaticus* проявления агрессии в межлиночный период находятся на низком уровне и выражаются в основном в конкуренции за корм. Случаев смертности в результате каннибализма среди особей, находящихся в межлиночном периоде, отмечено не было. У *P. camtschaticus* мы не наблюдали агрессивных контактов между особями которые были бы направлены на установление статуса особи в группе, отмеченных нами при исследовании креветок *M. rosenbergii* и раков *P. clarkii*. Увеличение плотности содержания особей *P. camtschaticus* в бассейнах не приводило к существенному росту агрессивности особей. Как по нашим наблюдениям, так и по данным других авторов [Левин, 2001; Загорский, Васильев, 2012; Stevens, 2012], взрослые особи *P. camtschaticus* прекращают питаться задолго до наступления линьки и снова приступают к питанию через 2 недели после линьки. Половозрелые особи *P. camtschaticus* часто образуют достаточно плотные скопления и ведут кочевой образ жизни, перемещаясь большими группами [Виноградов, 1941; Павлов, 2003]. В отличие от многих других видов десятиногих ракообразных, у них отсутствует необходимость охранять индивидуальную территорию или убежища. Эти особенности социального поведения *P. camtschaticus* определяют низкую агрессивность особей в группах. При этом линька является фактором наибольшего риска возникновения каннибализма. Однако в естественной среде с учётом наличия длительной паузы в питании до и после линьки, а также синхронизации линочных процессов у особей одной группы, вероятность каннибализма минимизирована.

В постэмбриональном онтогенезе у *P. camtschaticus* каннибализм отмечен для всех питающихся стадий (зоа, молодь, половозрелые особи). Если у личинок, которые имеют тонкие покровы, случаи каннибализма происходят на всех этапах линочного цикла, то по

мере развития у молоди кальцифицированного экзоскелета каннибализм все больше оказывается приуроченным к периоду линьки особей.

Факторами, влияющими на интенсивность каннибализма у личинок *P. camtschaticus*, были плотность содержания, неравномерное распределение в ёмкости и образование скоплений. При переходе на стадию глаукотоз повышение каннибализма было отмечено вследствие несинхронной линьки особей и отсутствия субстратов для оседания. У молоди *P. camtschaticus* при совместном содержании особей риску каннибализма подвергаются преимущественно особи во время линьки или значительно уступающие по размеру. На всех этапах содержания молоди размещение в ёмкостях структурирующих объем субстратов существенно снижает каннибализм, а отсутствие полноценного кормления повышает его уровень. У половозрелых особей риску каннибализма подвергаются в подавляющем числе случаев особи в период линьки.

8.4. Причины возникновения каннибализма при содержании и культивировании десятиногих ракообразных в искусственных условиях и возможные пути его снижения

Результаты выполненных нами экспериментов и наблюдений при культивировании и содержании десятиногих ракообразных еще раз подтвердили, что в искусственных условиях для них характерен высокий уровень каннибализма на большинстве стадий онтогенеза. Мы проанализировали собственные и литературные данные по морфологии и поведению десятиногих ракообразных – объектов аквакультуры и выделили несколько общих для них черт, которые можно рассматривать в качестве предпосылок к возникновению каннибализма. В первую очередь необходимо отметить, что большинство десятиногих ракообразных в той или иной степени всеядны. Их рацион состоит из пищи растительного и животного происхождения, кроме того, они активно потребляют детрит. Не смотря на широкий спектр пищевых объектов, большинство видов десятиногих ракообразных при возможности выбора отдадут предпочтение животной пище. Взрослые особи чаще всего хорошо вооружены: имеют мощные клешни и мандибулы. В то же время за счёт наличия прочного внешнего экзоскелета десятиногие ракообразные оказываются хорошо защищены. В результате при внутригрупповых взаимоотношениях попытки нападения компенсируются мощной защитой таким образом, что две особи одного возраста и физического состояния чаще всего не могут нанести друг другу повреждения, несовместимые с жизнью. Однако в период линьки они становятся практически беззащитны и подвергаются существенному риску нападения как со стороны хищников, так и особей своего вида. Кроме того, многие виды десятиногих ракообразных

– достаточно агрессивные, территориальные животные, конкурирующие за пространство и убежища. Убежища для многих донных видов очень важны, поскольку они являются защитой от атак хищников, в том числе в период линьки. В аквакультуре основной интерес представляют виды, имеющие крупные размеры. В процессе онтогенеза у этих видов наблюдается значительная разница в размере между молодью и взрослыми особями, так, для *P. camtschaticus* она составляет более 100 раз. От выраженности данных черт у каждого конкретного вида десятиногих ракообразных зависит вероятность возникновения и интенсивность каннибализма в искусственных популяциях.

В жизненном цикле некоторых видов десятиногих ракообразных существуют периоды, когда наблюдается торможение проявлений агрессии и каннибализма. Эти периоды чаще всего связаны со спариванием и заботой о потомстве. Примером могут служить репродуктивные линьки, когда самец оплодотворяет самку сразу после линьки. У крабоидов *P. camtschaticus* и *P. platypus* самец несколько дней удерживает самку за клешни дожидаясь пока она перелиняет. У креветки *M. rosenbergii* самец не только находится рядом с только что перелинявшей самкой, но и охраняет её от нападений других особей группы. В период заботы о потомстве молодь у речных раков не воспринимается самкой в качестве возможного пищевого объекта. В период, когда молодь раков только начинает покидать самку, часто образуются скученные группы, в которых особи не проявляют агрессии к друг другу. Молодь *P. camtschaticus* в возрасте старше четырех лет в естественной среде образует скопления (подинги), насчитывающие несколько сотен и даже тысяч особей [Dew, 1990]. Успешно функционирующие в естественной среде программы ограничения агрессии при содержании и культивировании в искусственных условиях часто нарушаются, что приводит к возникновению каннибализма. В связи с этим особое внимание должно уделяться созданию методов культивирования, максимально учитывающих особенности поведения десятиногих ракообразных в группах.

На основании полученных данных мы смогли представить процесс возникновения и регуляции каннибализма у десятиногих ракообразных в искусственных условиях в виде схемы (рис. 8.14), в которой поэтапно описываются взаимодействия особей в группе, способствующие возникновению каннибализма. При этом для каждого этапа были выделены факторы, повышающие или понижающие вероятность этих событий, и, как следствие, повышающие или понижающие вероятность возникновения каннибализма.

Повышение активности особей (как двигательной, так и пищевой), происходит под воздействием многих факторов, важнейшим из которых является температура. Снижение ее ниже оптимума, характерного для вида, приводит к снижению как двигательной, так и

пищевой активности. Снижается также скорость обменных процессов, замедляется рост, увеличиваются межлиночные промежутки. Все это способствует снижению каннибализма. Этот способ является достаточно эффективным, но в большинстве случаев неприменим для аквакультуры, так как вместе с понижением температуры скорость роста особей также снижается. Вместе с тем применение этого способа при транспортировке или при кратковременном содержании гидробионтов является эффективным методом снижения каннибализма. Недостаток кормов, их неполноценный состав – все это повышает поисковую активность особей. Повышению активности способствуют пищевые аттрактанты, в том числе запах линяющей особи и внесение корма. Некоторого снижения активности особей удаётся добиться за счет регуляции продолжительности светового дня – в тех случаях, когда активность особей в дневное и в ночное время различна.

Факторы, увеличивающие вероятность каннибализма

Факторы, уменьшающие вероятность каннибализма



Рисунок 8.14 – Схема возникновения и регуляции каннибализма в искусственных условиях десятиногих ракообразных

Сама по себе активность особей не является причиной каннибализма. В первую очередь её следствием является повышение вероятности встречи особей. Ещё больше повышает вероятность встречи особей и возникновения между ними различного рода агрессивных контактов увеличение плотности содержания особей. Высокая плотность содержания гидробионтов в аквакультуре, необходимая для повышения рентабельности производства, является основной причиной каннибализма.

Контакты между особями часто носят «мирный», без физического воздействия, или ритуализированный, ограничивающийся угрожающими демонстрациями, характер. Повышению агрессивности, сопровождающейся нападениями, драками и физическими повреждениями, способствуют различные формы стресса, в первую очередь вызванные высокой плотностью или пересадкой особей. Другой группой факторов, вызывающих агрессию, является конкуренция за различные ресурсы: убежища, корм, полового партнера. Снизить агрессию позволяет создание устойчивой иерархии в группах, а также культивирование однополых групп. Одним из решений проблемы могло бы стать создание кормовых добавок, включающих предшественники нейротрансмиттеров или их блокаторов, снижающих агрессию. Однако эти разработки находятся на очень ранней стадии [Romano, Zeng, 2017]. Для таких видов, как *H. americanus*, решением проблемы агрессивных контактов при временном содержании может стать иммобилизация клешней.

Благодаря прочным покровам десятиногих ракообразных нанесение серьёзных травм и последующий каннибализм для большинства видов возможны только в случае, когда особи существенно отличаются по размеру или одна из них травмирована, или находится в процессе линьки. Наиболее уязвимой особь становится в период линьки, когда даже самые крупные особи группы могут стать жертвами атак и каннибализма со стороны более мелких особей. Таким образом, для большинства видов основным фактором, определяющим интенсивность каннибализма на протяжении онтогенетического развития, является линька. Дискретность динамики развития особи, формируемая за счёт регулярных личиночных процессов, находит своё отражение в рисках, связанных с возникновением каннибализма.

На ранних стадиях развития особи (особенно ведущие планктонный образ жизни) имеют тонкие покровы, что делает влияние линьки на интенсивность каннибализма менее выраженным. Изменения в интенсивности агрессии и каннибализма в процессе онтогенетического развития связаны не только с фазами личиночного цикла, но и с модификациями, которым подвергается поведение и морфология особей в процессе онтогенеза. Подобные изменения сопутствуют стадиям развития, переход между которыми несет в себе черты метаморфического характера. При этом не только характер

агрессивного поведения и интенсивность каннибализма могут отличаться между стадиями, как это бывает, например, с питающимися и развивающимися за счёт имеющихся энергетических запасов стадиями, но и сам момент перехода может служить причиной возникновения каннибализма между особями, находящимися на разных этапах развития.

Полученные нами результаты экспериментов и выполненные обобщения имеющихся в литературе сведений о факторах, оказывающих влияние на агрессивное поведение и каннибализм у десятиногих ракообразных в искусственных популяциях на разных этапах постэмбрионального онтогенеза, позволили сформулировать как основные подходы к минимизации каннибализма десятиногих ракообразных в условиях аквакультуры в целом, так и указать наиболее эффективные подходы для изученных видов в зависимости от стадии онтогенеза (табл. 8.6). Следует отметить, что разработка комплексных подходов по минимизации внутривидовой агрессии в группах десятиногих ракообразных на промышленных комплексах позволяет оптимизировать процесс культивирования и воспроизводства десятиногих ракообразных в искусственных условиях.

Подобно описанным нами изменениям в морфологии, росте, поведении, имеющим ступенчатый или дискретный характер, в интенсивности каннибализма у десятиногих ракообразных также наблюдается дискретность на протяжении онтогенеза. В подавляющем большинстве случаев вероятность возникновения каннибализма определяется вероятностью встречи особи, находящейся в межлиночном периоде, и линяющей особи, а также наличием возможности у линяющей особи избежать агрессивного контакта. Именно вследствие этого высокие плотности посадки в искусственных условиях приводят к высокому уровню каннибализма. Однако, как показали наши исследования, снижение уровня каннибализма достигается не только путём уменьшения плотности искусственных популяций.

По нашим наблюдениям, одним из наиболее эффективных подходов к снижению каннибализма для большого числа видов десятиногих ракообразных является модификация пространства ёмкостей или водоёмов для культивирования. Для видов, использующих в естественной среде норы и различного рода укрытия, должны быть установлены искусственные убежища соответствующего размера и типа в количестве, превышающем число культивируемых особей. Ещё одним способом модификации пространства является применение различных типов субстратов, усложняющих конфигурацию внутреннего объёма ёмкостей и водоёмов и позволяющих животным более эффективно использовать толщу водной массы. Особенно актуально наличие в выростных

емкостях структурирующего объем субстрата для молоди ракообразных. Достижимое за счет этого снижение частоты встреч особей приводит к снижению случаев агрессивных контактов и каннибализма.

Таблица 8.6 – Эффективность применения различных методов снижения каннибализма при культивировании ракообразных в искусственных условиях, в зависимости от видовой принадлежности и стадии онтогенеза

Вид	Личинки		Декаподит, молодь		Взрослые особи		
	Освещение	Токи воды	Освещение	Субстраты	Убежища	Субстраты	Индивидуальное содержание
Подотряд Pleocyemata							
Infraorder Astacidea							
<i>Astacus astacus</i>	–	–	±	да	да	да	нет
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	–	–	±	да	да	да	нет
<i>Procambarus clarkii</i>	–	–	±	да	да	да	нет
<i>Cherax quadricarinatus</i>	–	–	±	да	да	да	да
<i>Homarus americanus</i>	да	да	±	да	да	нет	да
Infraorder Brachyura							
<i>Eriocheir japonica</i>	да	да	±	да	да	да	да
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	да	да	±	да	нет	да	да
<i>Chionoecetes opilio</i>	н.д.	да	н.д.	да	нет	нет	да
Infraorder Caridea							
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	да	да	да	да	да	да	да
<i>Pandalus latirostris</i>	–	–	±	да	нет	да	нет
Infraorder Anomura							
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	да	да	да	да	нет	нет	да
<i>Paralithodes platypus</i>	да	да	да	да	нет	нет	да
<i>Paralithodes brevipes</i>	да	да	да	да	нет	нет	да
Подотряд Dendrobranchiata							
<i>Penaeus vannamei</i>	да	да	нет	нет	нет	нет	нет

Для некоторых видов, отличающихся повышенной агрессивностью и мощными клешнями, может применяться индивидуальное культивирование (табл. 8.6), что полностью исключает каннибализм, но является достаточно трудоёмким и дорогостоящим процессом. Однако увеличение стоимости продукции и развитие современных технологичных подходов делают методы индивидуального культивирования десятиногих ракообразных все более популярными.

Для планктонных стадий важным фактором, влияющим на распределение особей, является свет. При культивировании видов, обладающих на планктонных стадиях развития выраженным положительным фототаксисом, равномерное распределение источников освещения позволяет избежать образования скоплений особей (табл. 8.6). Это особенно важно для снижения каннибализма. Другим применяемым практическим способом поддержания равномерного распределения и снижения каннибализма при культивировании планктонных стадий является использование токов воды (табл. 8.6).

Избежать каннибализма в период линьки позволяет синхронизация линек и

изоляция линяющих особей. К сожалению, добиться синхронизации линек возможно в основном на ранних этапах жизненного цикла. Изоляция особей является трудоемким процессом, частично решить проблему позволяет большое количество убежищ и субстратов, позволяющих укрыться линяющей особи (табл. 8.6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполнены многолетние научно-исследовательские работы по изучению различных аспектов изменения морфологии и поведения в процессе постэмбрионального онтогенеза наиболее значимых представителей промысловых десятиногих ракообразных пресноводных и морских вод России, а также основных объектов мировой аквакультуры. Использование методов аквакультуры позволило выполнить индивидуальные и групповые эксперименты в контролируемых условиях, осуществить моделирование различных вариантов факторов среды, а также возрастной и социальной структуры групп особей. Широкий систематический охват объектов исследования позволил выявить закономерности, которые являются актуальными не только для изученных видов, но также и для большинства представителей отряда десятиногих ракообразных.

Результатом исследований стала разработка подхода к рассмотрению постэмбрионального онтогенеза морфологии и поведения десятиногих ракообразных как динамического процесса, важнейшими структурирующими элементами которого являются линька, личинный цикл, структура покровов. Установлено, что происходящие в период линьки ступенчатые изменения в морфологии оказывают глубокое воздействие на все аспекты биологии вида, включая его поведение. При этом чем больше тот или иной элемент морфологии или поведения связан с покровами особи, тем сильнее проявляется данная тенденция. В результате у десятиногих ракообразных в онтогенезе наблюдается преобладание ступенчатых процессов над постепенными, поступательными изменениями. Проведенный нами сравнительный анализ трансформации морфологии и поведения особей в онтогенезе позволил выделить два типа таких изменений. В первом случае наблюдается увеличение количества функциональных элементов, при этом появление новых дополняет функционал уже существующих. Во втором происходят качественные (метаморфические) изменения в морфологии функциональных элементов. Эти изменения могут быть связаны с утратой или приобретением функций, частичной или полной их редукцией и сопровождаются изменениями в различных аспектах поведения.

Основой успешного культивирования в искусственных условиях является выделение в онтогенезе десятиногих ракообразных уникальных морфолого-поведенческих этапов и синхронизация с ними технологического процесса культивирования вида. Проведённые исследования показали, что изменения морфологии конечностей и характера их щетиночного вооружения позволяют прогнозировать наличие тех или иных поведенческих особенностей у ранних стадий видов и являются маркёрами наиболее важных для создания технологий культивирования этапов онтогенеза

десятиногих ракообразных. Кроме того, для создания оптимальных условий содержания особей на каждом этапе онтогенеза необходимо исследование характера проявления основных поведенческих реакций: пищевые предпочтения, фото- и геотаксис, предпочтения субстратов, агрессивность (вероятность возникновения каннибализма). То, насколько технологии культивирования учитывают характер их изменения при переходе с одной стадии на другую, определяет успех культивирования десятиногих ракообразных на ранних стадиях онтогенеза. Значительная интенсификация процессов культивирования десятиногих ракообразных может быть достигнута за счёт синхронизации прохождения этапов раннего постэмбрионального онтогенеза и личиночных процессов, а также увеличения гетерогенности пространств, создания равномерного распределения особей и изоляции линяющих особей. Важными инструментами при этом являются: применение субстратов и убежищ различного типа, а также использование фототаксиса для управления распределением ранних стадий онтогенеза десятиногих ракообразных.

Полученные в работе результаты использованы для разработки и совершенствования биотехник культивирования десятиногих ракообразных [Александрова и др. 2002; Лебедев и др. 2011; Борисов и др., 2011; Борисов и др., 2013; Ковачева и др., 2015; Борисов и др., 2016б; Борисов, Никонова 2018; Ковачева и др., 2018], а также позволили разработать методические подходы к проведению исследований, направленных на введение новых видов десятиногих ракообразных в аквакультуру [Ковачева и др., 2005а; Ковачева и др., 2005б пат; Ковачева и др., 2007а пат; Ковачева и др., 2007б пат; Ковачева и др., 2006; Ковачева и др., 2010; Ковачева и др., 2012; Ковачева и др., 2015; Борисов и др., 2016а; Борисов и др., 2016в; Борисов и др., 2017б].

ВЫВОДЫ

1. В начале постэмбрионального развития особи всех исследованных нами видов десятиногих ракообразных имеют упрощённое строение, лишены части развитых конечностей, щетинок и выростов тела, не питаются, а их развитие происходит за счёт энергетических запасов эмбрионального периода онтогенеза. Присутствие данного этапа в онтогенезе позволяет десятиногим ракообразным преодолеть ограничения, обусловленные размером яйца и сформировать более крупную, с развитым щетиночным вооружением особь.

2. Изменения, происходящие в морфологии и функционировании конечностей в онтогенезе десятиногих ракообразных, делятся на два типа. Во-первых, последовательное развитие конечностей и щетинок на них, сходных по функциям и дополняющих уже существующие. Во-вторых, изменение морфологии групп конечностей, сопровождающееся сменой их функций, что является маркёром перехода особи на новый этап онтогенеза.

3. У всех изученных нами видов щетинки, располагающиеся на конечностях ротового комплекса и конечностях, участвующих в груминге дыхательного аппарата, являются морфологическими элементами, играющими определяющую роль в их функционировании. Тогда как роль щетиночного вооружения переопод таких крупных видов, как крабоиды *Paralithodes camtschaticus*, *Paralithodes platypus*, *Paralithodes brevipes* и краб *Chionoecetes opilio* ограничена сенсорными функциями. Системы груминга дыхательного аппарата у десятиногих ракообразных демонстрируют большое разнообразие. У исследованных нами видов установлено пять вариантов независимо сформировавшихся систем груминга.

4. Изменение щетиночного вооружения в постларвальный период подразделяется на два типа. Щетинки первого типа испытывают соразмерное с ростом особи изменение размеров. Относительная длина щетинок второго типа уменьшается, а их число увеличивается, происходит формирование плотных групп щетинок. У крупных видов в постэмбриональном онтогенезе наблюдается тенденция к последовательному переходу функций от отдельных щетинок к группам с последующей редукцией вторичного вооружения щетинок.

5. На примере крабоида *Paralithodes camtschaticus* показано, что для планктонных стадий, по сравнению с молодью, характерна большая равномерность в потреблении кормов на протяжении личиночного цикла, а процессы аполизиса в начале

предлиночного периода не оказывают существенного влияния на динамику потребления корма особями.

6. Основным фактором, влияющим на окраску планктонных личиночных стадий изученных видов, является освещённость. При переходе от планктонного к бентосному образу жизни изменение окраски осуществляется за счёт исчезновения одних и появления других морфологических элементов, формирующих окраску. У молоди и взрослых особей на интенсивность окраски оказывают влияние цвет окружающего пространства и освещённость. При культивировании креветок и речных раков за счёт использования ёмкостей чёрного цвета можно получать особей более темной и насыщенной окраски.

7. Для планктонных стадий развития крабоидов *Paralithodes camtschaticus*, *Paralithodes platypus* и креветки *Macrobrachium rosenbergii* в условиях аквакультуры основным фактором, определяющим распределение особей в пространстве, является освещённость. После перехода к бентосному или полубентосному существованию важную роль начинают играть субстраты со сложной структурой и убежища. При этом на этапе перехода к бентосному образу жизни освещённость продолжает оказывать влияние на распределение особей.

8. В условиях аквакультуры у взрослых особей и молоди десятиногих ракообразных, имеющих плотные покровы, интенсивность каннибализма преимущественно зависит от вероятности встречи линяющей и находящейся в межличинном периоде особей. У планктонных стадий и ранней молоди десятиногих ракообразных, имеющих тонкие покровы, влияние линьки на интенсивность каннибализма менее выражено, а существенными факторами являются плотность и равномерность распределения особей.

9. Онтогенез десятиногих ракообразных представляет собой последовательность постепенных и ступенчатых изменений, обусловленных линьками. Ступенчатые изменения затрагивают внешнюю морфологию, окраску, пищевое поведение, интенсивность каннибализма. Они по своей значимости для аквакультуры превалируют над постепенными. Происходящие в раннем онтогенезе десятиногих ракообразных ступенчатые изменения, имеющие черты метаморфоза, то есть характеризующиеся трансформацией функционирования морфологических элементов, соответствуют основным технологическим этапам культивирования видов.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

При культивировании десятиногих ракообразных необходимо особое внимание уделять ступенчатому характеру динамики процессов в их раннем онтогенезе и синхронизации стадий развития с этапами технологических процессов. Осуществление максимальной синхронизации развития за счет посадки на культивирование особей одного возраста, проведение сортировки особей на этапах прохождения ими метаморфозов с использованием возникающих различий в поведении позволит интенсифицировать культивирование десятиногих ракообразных в аквакультуре.

При культивировании молоди и взрослых особей креветок и речных раков за счёт изменения условий содержания можно оказывать существенное влияние на окраску особей и повысить визуальную привлекательность товарной продукции. Использование для культивирования ёмкостей чёрного цвета и яркого освещения позволяет получать особей интенсивной темной окраски, что обеспечивает после термической обработки их насыщенно-красный цвет.

Освещённость, структурирующие объём ёмкостей субстраты и убежища представляют собой эффективные средства управления распределением особей десятиногих ракообразных на разных стадиях постэмбрионального развития. Результатом их применения может быть многократное снижение уровня каннибализма, увеличение плотности посадки и существенное уменьшение трудоёмкости технологических операций.

ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

Будущие исследования должны быть направлены на разработку методов синхронизации личных циклов культивируемых в искусственных условиях десятиногих ракообразных на всех этапах онтогенеза, а также на расширение списка видов, используемых в аквакультуре как для получения товарной продукции, так и для выпуска молоди в водоёмы с целью восстановления и пополнения естественных популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова, Е. Н. Методические указания по культивированию посадочного материала раков в заводских условиях и увеличению ракопродукции естественных водоемов путем вселения молоди раков / Е. Н. Александрова. – М.: Россельхозакадемия, 1994. – 68 с.
- Александрова, Е. Н. Технология культивирования речных раков в неспускаемых водоемах по пастбищному типу / Е. Н. Александрова. – М. ГНУ ВНИИР, 2005. – 24 с.
- Алехнович, А. В. Новые подходы к эксплуатации и охране популяций речных раков / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Экология. – 2004. – № 1. – С. 51-55.
- Алехнович, А. В. Продукционные возможности пресноводных креветок при выращивании в садках на сбросной воде Березовской ГРЭС / А. В. Алехнович, Ю. Г. Хижняк, В. Ф. Кулеш // 4 обл. итоговая науч. конф. "Животный мир Беларускаго Полесья, охрана и рациональное использование". Гомель, – 1985. – С. 5-6.
- Арнольд, И. Н. Заметка о рачьей чуме и современном состоянии рачьего промысла на Волге / И.Н. Арнольд // Вестник рыбной промышленности. – 1900. – №6-7. – С. 335-345.
- Баканев, С. В. Личинки камчатского краба в прибрежных районах и крупных заливах Мурмана / С. В. Баканев // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – С. 78-87.
- Баканев, С. В. Расселение и оценка возможного ареала краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) в Баренцевом море / С. В. Баканев // Принципы экологии. – 2015. – № 3. – С. 27-39.
- Барабашников, Е. И. Японский мохнаторукий краб (*Eriocheir japonicus* de Naan) эстуарно-прибрежных систем Приморского края // Известия ТИНРО. – 2002. – Т. 131. – С. 228-248.
- Бегалов А. И. Некоторые особенности распределения и биологического состояния группировки травяного чилима *Pandalus kessleri* Czernjowski у островов Малой Курильской гряды / А. И. Бегалов, Г. В. Бегалова // Труды СахНИРО. – 2004. – Т. 6. – С. 255-264.
- Беркос, П. Речной рак / П. Беркос // Практическая зоотомия. Вып. II. СПб. тип. М. М. Стасюлевича, 1905. – 52 с.
- Биология и физиология камчатского краба побережья Баренцева моря / под ред. Г. Г. Матишова. – Мурман. Мор. Биол. ин-т КНЦ РАН. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2008. – 170 с.

Бирштейн, Я. А. Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение / Я. А. Бирштейн, Л. Г. Виноградов // Зоологический журнал. – 1934. – Т.13, № 1. – С. 39-70.

Богоров, В. Г. Планктон Мирового океана / В.Г. Богоров. – М.: Наука, 1974. – 320 с.

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

Борисов, Р. Р. Морфо-функциональная организация, постэмбриональное развитие *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) (Decapoda, Astacidae) и его трофические связи в бассейнах Верхней Волги и Мсты / Р. Р. Борисов // Дис. ... кан. биол. наук. Москва. 2001 а. – 174 с.

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

Борисов, Р. Р. Щетиночное вооружение и функции ротовых конечностей длиннопалого рака (*Pontastacus leptodactylus*) при обработке пищи / Р. Р. Борисов // Тезисы докладов VI Всер. конф. по промысловым беспозвоночным / Калининград 3-6 сентября 2002, М., изд. ВНИРО, 2002. – С. 94–97.

Борисов, Р. Р. Пищевые объекты личинок ранних стадий длиннопалого рака / Р. Р. Борисов // Инновации в науке и образовании – 2003: меж. науч. конф., посвященная 90-летию высшего рыбохозяйственного образования в России (13-15 окт.): материалы – КГТУ. – Калининград, 2003. – С. 48-49.

Борисов, Р. Р. Процесс формирования хвостового веера у речных раков семейства Astacidae / Р. Р. Борисов // Аквакультура и интегрированные технологии: проблемы и возможности: Материалы межд. науч.-прак. конф. Т. 1. - Москва, 11-13 апреля 2005 г. / ГНУ ВНИИ ирригационного рыбоводства – М., 2005. – С. 372–379.

Борисов, Р. Р. Изменение строения бронхиальной камеры в онтогенезе камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) / Р. Р. Борисов // Сборник материалов Международной конференции "Современное состояние популяции крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами" Мурманск, 2006а. – С. 13–15.

Борисов, Р. Р. Возрастные изменения щетиночного вооружения ротовых конечностей камчатского краба / Р. Р. Борисов // VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным. Тезисы докл. М.: Изд-во ВНИРО, 2006б. – С. 57–60.

Борисов, Р. Р. Десятиногие ракообразные (Decapoda) континентальных водоемов Северной Евразии / Р. Р. Борисов // Сб. лекций и докладов меж. школы-конференции. Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. (5-9 ноя) – ИБВВ РАН, Борок – Кострома: ООО Кострамской печатный дом, 2012. С. 7-20.

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

Борисов, Р. Р. Биология и культивирование австралийского красноклешневого рака *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1868) / Р. Р. Борисов, Н. П. Ковачева, М. Ю. Акимова [и др.]. – М.: Изд-во ВНИРО, 2013. – 48 с.

Борисов, Р. Р. Использование фото- и геотаксиса для управления пространственным распределением особей камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза / Р. Р. Борисов // Сбор. тез. V Всерос. конф. по поведению животных. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. – С. 20.

Борисов, Р. Р. Каннибализм у камчатского краба при выращивании в искусственных условиях / Р. Р. Борисов, А. Б. Эпельбаум, Н. В. Кряхова [и др.] // Биология моря. – 2007. – Т. 33, № 4. – С. 267–271.

Борисов, Р. Р. Креветка травяной чилим *Pandalus latirostris* Rathbun, 1902, как потенциальный объект аквакультуры / Р. Р. Борисов, Н. П. Ковачева, И. Н. Никонова [и др.] // Труды ВНИРО. – 2016. – Т. 161. – С. 169–180.

Борисов, Р. Р. Особенности роста десятиногих ракообразных в рециркуляционных установках на примере австралийского рака *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae) / Р. Р. Борисов, И. Н. Никонова // Морской биологический журнал. – 2018. – Т. 3, № 3. – С. 3–12.

Борисов, Р. Р. Речной рак. Биология, воспроизводство и культивирование / Р. Р. Борисов, Н. П. Ковачева, Е.С. Чертопруд. – М.: Изд. ВНИРО, 2011. – 96 с.

Борисов, Р. Р. Сравнение раннего онтогенеза синего *Paralithodes platypus* и камчатского *Paralithodes camtschaticus* крабов (Decapoda, Lithodidae) / Р. Р. Борисов, Д. С. Печёнкин, Н. П. Ковачева [и др.] // Труды ВНИРО. – 2016. – Т. 163. – С. 94–107.

Борисов, Р. Р. Стадия прозоэа камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) / Р. Р. Борисов, Н. П. Ковачева // Материалы междунар. симпоз. «Холодноводная аквакультура: старт в 21 век».- М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2003. – С. 180-181.

Борисов, Р. Р. Управление пространственным распределением десятиногих ракообразных (отр. Decapoda) при культивировании в искусственных условиях / Р. Р.

Борисов, Н. П. Ковачева, А. В. Паршин-Чудин // Рыбное хозяйство. – 2014. – №3. – С. 84–89.

Браун, Ф. А. Хеморецепторы и изменение окраски / Ф. А. Браун // Сравнительная физиология животных / под ред. Ф. А. Браун – М.: Мир, 1978. – Т. 3. — С. 519-583.

Бродский С. Я. Річкові раки / С. Я. Бродский // Фауна України. Т. 26. Вып. 3. Київ: Наукова думка, 1981. – 210 с.

Будников, К. Н. Речные раки и их промысел / К.Н. Будников, Ф.Ф. Третьяков. – М.: Пищпромиздат, 1952. – 96 с.

Букин, С. Д. Влияние промысла на некоторые биологические показатели травяной креветки *Pandalus latirostris* в зал. Измены (о. Кунашир) / С. Д. Букин, Г. В. Бегалова // Известия ТИНРО. – 2011. – Т. 165. С. 104-116.

Булгурков, К. Систематика, биология и зоогеографическое распространение на сладководните раци от сем. Astacidae и сем. Potamoniidae в България / К. Булгурков // Известия Зоологического Института Музей БАН. – 1961. – Т. 10. – С. 165-192.

Бурлаченко, И. В. Рыбоводные технологии в искусственном воспроизводстве: современное состояние, проблемы, решения / И. В. Бурлаченко, И. В. Яхонтова // Труды ВНИРО. – 2015. – Т. 153. – С. 137-153.

Буруковский, Р. Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок / Р. Н. Буруковский. – Калининград: ФГОУ ВПО «КГТУ», 2009. – 409 с.

Буруковский, Р. Н. Зоология беспозвоночных: учебное пособие / Р. Н. Буруковский. – СПб: «Проспект науки», 2010. – 960 с.

Буяновский, А. И. Возрастной состав поселений травяной креветки *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) у островов Малой Курильской гряды / А. И. Буяновский, Е. В. Войдаков // Вопросы рыболовства. – Т. 12, № 2(46). – С. 274-292.

Буяновский, А. И. К функциональной структуре Южно-Курильских поселений травяной креветки *Pandalus latirostris* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) / А. И. Буяновский, А. Ю. Огурцов, В. Е. Полонский // Тр. ВНИРО. – 2007. – Т. 147. – С. 204-225.

Виноградов, Л. Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока / Л. Г. Виноградов // Известия ТИНРО. – 1950. – Т. 33. – С. 179-358.

Виноградов, Л. Г. Камчатский краб / Л. Г. Виноградов. – Владивосток: ТИНРО. – 1941. – 94 с.

Виноградов, Л. Г. О географическом распространении камчатского краба / Л. Г. Виноградов // Известия ТИНРО. – 1946. – Т. 22. – С. 195-232.

Волова, Г. Н. Материалы по биологии и распределению травяного шримса в заливе Петра Великого / Г. Н. Волова, Л. В. Микулич // Ученые записки Дальневосточного университета. – 1963. – Т. 6. – С. 147-158.

Гексли, Т. Г. Рак / Т. Г. Гексли. – М., 1900. – 268 с.

Григорьева, Н. И. О воспроизводстве камчатского краба в южном Приморье / Н. И. Григорьева, В. А. Федосеев // Вестник ДВО РАН. – 2000. – № 1. – С. 68-73.

Дамсгорд, Б. Поведение и рост искусственно выращенного в Норвегии камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*. / Б. Дамсгорд // Марикультура в прибрежной зоне северных морей. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2000. – С.19-26.

Долженков, В. Н. Состояние западнокамчатской популяции камчатского краба ухудшилось до критического / В.Н. Долженков, В.Н. Кобликов // Рыбное хозяйство. – 2004. – № 5. – С. 42-44.

Дубов, В. Е. Поликультура «осетровые-креветка» – первый опыт Севкаспрыбвода / В. Е. Дубов, А. И. Хорошко // Рыбоводство и рыболовство. – 2002. – № 2. – С. 10-11.

Егорова, Э. Н. Промысловые, перспективные для промысла и кормовые беспозвоночные Российских морей / Э. Н. Егорова, Б. И. Сиренко. – М.: КМК. 2010. – 285 с.

Желтоножко, О. В. Отработка технологии получения личинок для восстановления численности камчатского краба *Paralithodes camtschatica* на шельфе восточной Камчатки / О. В. Желтоножко, В. В. Желтоножко, В. С. Левин. // Оптимизация использования морских биоресурсов и комплексное управление прибрежной зоной Баренцева моря. Тез. докл. регион. семинара посвященного 45-лет. Первой науч. сессии Мурман. Биолог. Станции, 30 ноября 1999. – Мурманск, 2000. – С. 26-28.

Жигин А. В. Замкнутые системы в аквакультуре / А. В. Жигин. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2011.– 664 с.

Жигин, А. В. Выращивание австралийского красноклешневого рака в циркуляционной установке / А. В. Жигин, Р. Р. Борисов, Н. П. Ковачева [и др.] // Рыбное хозяйство. – 2017. – № 1.– С. 61-65.

Жигин, А. В. Гигантская пресноводная креветка как объект индустриальной аквакультуры / А. В. Жигин, Н. П. Ковачева, Р. О. Лебедев // Прибрежное рыболовство и аквакультура: Аналитическая и реферативная информация / ВНИЭРХ.– М., 2004.– Вып. 3.– С. 13-31.

Жигин, А. В. Некоторые технологические аспекты товарного выращивания гигантской пресноводной креветки / А.В. Жигин, А.В. Калинин // Актуальные вопросы

пресноводной аквакультуры: Сборник научных трудов ВНИИПРХ.– М.: ВНИИПРХ, 2000. – Вып. 75. – С. 90-101.

Загорский, И. А. Линька камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в искусственных условиях на побережье Баренцева моря / И. А. Загорский, Р. М. Васильев // Мат-лы третьей науч.-прак. конф. мол. уч., М.: Изд-во ВНИРО, 2012. – С. 26-29.

Задоевко, И. Н. Результаты акклиматизации беспозвоночных / И. Н. Задоевко // Рыбное хозяйство, сер. Аквакультура. Информ. пакет: Нетрадиционные объекты выращивания и проблема акклиматизации. – М.: ВНИЭРХ, 1991. – Вып. 1. – С. 12-24.

Заренков Н. А. Зоология беспозвоночных: Членистоногие. Ракообразные / Н. А. Заренков. – М.: ЛЕНАНД, 2019. – 304 с.

Зеленина, Д. А. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) в Баренцевом море: сравнительное исследование интродуцированных и нативных популяций / Д. А. Зеленина, Н. С. Мюге, А. А. Волков, В. И. Соколов // Генетика. – 2008. – Т. 44, №7. – С. 983-991.

Зими́на, О. Л. Находка краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) в Карском море / О. Л. Зими́на // Биология моря. – 2014. – Т. 40, № 6. – С. 497-499.

Иванов, А. В. Большой практикум по зоологии беспозвоночных Ч. 2. / А.В. Иванов, А.С. Мончадский, Ю.И. Полянский [и др.]. – М.: Высшая школа, 1983. – 540 с.

Иванов, В. П. Органы чувств насекомых и других членистоногих / В.П. Иванов. – М.: Наука, 2000. – 279 с.

Иванов, П. Ю. Определение фактического вылова камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* у Западной Камчатки в свете нового подхода к оценке состояния его запаса и обоснования ОДУ" / П. Ю. Иванов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2016. – № 43. – С. 41-49.

Ивашев-Мусатов О. С. Теория вероятностей и математическая статистика. – М.: ФИМА, 2003. – 224 с.

Калинина, М. В. Плодовитость и уровень эмбриональной смертности японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* (Crustacea: Decapoda: Varunidae) в Приморье / М. В. Калинина // Онтогенез. – 2015. – Т. 46, № 6. – 393 с.

Камчатский краб в Баренцевом море / Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. – 198 с.

Камчатский краб в Баренцевом море / Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – 383 с.

Карасёв, А.Н. Плодовитость краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в северной части Охотского моря / А. Н. Карасёв // Вопросы рыболовства. – 2008. – Т. 9, № 2. – С. 373-394.

Карпевич, А. З. Потребление корма креветкой *Leander abspersus* / А. З. Карпевич, Г. Д. Богорад // Зоологический журнал. – 1940. – Т. 20, № 1. – С. 134-137.

Карпевич, А. Ф. Солевые и температурные требования тихоокеанской креветки (*Pandalus latirostris* Rathbun) / А. Ф. Карпевич, Б. Н. Михайлов // Труды ВНИРО. – 1964. – Т. 55. – С. 185-191.

Кесслер, К. Ф. Русские речные раки / К. Ф. Кесслер // Труды Русского энтомологического общества. – 1874. – Т. 8, № 3-4. – С. 228-320.

Киселёв, А. Ю. Технология выращивания гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rossenbergi* в установке с замкнутым циклом водообеспечения / А. Ю. Киселёв, А. Ю. Илясов, В. И. Филатов [и др.]. – М.: ВНИИПРХ, 1994. – 20 с.

Клитин, А. К. Плодовитость дальневосточных крабоидов в водах Сахалина и Курильских островов / А. К. Клитин // Вопросы рыболовства. – 2002. – Т. 3, № 3. – С. 428-449.

Клитин, А. К. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала / А. К. Клитин. – М.: ФГУП "Нацрыбресурсы", 2003. – 253 с.

Кобликов, В. Н. О росте численности синего краба (*Paralithodes platypus*) в заливе Петра Великого (Японское море) / В. Н. Кобликов, О. Ю. Борилко, С. С. Пономарев // Известия ТИНРО. – 2010. – Т. 161. – С. 68-78.

Ковалева, В. И. Биология пола промысловой креветки *Pandalus latirostris* Бухты северная (Славянский залив, Японское море) / В. И. Ковалева, Г. Г. Калинина // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-западной части Тихого океана. – 2014. – Вып. 33. – С. 73-77.

Ковалева, В. И. Репродуктивный цикл у травяного шримса из залива Петра Великого / В. И. Ковалева // Биология моря. – 1982. – № 5. – С. 65-67.

Ковачева, Н. П. Воспроизводство камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) с использованием искусственной морской воды в аппаратах типа «Акватрон» / Н. П. Ковачева // ЭИ ВНИЭРХ, сер. Мариккультура. – 2000. – Вып. 4 – С. 14–27.

Ковачева, Н. П. Биотехнология искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в системе с замкнутым циклом водоснабжения / Н. П. Ковачева // Сб. материалов научно-практической конференции «Прибрежное рыболовство – XXI век». – Труды СахНИРО. – 2002а. – Т. 3. – С. 300-308.

Ковачева, Н. П. Искусственное разведение камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* как способ восстановления численности природных популяций: биотехнологические аспекты / Н. П. Ковачева // Матер. 1-й Междунар. Конф. «Морские

прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». – М., 2002б. – С. 18–21.

Ковачева, Н. П. Камчатский краб как новый объект марикультуры // ЭИ ВНИЭРХ, сер. Марикультура. – М, 2005. – 40 с.

Ковачева, Н. П. Искусственное воспроизводство и культивирование морских и пресноводных ракообразных отряда Decapoda / Н. П. Ковачева. – Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. док. биол. наук. М., 2006. 53 с.

Ковачева, Н. П. Аквакультура ракообразных отряда Decapoda: камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* и гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* / Н. П. Ковачева. – М.: Изд-во ВНИРО, 2008. – 240 с.

Ковачева, Н. П. Достижения искусственного воспроизводства камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на дальневосточном и северном рыбохозяйственных бассейнах / Н. П. Ковачева, Р. Р. Борисов, Н. В. Кряхова [и др.] // Рыбное хозяйство. – 2012. – № 3. – С. 63–66.

Ковачева, Н. П. Развитие личинок *Macrobrachium rosenbergii* (De Man), выращенных в замкнутой системе водоснабжения / Н.П. Ковачева, Б. П. Смирнов, Д.Н. Степанов // ЭИ ВНИЭРХ, Сер. Аквакультура, 1999. – Вып. 1. – С. 15–23.

Ковачева, Н. П. Устройство для получения личинок камчатского краба / Н. П. Ковачева, Р.Р. Борисов, Р. М. Васильев [и др.] // Мат-лы 2-ой межд. науч.-прак. конф. «Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов» – М.: Изд-во ВНИРО, 2008. С. 152-154.

Ковачева, Н. П. Технологическая схема и биотехнические показатели индустриального выращивания молоди камчатского краба в аквакультуре / Н. П. Ковачева, Р. Р. Борисов, Н. В. Кряхова [и др.] // Труды ВНИРО. – 2018. – Т. 172. – С. 172-183.

Ковачева, Н. П. Ранний онтогенез синего и камчатского крабов в искусственных и естественных условиях / Н. П. Ковачева, Р.Р. Борисов, Д.С. Печенкин [и др.] // Рыбное хозяйство. – 2015. – № 5. – С. 68–75.

Ковачева, Н. П. Биология и культивирование гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1876) / Н. П. Ковачева, А. В. Жигин, Р. Р. Борисов [и др.] – М.: Изд-во ВНИРО. – 2015. – 112 с.

Ковачева, Н. П. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) 1. Особенности раннего онтогенеза. Бионормативы и рекомендации по искусственному воспроизводству / Н. П. Ковачева, А. В. Калинин, А. Б. Эпельбаум [и др.] М.: Изд-во ВНИРО, 2005. – 76 с.

Ковачева, Н. П. Успешный опыт искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на побережье Баренцева моря / Н. П. Ковачева, Р. О. Лебедев, А. В. Паршин-Чудин [и др.] // Рыбное хозяйство. – 2010. – № 6. – С. 70-72.

Ковачева, Н. П. Выживаемость в природе и критерии приемной емкости экосистем для искусственно полученной молоди крабов (Decapoda, Lithodidae) / Н. П. Ковачева, Д. С. Печёнкин, Никонова И.Н. [и др.] // Труды ВНИРО. – 2016. – Т. 163. – С. 80–93.

Колмыков, Е. В. Биологические основы регулирования численности речных раков (*Pontastacus*) Дельты Волги / Е. В. Колмыков – Дис. ... кан. биол. наук. – Астрахань, 2001. – 174 с.

Колпаков, Н.В. Японский мохнаторукий краб Приморья / Н.В. Колпаков, Е.Г. Семенькова. – Владивосток : ТИНРО-Центр, 2012. – 160 с.

Корниенко Е. С. Морфология предзона веерного краба *Pachycheles stevensii* (Decapoda: Anomura: Porcellanidae), полученных в лабораторных условиях / Е. С. Корниенко // Биология моря. – 2005. – Т. 30, № 1. – С. 62-65.

Корниенко, Е. С. Культивирование в лабораторных условиях и особенности морфологии личинок японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* (De Haan) / Е. С. Корниенко, О. М. Корн // Известия ТИНРО. – 2005. – Т. 143. – С. 35-51.

Корниенко, Е. С. Морфологические особенности личинок водорослевого краба *Pugettia quadridens* (Decapoda: Majidae) из северо-западной части Японского моря // Е. С. Корниенко, О. М. Корн // Биология моря. – 2004. – Т. 30, № 6. – С. 462-472.

Корниенко, Е. С. Определитель личинок крабов инфраотряда Brachyura северо-западной части Японского моря / Е. С. Корниенко, О. М. Корн. – Владивосток: Дальнаука, 2010. – 221 с.

Кряхова, Н. В. Оценка избирательности питания и скорости переваривания корма у личинок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) / Н. В. Кряхова, Р. Р. Борисов, Е. С. Чертопруд [и др.] // Труды ВНИРО. – 2010. – Т.148. – С.126-131.

Кузьмин, С. А. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла / С. А. Кузьмин, Е. Н. Гудимова. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2002. – 236 с.

Кузьмин, С. А. Первые находения краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius) (Decapoda: Majidae) в Баренцевом море / С. А. Кузьмин, С. М. Ахтарин, Д. Т. Менис // Зоологический жури. – 1998. – Т. 77, № 2-4. – С. 489–491.

Кулеш, В. Ф. Личиночный рост субтропической пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* (De Haan) в условиях водоема-охладителя Березовской ГРЭС / В. Ф. Кулеш // Весці АН БССР. – 1982. – № 1.– С. 100-110.

Кулеш, В. Ф. Биология культивирования промысловых видов пресноводных креветок и речных раков на теплых водах / В.Ф. Кулеш. – М.: Новое знание, 2012. – 328 с.

Кулеш, В. Ф. Состав пищи и пищевая избирательность пресноводных креветок в аквакультуре (обзор) ГРЭС / В. Ф. Кулеш // Весці БДПУ. – 2010. – №3. – С. 21-28.

Кулеш, В. Ф. Рост гигантской пресноводной креветки при сверхплотной посадке в садках на сбросной воде ТЭС / В. Ф. Кулеш, Ю. Г. Гигиняк // Тез. докл. 5 Всес. конф. по промысл. беспозвон., Минск (Нарочь), 9–13 окт. 1990г. – М.: ВНИРО, 1990. – С. 55-56.

Лагуткина, Л. Ю. Новый объект тепловодной аквакультуры – австралийский красноклешневой рак (*Cherax quadricarinatus*) / Л. Ю. Лагуткина, С. В. Пономарёв // Вестник АГТУ. – 2008. – № 6. – С. 220-223.

Лагуткина, Л. Ю. К морфометрическим показателям австралийских раков (*Cherax quadricarinatus*) / Л. Ю. Лагуткина, С. В. Пономарёв // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. – 2010. – № 2. – С. 14-16.

Лакин, Г. Ф. Биометрия: учебное пособие для биологических специальностей вузов / Г.Ф. Лакин – М.: Высш. шк, 1990. – 352 с.

Лебедев, Р. О. Влияние температуры воды на рост и выживаемость гигантской пресноводной креветки / Лебедев Р.О., Жигин А.В., Ковачева Н.П. [и др.] // Мат. науч.-практ. конф.: Зоокультура и биологические ресурсы, 4–6 февраля 2004 г. / М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005.– С. 48-50.

Левин, В. С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство / В. С. Левин. – СПб.: Ижица, 2001. – 196 с.

Лысенко, В. Н. 1987. Экология и продукция травяной креветки в заливе Посьета Японского моря / В. Н. Лысенко // Биология моря. – Т. 13, №1. – С. 21-27.

Макаров, В. В. Фауна Decapoda Берингова и Чукотского морей / В. В. Макаров // Исследования дальневосточных морей СССР. М.-Л.: АН СССР, 1941. – Т. 1. – С. 111-163.

Макаров, Р. Р. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западно-камчатского шельфа и их распределение / Р. Р. Макаров. – М.: Наука, 1966. – 164 с.

Макаров, Р. Р. Об укорочении личиночного развития у десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) / Р. Р. Макаров // Зоологический журнал, – 1968. – Т. 47, № 3. – С. 348-359.

Макаров, Р. Р. Каудальная тагма высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca), ее биологическая специфика и происхождение / Р. Р. Макаров // Журнал общей биологии, – 1978. – Т. 39, № 6. – С. 927-939.

Макаров, Ю. Н. Десятиногие ракообразные / Ю. Н. Макаров // Фауна Украины. Т. 26. Вып. 1–2. Высшие ракообразные. Киев: Наукова думка, 2004. – 429 с.

Макоедов, А. Н. Основы рыбохозяйственной политики России / А. Н. Макоедов, О. Н. Кожемяко. – Москва : Нац. рыбные ресурсы, 2007. – 477 с.

Масленников, С. И. Промысел и воспроизводство камчатского краба у берегов Приморья / С. И. Масленников, И.А. Кашин, В.С. Левин // Вестник ДВО РАН. – 1999. – № 3. – С. 100-106.

Масленников, С. И. Технология крабового фермерства на акватории дальневосточных морей / С. И. Масленников // Дальний Восток России: экономика, инвестиции, конъюнктура, 1998. – № 1. – С. 34-38.

Матюшкин, В. Б. Ранняя молодь камчатского краба в районах Западного Мурмана / В. Б. Матюшкин // Камчатский краб в Баренцевом море. Издание 2-е переработанное и дополненное. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – С. 140-152.

Мельник, А. М. Крабы и крабоиды северной части Охотского моря / А. М. Мельник, А. Д. Абаев, А. Г. Васильев [и др.]. – ФГУП «МагаданНИРО». – Магадан: «Типография», 2014. – 198 с.

Мельник, Е. А. Биоэлектронная система контроля токсикологической безопасности биологически очищенных сточных вод / Е. А. Мельник, О. Н. Рублевская, Г. А. Панкова [и др.] // Водоснабжение и санитарная техника. – 2013. – № 1. – С. 7–12.

Микулин, А. Е. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб / А. Е. Микулин. – М: ВНИРО, 2000. – 232 с.

Микулич, Л. В. Суточный ритм питания травяной креветки *Pandalus kessleri* (Decapoda, Pandalidae) / Л. В. Микулич // Зоологический журнал. – 1982. –Т. 111, № 6. – С. 861–866.

Микулич, Л. В. Размножение и выращивание личинок креветки *Pandalus kessleri* в аквариальных условиях / Л. В. Микулич, А. Г. Говоруха, А. Я. Ефимкин // Тез. докл. науч. конф. "Проблемы рационального использования запасов креветок". Мурманск, 1980. – С. 41-43.

Микулич, Л. В. Распределение скоплений травяной креветки (*Pandalus kessleri* Czerniawski) в заливе Петра Великого / Л. В. Микулич, А. Я. Ефимкин // Известия ТИНРО. – 1982. – Т. 106. – С. 54-61.

Микулич, Л. В. Личинки травяной креветки *Pandalus latirostris* и содержание их в аквариальных условиях / Л. В. Микулич, А. Я. Ефимкин // Марикультура на Дальнем востоке, Владивосток, ТИНРО. – 1983. – С. 29-35.

Милейковский, С. А. Распределение пелагических личинок донных беспозвоночных в Курило-Камчатском районе / С. А. Милейковский // Труды ИО АН СССР. – 1970. – Т. 86. – С. 117–133.

Милейковский, С. А. Типы личиночного развития морских донных беспозвоночных, их распространенность и экологическая обусловленность: критическая переоценка существующих схем / С. А. Милейковский // Труды ИО АН СССР. – 1976. – Т. 105. – С. 214–248.

Михайлов, В. И. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря / В. И. Михайлов, К. В. Бандурин, А. В. Горничных [и др.]. – Магадан: МагаданНИРО, 2003. – 284 с.

Мицкевич, О. И. Раколовство и раководство на водоемах европейской части России / О. И. Мицкевич (ред.) – С. Пб.: ФГНУ ГосНИОРХ, 2006. – 207 с.

Мишарев, Ю. А. Опыт акклиматизации тихоокеанской креветки в Черном море / Ю. А. Мишарев // Рыбное хозяйство. – 1962. – № 2. – С. 20-22.

Моисеев, С. И. Сравнительные исследования структуры и концентрации гемоцианина в гемолимфе камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) из Баренцева и Охотского морей / С. И. Моисеев, С. В. Горянина, С. А. Моисеева // Известия ТИНРО. – 2011. – Т. 165. – С. 216–230.

Монаков, А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / А. В. Монаков. – М., 1998. – 318 с.

Нгуен, Т. Т. Влияние температуры на развитие гонад австралийских раков *Cherax quadricarinatus* / Т. Т. Нгуен, В. Н. Крючков // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. – 2014. – № 3. – С. 110-115.

Нефедов, В. Н. Отечественный опыт культивирования раков / В. Н. Нефедов // Рыбн. хоз-во. ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура: Инф. пакет. Вып.1. – 1991. – 80 с.

Низяев, С. А. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России / С. А. Низяев, С. Д. Букин, А. К. Клитин [и др.]. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2006. – 114 с.

Олифиренко, А. Б. Некоторые данные о сезонных миграциях японского мхнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в водоемах Приморья / А. Б. Олифиренко, Е. Г. Семенькова, О. И. Пущина [и др.] // Известия ТИНРО. – 2004. – Т. 136. – С. 137–147.

Орлов, Ю. И. Акклиматизация промысловых крабов в Северо-Восточной Атлантике: обоснование и первые результаты / Ю. И. Орлов // Аквакультура: ОИ ВНИЭРХ, 1994. – Вып. 1. – 55 с.

Орлов, Ю. И. Акклиматизация промысловых крабов: характеристика объектов вселения / Ю. И. Орлов // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура: обзорная информация. Вып. 4. – М., 1995. – С. 1-40.

Орлов, Ю. И. О проблеме акклиматизации промысловых крабов в Баренцевом море / Ю. И. Орлов // Труды Всесоюзного гидробиологического общества. – 1962. – Т. 12. – С. 400-409.

Павлов, В. Я. Периодическая система членистоногих / В. Я. Павлов. – М.: Изд-во ВНИРО. – 2000. – 186 с.

Павлов, В. Я. Жизнеописание краба камчатского *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) / В. Я. Павлов. – М.: Принт Студио. – 2003. – 110 с.

Павлов В. Я. Изучение аллометрии карапакса камчатского краба с помощью программы Adobe Photoshop / В.Я. Павлов// Труды ВНИРО. – 2007. – Т. 147. – С. 108-118.

Пат. RU 2180775 С1 Российская Федерация, МКИ А01К61/00. Способ товарного выращивания гигантской пресноводной креветки / Хорошко А.И., Москвин А.Ф., Волобоев С.П. [и др.]; заявитель и правообладатель Акционерное общество закрытого типа "Акватрон" – 2000116542/13; Заявл. 21.06.00.; Оpubл. 27.03.02. – 7 с.

Пат. RU 2165143 С1 Российская Федерация, МПК⁷ А01К61/00. Способ выращивания посадочного материала пресноводной креветки / Ковачева, Н. П.; заявитель и правообладатель Соколов А. Ю. – № 99120897 Заявл. 05.10.1999; опубл. 20.04.2001 Бюлл. № 11. – 6 с.

Пат. RU 2174750 С1 Российская Федерация, МПК⁷ А01К61/00. Способ воспроизводства крабов (варианты) / Федосеев В. Я., Григорьева Н. И.; заявитель и правообладатель ГУП Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр - № 98114577/13. Заявл. 20.06.2000; Оpubл. 20.10.2001, Бюл. 29. – 6 с.

Пат. RU 2200386 С1 Российская Федерация, МПК⁷ А01К61/00. Способ воспроизводства ракообразных (камчатский краб) / Ковачева Н. П.; заявитель и правообладатель ФГУП ВНИРО - № 2001135398/13. Заявл. 27.12.2001; Оpubл. 20.03.2003. Бюл. № 8. – 10 с.

Пат. RU 2261594 С1 Российская Федерация, МПК⁷ А01К61/00. Способ воспроизводства ракообразных (камчатский краб) / Ковачева Н.П., Жигин А.В., Эпельбаум А.Б., Борисов Р.Р., [и др.]; заявитель и правообладатель ФГУП ВНИРО – № 2004115849/12. Заявл. 27.05.2004; опубл. 10.10.2005. Бюл. № 28. – 4 с.

Пат. RU 2365105 С1 Российская Федерация, МПК⁷ А01К61/00. Способ искусственного воспроизводства ракообразных / Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Васильев Р.М. Лебедев Р.О.; заявитель и правообладатель ФГУП ВНИРО – 2007146941/12. Заявл. 20.12.2007; Оpubл. 23.03.2009. Бюл. № 24. – 7 с.

Пат. RU 76547 U1 Российская Федерация, МПК⁷ А01К61/00. Устройство для получения личинок камчатского краба / Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Васильев Р.М.

Лебедев Р.О.; заявитель и правообладатель ФГУП ВНИРО – 2007146940/22 Заявл. 20.12.2007; Оpubл. 27.09.2008. Бюл. № 27. – 9 с.

Пат. RU 2520035 С1 Российская Федерация, МПК⁷ А01К61/00. Способ индивидуальной идентификации особей камчатского краба / Васильев Р.М., Загорский И.А., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П.; заявитель и правообладатель ФГУП ВНИРО – 2013104260/ 13 . Оpubл. 01.02.2013. Бюл. № 14. – 6 с.

Первеева, Е. Р. Особенности биологии и распределения стригуна опилио (*Brachyura*, *Majidae*) на ранних стадиях онтогенеза в Сахалинских водах / Е. Р. Первеева, Е. В. Абрамова // Известия Тинро. – 2005. – Т. 143 – С. 63-83.

Переладов, М. В. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря / М. В. Переладов // Труды ВНИРО. – 2003. – Т. 142. – С. 103-119.

Петряшов, В. В. Распределение макробентоса в море Лаптевых по материалам экспедиций на г/с «Иван Киреев» и л/к «Polarstem» в 1993 г. / В. В. Петряшов, Б. И. Сиренко, А. Рахор [и др.] // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. – С. 277-288.

Печёнкин, Д. С. Получение молоди синего краба *Paralithodes platypus* в искусственных условиях / Д. С. Печёнкин, Р. Р. Борисов, И. Н. Никонова, Н. П. Ковачева // Промысловые беспозвоночные: VIII Всер. науч. конф. по промысловым беспозвоночным: материалы докладов. – Калининград: Изд-во ФГБОУ ВПО «КГТУ», 2015. С. 252-54.

Показеев, К. В. Оптика океана: Учебное пособие / К. В. Показеев, Т. О. Чаплина, Ю. Д. Чашечкин. – М.: МАКС Пресс, 2010. – 216 с.

Привезенцев, Ю. А. Новые корма для личинок карпа / Ю. А. Привезенцев, Г. Е. Серветник // Рыбоводство и рыболовство. – 1979. – № 4. – С. 13-14.

Пучнина, Е. В. Волосатый четырехугольный краб *Erimacrus isenbeckii* Западной Камчатки: особенности биологии, состояние запаса и перспективы промысла / Е. В. Пучнина // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-западной части Тихого океана. – 2016. – Вып. 40. – С. 51-56.

Рахманов, В. Р. Распространение речных раков Псковской области. Мероприятия по регулированию их промысла / В. Р. Рахманов // Труды Псковского Отд. ГосНИОРХ. – 1976. – Т. 2. – С.121-145.

Родин, В. Е. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Известия ТИНРО. – 1985. – Т. 110. – С. 85-97.

Румянцев, В. Д. Речные раки Волго-Каспия / В. Д. Румянцев. – М.: Пищевая промышленность, 1974. – 86 с.

Сальников, Н. Е. Культивирование пресноводных креветок: экзотика или реальность / Н. Е. Сальников, М. Э. Суханова // Рыбоводство и рыболовство. – 2000а. – № 4. – С. 15-17.

Сальников, Н. Е. Разведение и выращивание пресноводных креветок на юге России / Н. Е. Сальников, М. Э. Суханова. – Астрахань, КаспНИРХ, 2000б. – 230 с.

Свирский, В. Г. Результаты вселения пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* (De Naan) в водоем-охладитель Приморской ГРЭС / В. Г. Свирский, Е. И. Рачек, И. Н. Андреева // Известия ТИНРО. – 1994. – Т. 113. – С. 151-153.

Северцов, А. Н. Морфологические закономерности эволюции / А. Н. Северцов. – М.–Л., 1939. – 258 с.

Семенкова, Е. Г. Биология и перспективы промысла японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* в водоемах Приморья / Е. Г. Семенкова // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. ТИНРО-центр, 2007. – 23 с.

Семенькова, Е. Г. Питание и суточная ритмика активности японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в водах Приморья / Е. Г. Семенькова, Н. В. Колпаков, Е. И. Барабанщиков // Известия ТИНРО. – 2006. – Т. 146. – С. 56-66.

Серветник, Г. Е. Использование личинок комнатной мухи *Musca domestica* для подращивания молоди карпа / Г. Е. Серветник // Дис. ... канд. с.-х. наук: 06.02.02. – М., 1982. – 24 с.

Сладкова, С. В. Кардиоактивность раков *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868) в различных физиологических состояниях / Сладкова С. В., Холодкевич С. В., Сафронова Д. В. [и др.] // Принципы экологии. – 2017. – Т. 6. – № 3. – С. 43-58.

Слизкин, А. Г. Особенности распределения крабов (Crustacea, Decapoda, Lithodidae et Majidae) в Беринговом море / А. Г. Слизкин // Труды ВНИРО. – 1974. – Т. 99. – С. 29-37.

Слизкин, А. Г. Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России / А. Г. Слизкин, – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010. – 256 с.

Слизкин, А. Г. Промысловые крабы прикамчатских вод / А. Г. Слизкин, С. Г. Сафронов – Петропавловск-Камчатский. – 2000. – 180 с.

Смирнов, Б. П. Заводское воспроизводство тихоокеанских лососей в России: современное состояние, проблемы и перспективы / Б. П. Смирнов, В. Н. Леман, Е. В. Шульгина // Современные проблемы лососёвых рыбоводных заводов Дальнего Востока. Мат. межд. науч-прак. сем. – Петропавловск-Камчатский, 2006. – С. 16-27

Соколов, К. М. Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях / К.М. Соколов, В.А. Павлов, Н.А. Стрелкова [и др.]. – Мурманск: ПИНРО, 2016. – 242 с.

Стариков, Ю. В. Первая находка и возможности формирования популяции камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Crustacea Decapoda Lithodidae) в Белом море / Ю.В. Стариков, В. А. Спиридонов, А. Д. Наумов [и др.] // Российский журнал биологических инвазий. – 2015. – № 1. – С. 79-95.

Статкевич С. В. Проблемы культивирования гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* в условиях Крыма / С. В. Статкевич // Актуальные проблемы аквакультуры в современный период. Материалы международной научной конференции. – Ростов-на-Дону, 2015. – С. 165-168.

Статкевич, С. В. Крым – перспективный регион для развития аквакультуры гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* / С. В. Статкевич // Мат. Всер. науч.-практ. молодежной конференции «Экологические проблемы Азово-Черноморского региона и комплексное управление прибрежной зоной». – Севастополь, 2014. – С.180-183.

Степанов, Д. Н. Биотехника увеличения продуктивности индустриальных хозяйств с замкнутым циклом водообеспечения, выращивающих ракообразных в промышленных масштабах / Д. Н. Степанов, Б. П. Смирнов, Н. П. Ковачева // ЭИ ВНИЭРХ, Сер. Аквакультура, 2000а. – Вып. 1. – С. 11-22.

Степанов Д. Н. Товарное выращивание пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* в России / Д. Н. Степанов, Б. П. Смирнов, Н. П. Ковачева // ЭИ ВНИЭРХ, Сер. Аквакультура, 2000б.– Вып. 1. – С. 3-11.

Супрунович, А.В. Аквакультура беспозвоночных / А. В. Супрунович. – Киев: Наукова думка, 1988. – 156 с.

Супрунович, А. В. Культивируемые беспозвоночные: пищевые беспозвоночные: мидии, устрицы, гребешки, раки, креветки / А. В. Супрунович, Ю. Н. Макаров – Киев: Наукова думка, 1990. – 257 с.

Суханова, М. Э. Биологические основы разведения и выращивания в поликультуре с рыбой гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) в водоемах дельты Волги / М. Э. Суханова // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: ВНИИПРХ, 1999. – 23 с.

Табунков В.Д. Особенности экологии, роста и репродукционного процесса креветки *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) у берегов юго-западного Сахалина / В. Д. Табунков // Зоологический журнал. – 1973. – Т. 52, № 10. – С. 1480-1490.

Ушаков П. В. Чукотское море и его донная фауна / П. В. Ушаков // Крайний Северо-Восток СССР. М.: АН СССР. – 1952. – Т. 2. – С. 5-82.

Ушивцев, В. Б. Поведение раков в зонах подводных светоисточников / В. Б. Ушивцев // Матер. регионального совещания Международной ассоциации астакологов (Астрахань, 2-6 авг., 1999). Астрахань: Изд-во КаспНИРХа, 2002. – С. 46-48.

Федосеев, В. Я. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815) в заливе Посъета (залив Петра Великого, Японское море) / В. Я. Федосеев, Н. И. Григорьева // Известия ТИНРО. – 2001а. – Т. 128, № 2. – С. 495-500.

Федосеев, В. Я. Способы выращивания крабов на искусственных сооружениях / В. Я. Федосеев, Н. И. Григорьева // Тезисы докладов Международной научно-практической конференции «Прибрежное рыболовство - XXI век» 19-21 сентября 2001 г. – Южно-Сахалинск, 2001б. – С. 119–120.

Федосеев, В. Я. Способы выращивания крабов / В. Я. Федосеев, Н. И. Григорьева // Рыбное хозяйство. – 2002. – № 1. – С. 46–48.

Федосеев, В. Я. Опыт совместного культивирования крабов и приморского гребешка в зал. Посъета (зал. Петра Великого, Японское море) / В. Я. Федосеев, Н. И. Григорьева // Вопросы рыболовства. – 2004. – Т. 5, № 4. – С. 740–752.

Федосеев, В. Я. Технологическая схема сбора личинок и подращивания мальков крабов в естественных водоемах / В. Я. Федосеев, Н. И. Григорьева // Рыбное хозяйство. – 2006. – № 4. – С. 54–55.

Федосеев, В. Я. Воспроизводство и формирование популяционной структуры у краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в дальневосточных морях / В. Я. Федосеев, А. Г. Слизкин // Морские промысловые беспозвоночные: сб. науч. тр. М.: ВНИРО, 1988. – С. 24-35.

Федотов, В.П. Разведение раков / В. П. Федотов. – С.Пб.: "Биосвязь", 1993. – 108 с.

Фомичев, Н. И. Речной рак / Н. И. Фомичев. – Л.:Наука, 1986. – 96 с.

Хофштэттер К.В. Креветки и раки в аквариуме /К.В. Хофштэттер – М., 2008. –118с.

Хлебович, В. В. О физиологически пресноводных беспозвоночных морского происхождения / В. В. Хлебович, А. Ю. Комендантов // Журнал общей биологии. – 1985. – №3. – С. 331-335.

Хмелева, Н. Н. Рост тропической гигантской креветки на отработанной воде теплоэлектростанций / Н. Н. Хмелева, В. Ф. Кулеш, Ю. Г. Гигиняк // Докл. АН БССР. Сер. Биол. наук., 1985. – Т. 29, № 7. – С. 662-665.

Хмелева, Н. Н. Биологическое обоснование вселения субтропических пресноводных креветок *Macrobrachium nipponense* в водоем-охладитель Березовской ГРЭС / Н. Н. Хмелева, Ю. Г. Гигиняк, В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович // Институт зоологии

АН БССР. Минск, 1982. 33 с. Деп. в ВИНТИ 30.09.82, № 5014-82//Весці АН БССР. Сер.: Біял. навукі. –1983. – № 2. – С. 119.

Хмелева, Н. Н. Опыт использования креветок рода *Macrobrachium* в аквакультуре на теплых водах электростанций в странах средних широт / Н. Н. Хмелева, А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш [и др.] // Итоги 30-летнего развития рыбоводства на теплых водах и перспективы на XXI век: Матер. Междунар. симпозиума. Москва, – С.-Пб., ГосНИОРХ, 1998. – С. 67-73.

Хмелева, Н. Н. Пресноводные креветки / Н. Н. Хмелева, Ю. Г. Гигиняк, В. Ф. Кулеш. – М.: Агропромиздат, 1988.– 128 с.

Хмелева Н.Н. Продукция кормовых и промысловых ракообразных (генеративная и экзувияльная) / Н. Н. Хмелева, А. П. Голубев – Мн.: Наука и Техника, 1984. – 216 с.

Хмелева, Н. Н. Экология пресноводных креветок / Н. Н. Хмелева, В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович, Ю. Г. Гигиняк. – Минск: «Беларуская навука», 1997.– 254 с.

Хорошко, А. В. Новые направления прудовой аквакультуры в южных регионах России / А. В. Хорошко, В. Н. Крючков // Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса. – 2010. – № 2. – С. 51-54.

Цукерзис, Я. М. Речные раки / Я. М. Цукерзис. – Вильнюс: Мокслас, 1989. – 143 с.

Цукерзис, Я. М. Биология широкопалого рака / Я. М. Цукерзис. – Вильнюс: Минтисс, 1970. – 204 с.

Цукерзис, Я. М. Каннибализм у широкопалого рака / Я. М. Цукерзис, И. А. Шаштояк, Е. А. Тамкявичене [и др.] // Труды АН ЛитССР, 1977. – Серия В, Т. 3 № 79. – С.97–103.

Черкашина, Н. Я. Рост и питание молоди длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* (Decapoda, Astacidae) / Н. Я. Черкашина // Зоологический Журнал. – 1977. – Т. 56, №. 5. – С. 704-708.

Черкашина, Н. Я. Динамика популяций раков родов *Pontastacus* и *Castiastacus* (Crustacea, Decapoda, Astacidae) и пути их увеличения / Н. Я. Черкашина. – М.: ФГУП "Нацрыбресурс", 2002. – 257 с.

Черкашина, Н. Я. Раки рода *Astacus* и перспективы их культивирования / Н. Я. Черкашина. – Ростов-на-Дону: ТОР, 1994. – 143 с.

Черкашина, Н. Я. Сборник инструкций по культивированию раков и динамике их популяций / Н. Я. Черкашина. – Ростов-на-Дону: Медиа-полис. 2007. – 118 с.

Шастокас, И. А. Влияние некоторых минеральных удобрений и пестицидов на речных раков / И. А. Шастокас, Я.М. Цукерзис // Лимнология. – 1968. – Т. 3, Ч. 2. – С.130-133.

Шастокас И. А. Влияние химических препаратов на широкопалых и длиннопалых раков / И. А. Шастокас, Я. М. Цукерзис // Труды АН ЛитССР. – 1972. – Сер. В. Т. 4. № 60. – С. 119-123.

Щербакова Н. В. Сроки встречаемости и распределение личинок японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* в Амурском и Уссурийском заливах Японского моря / Н. В. Щербакова, О. М. Корн // Известия ТИНРО. – 2009. – Т. 158. – С. 160-172.

Эпельбаум, А. Б. Афагия глаукотое камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) / А. Б. Эпельбаум // VI Всероссийская конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО. – 2002. – С. 67-69.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. – 493 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л. Из-во АН СССР. – 1939. – 232 с.

Шмальгаузен, И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса / И. И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1983. – 360 с.

Эпельбаум, А. Б. Питание камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на ранних стадиях онтогенеза в искусственных условиях / А. Б. Эпельбаум // Диссертация ... кандидата биологических наук : 03.00.18. - Москва, 2004. – 138 с.

Эпельбаум, А. Б. Реакция на свет в раннем онтогенезе камчатского краба / А. Б. Эпельбаум, Р. Р. Борисов // Сбор. мат. Межд. Конф. "Современное состояние популяции крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами" Мурманск, 2006. – С. 113-116.

Abrunhosa, F.A. Functional morphology of mouthparts and foregut of the last zoea, glaucothoe and first juvenile of the king crabs *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* and *P. platypus* / F.A. Abrunhosa, J. Kittaka // Fisheries Science (Tokyo). – 1997a. – N 63 (6). – P. 923-930.

Abrunhosa, F.A. Effect of starvation on the first larvae of *Homarus americanus* (Decapoda, Nephropidae) and phyllosomas of *Jasus verreauxi* and *J. edwardsii* (Decapoda, Palinuridae) / F. A. Abrunhosa, J. Kittaka // Bulletin of Marine Science. – 1997b. – N 61. – P. 73-80.

Abrunhosa, F.A. Developmental morphology of mouthparts and foregut of the larvae and postlarvae of *Lepidophthalmus siriboia* Felder & Rodrigues, 1993 (Decapoda: Callinassidae) / F. A. Abrunhosa, M. Melo, J. F. Lima [et al.] // Acta Amazonica. – 2006. – N 36. – P. 335-342.

Abdussamad, E. M. Cannibalism in the tiger shrimp *Penaeus monodon* Fabricius in nursery rearing phase / E. M. Abdussamad, D. M. Thampy // Journal of Aquaculture in the Tropics. – 1994. – N 9 (1). – P. 67-75.

Ackefors H. The culture and capture crayfish fisheries in Europe/ H. Ackefors // World Aquaculture. – 1998. – N 29 (2). – P. 18-24; 64-67.

Adams J. A. Discrimination of conspecific male molt odor signals by male crayfish, *Orconectes rusticus* / J. A. Adams, P. A. Moore // Journal of Crustacean Biology. – 2003. – N 23 (1). – P. 7-14.

Adams C.F., Phototaxis and geotaxis of light-adapted zoeae of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) in the laboratory / C.F. Adams, A.J. Paul // Journal of Crustacean Biology. – 1999. – N 19 (1). – P. 106-110.

Addison, J. T. Re-stocking and stock enhancement of clawed lobster stocks: A review / J. T. Addison, R. C. A. Bannister // Crustaceana. – 1994. – N 67. – P. 131-155.

Agard, J.B.R. A four-dimensional response surface analysis of the ontogeny of physiological adaptation to salinity and temperature in larvae of the palaemonid shrimp *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) / J.B.R. Agard // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1999. – N 236. – P. 209-233.

Agnalt A.-L., Pavlov V, Jorstad K.E. et al. The snow crab, *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majoidea, Oregoniidae) in the Barents Sea // In the wrong place - alien marine crustaceans: Distribution, biology and impacts. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology. Springer. 2011. N 6. P. 283-300.

Ahvenharju, T. Agonistic behaviour of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) in different social environments: Effects of size heterogeneity on growth and food intake./ T. Ahvenharju, K. Ruohonen // Aquaculture. – 2007. – N 271 (1-3), P. 307-318.

Aikawa, H. Further notes on brachyuran larvae / H. Aikawa // Records of Oceanographic Works in Japan. – 1937. – N 9 (1). – P 87-162.

Aiken, D. E. Cheliped ablation and immobilization: methods for improving survival and growth of juvenile America lobsters in communal culture tanks / D. E. Aiken, W. W. Young-Lai // Proc. World Mariculture Soc. – 1979. – N 10. – P. 159-161 Цит. по Karplus et al., 1989.

Alexander, C. G. Structure and function of the third maxillipeds of the banana prawn *Penaeus merguensis* / C. G. Alexander, J. P. R. Hindley, S. G. Jones // Marine Biology. – 1980. – N 58. – P. 245-249.

Allena, J. D. Intermediate modes of larval development: bridging the gap between planktotrophy and lecithotrophy / J. D. Allena, B. Pernet // Evolution & Development. – 2007. – N 9 (6). – P. 643-653.

Ameyaw-Akumfi, C. Some aspects of breeding biology of crayfish / C. Ameyaw-Akumfi // Doctoral Dissertation – University of Michigan., 1976. – 252 с. Цит. по Figler et al., 1999.

Ameyaw-Akumfi, C. Feeding chemoreceptor sites in the crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) / C. Ameyaw-Akumfi // *Crustaceana*. – 1977. – N 33 (3). – P. 259–264.

Andre, M. Les écrivisses françaises / M. Andre. – Paris, 1960. – 287 pp.

Anger, K. Moulting cycle and morphogenesis in *Hyas araneus* larvae (Decapoda, Majidae), reared in the laboratory / K. Anger // *Helgoländer wiss. Meeresunters.* – 1983. – N 36. – P. 285–302.

Anger, K. The Do threshold: a critical point in the larval development of Decapod Crustaceans / K. Anger // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1987. – N 108. – P. 15–30.

Anger, K. Growth and exuvial loss during larval and early juvenile development of the hermit crab *Pagurus bernhardus*, reared in the laboratory // K. Anger / *Marine Biology*. – 1989. N 103. – P. 503–511.

Anger, K. Developmental biology of *Armases miersii* (Grapsidae), a crab breeding in supratidal rock pools. 1. Facultative lecithotrophy of larval stages / K. Anger // *Marine Ecology Progress Series*. – 1995a. – N 117 (1–3). – P. 75–81.

Anger, K. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics / K. Anger // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1995b. – N 193. – P. 119–145.

Anger, K. Starvation resistance in larvae of a semiterrestrial crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae) / K. Anger // *Marine Ecology Progress Series*. – 1995c. – N 187 (2). – P. 161–174.

Anger, K. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura) / K. Anger // *Marine Biology*. – 1996. – N 126. – P. 283–296.

Anger, K. The biology of Decapod Crustacean larvae / K. Anger // *Crustacean Issue*, Balkema Publ., Lisse. – 2001. – N 14. – 405 p.

Anger, K. Influence of starvation on the larval development of *Hyas araneus* (Decapoda, Majidae). / K. Anger, R. R. Dawir // *Helgoländer wiss. Meeresunters.* – 1981. – N 34. – P. 287–311.

Anger, K. Effects of early starvation periods on zoal development of brachyuran crabs / K. Anger, R. R. Dawir, V. Anger [et al.] // *Biological Bulletin*. – 1981. – N 161. – P. 199–212.

Anger, K. Feeding rate and gross growth efficiencies in *Hyas araneus* L. larvae (Decapoda: Majidae) reared in the laboratory / K. Anger, A. Dietrich // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1984. – N 77. – P. 169–181.

Anger, K. From lecithotrophy to planktotrophy: ontogeny of larval feeding in the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* / K. Anger, L. Hayd // Aquatic Biology. – 2009. – N 7 (1–2). – P. 19-30.

Anger, K. Feeding and growth in early larval shrimp *Macrobrachium amazonicum* from the Pantanal, southwestern Brazil / K. Anger, L. Hayd // Aquatic Biology. – 2010. – N 9 (3). – P. 251-261.

Anger, K. Laboratory experiments on the larval development of *Hyas araneus* (Decapoda, Majidae) / K. Anger, K. K. C. Nair // Helgoländer wiss. Meeresunters. – 1979. – N 32. – P. 36-54.

Annis, E. R. Biology and ecology of larval lobsters (*Homarus americanus*): implications for population connectivity and larval transport / E. R. Annis // Electronic Theses and Dissertations. – 2004. – 166 p.

Aquaculture: farming aquatic animals and plants 2 edition / edited by J. S. Lucas, P.C. Southgate. – Blackwell Publishing Ltd., 2016. – 648 p.

Armetta, T. M. Aspects of the biology of the hair crab, *Erimacrus isenbeckii*, in the eastern Bering Sea / T.M. Armetta, Stevens B.G. // Fishery Bulletin. – 1987. – N 85 (3). – P. 523-545.

Armstrong, D. A. Distribution, abundance, and biology of blue king and Korean hair crabs around the Pribilof Islands, outer continental shelf environmental assessment program: final reports of principal investigators / D. A. Armstrong, J. L. Armstrong, G. Jenson [et al.] // U.S. Department of Commerce, NOAA. – 1987. – 278 p.

Ashidate, M. Seed production technology in spiny king crab *Paralithodes brevipes*. Development of techniques in brood stock management, seed production, intermediate rearing, and release strategy / M. Ashidate, T. Sato // Saibai Gyogyo Gijyutsu Series. – 2009. – N 14. (in Japanese).

Avnimelech, Y. Biofloc Technology / Y. Avnimelech. – A Practical Guide Book. – Chap. 13. Biofloc Technology For Super-Intensive Shrimp Culture. – Louisiana: The World Aquaculture Society. – 2012. – 30 p.

Backhurst, J. R. The suspension of feeds in aerated rearing tanks: The effect of tank geometry and aerator design / J. R. Backhurst, J. H. Marker // Aquacultural Engineering. – 1988. – N 7 (6). – P. 379-395.

Baeza, J. A. Sexual dimorphism, allometry, and size at first maturity of the Caribbean king crab, *Mithrax spinosissimus*, in the Florida keys / J. A. Baeza, J. R. Anderson, A. J. Spadaro [et al.] // Journal of Shellfish Research. – 2012. – N 31. P. 909-916.

- Baiesco, M. Crustacea / M. Baiesco. —1967. Fauna republicii Romania. – V. 4, N 5. – 292 p.
- Bannister, R. C. A. Enhancing lobster stocks: a review of recent European methods, results, and future prospects / R. C. A. Bannister, J. T. Addison // *Bulletin of Marine Science*. – 1998. – N 62 (2). P. – 369-387.
- Barker, P. L. Gibson R. Observations on the feeding mechanism, structure of the gut, and digestive physiology of the european lobster *Homarus gammarus* (L.) (Decapoda: Nephropidae) / P. L. Barker, Gibson R. // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1977. – N 26. P. 297-324.
- Barki, A. The agonistic behavior of *Macrobrachium rosenbergii* / A. Barki // M.Sc.Thesis – Tel Aviv. University (Hebrew with Engl. Summary). 1989. – 113 p.
- Barki, A. Ration and spation distribution of feed affect survival, growth, and competition in juvenile red-claw crayfish *Cherax quadricarinatus*, reared in the laboratory / A. Barki, T. Levi, A. Shrem [et al.] // *Aquaculture*. – 1997. – N 148. P. 169-177.
- Barria, E. M. Effects of substratum and conspecific adults on the development and metamorphosis of *Acanthocyclus hassleri* (Brachyura: Bellidae) megalopae under laboratory conditions / E. M. Barria, M. A.Pradenas, C. G. Jara // *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. – 2010. – N 45(3). – P. 407-414.
- Batang, Z. B. Gill structure and gill-cleaning mechanisms of the redclawcrayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Astacidea, Parastacidae) / Z.B. Batang, H. Suzuki // *Journal of Crustacean Biology*. – 2000. – N 20 (4). – P. 699-714.
- Bauer, R. T. Antifouling adaptations of marine shrimp (Decapoda: Caridea): gill cleaning mechanisms and grooming of brooded embryos / R. T. Bauer // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 1979. – N 61. – P. 281-303.
- Bauer, R. T. Color patterns of the shrimps *Heptacarpus pictus* and *H. paludicola* (Caridea: Hippolytidae) / R. T. Bauer // *Marine Biology*. – 1981a. – 64. – P. 141-152.
- Bauer, R. T. Grooming behavior and morphology in the decapod crustacea / R. T. Bauer // *Journal of Crustacean Biology*. – 1981b. – N 1 (2). – P. 153–173.
- Bauer, R. T. Decapod crustacean grooming: functional morphology, adaptive value, and phylogenetic significance / R. T. Bauer // *Crustacean Issues*. – 1989. – N 6. – P. 49–73.
- Bauer, R. T. Gill-cleaning mechanisms of the crayfish *Procambarus clarkii* (Astacidea: Cambaridae): experimental testing of setobranch function / R. T. Bauer // *Invertebrate Biology*. – 1998. – N 117 (2). – P. 129-143.

Bauer, R. T. Adaptive modification of appendages for grooming (cleaning, antifouling) and reproduction in the Crustacea / R. T. Bauer // *The Natural History of the Crustacea* / L. Watling, M. Thiel (eds.) // Oxford University Press, New York, 2013. – P. 327-364.

Baylon, J. C. Ingestion of *Brachionus plicatilis* and *Artemia salina* nauplii by mud crab *Scylla serrata* larvae / J. C. Baylon, M. E. A. Bravo, C. Manigo // *Aquaculture Research*. – 2004. – N 35. P. 62-70.

BBC News. Giant lobster landed by boy, 16". June 26, 2006.

Beal, B. F. Methods for mass rearing stages I-IV larvae of the American lobster *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837, in static systems / B. F. Beal, S. R. Chapman. // *Journal of Shellfish Research*. – 2001. – N 20. P. 337-346.

Beal, B.F. Ocean-based nurseries for cultured lobster (*Homarus americanus* Milne Edwards) postlarvae: field experiments off the coast of eastern maine to examine effects of flow and container size on growth and survival / B. F. Beal, G. C. Protopopescu // *Journal of Shellfish Research*. – 2012. – N 31 (1). P. 177-193.

Beard, T. W. Storage and care of live lobsters / T. W. Beard, D. McGregor // *The Centre for Environment, Fisheries & Aquaculture. Science*, Lowestoft, UK. European Commission, 2004. Lab. Leaflet, MAFF Direct. Fish. Res., Lowestoft. – 2004. – N 66. – 26 p.

Belanger, R. M. A comparative analysis of setae on the pereopods of reproductive male and female *Orconectes rusticus* (Decapoda: Astacidae) / R. M. Belanger, P. A. Moore // *Journal of Crustacean Biology*. – 2013. – N 33 (3). – P. 309-316,

Belanger, R. Sensory setae on the major chelae of male crayfish, *Orconectes rusticus* (Decapoda: astacidae) – impact of reproductive state on function and distribution / R. Belanger, X. Ren, K. McDowell [et al.] // *Journal of Crustacean Biology*. – 2008. – N 28 (1). P. 27-36.

Bell, J.D. Restocking and stock enhancement of marine invertebrate fisheries / J. D. Bell, P.C. Rothlisberg, J.L. Munro [et al.] (eds) // *Advances in Marine Biology*. – 2005. – N 49. – 374p.

Bernardi, N. Temperature influence upon food ingestion and spontaneous locomotion of the freshwater prawn *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) / N. Bernardi // *Journal of Thermal Biology*. – 1990. – 15. – P. 33-36.

Bigford, T. E. Ontogeny of light and gravity responses in rock crab larvae (*Cancer irroratus*) / T.E. Bigford // *Marine Biology*. – 1979. –N 52. – P. 69-76.

Blankenship, H. L. A responsible approach to marine stock enhancement / H. L. Blankenship, K. M. Leber // *American Fisheries Society Symposium*. – 1995. – P. 167–175.

Booth, J. D. Early life history of spiny lobster / J. D. Booth, B. F. Phillips // *Crustaceana*. – 1994. – N 66. P. 271-294.

Borisov, R. R. Phototaxis and geotaxis in the early ontogenesis of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* / R. R. Borisov, N. P. Kovatcheva, E. S. Chertoprud [et al.] // Abst. of the 9th Inter. conf. and workshop on lobster biology and management, Bergen, Norway. – 2011. – P. 84-85.

Borisov, R. R. The process of the tail fan formation in freshwater crayfish / R. R. Borisov, A.G. Tertitskaya // Freshwater Crayfish. – 2010. – N 17. – P. 235-238.

Bott, R. Die Flubkrebse Europas (Decapoda, Astacidae) / R. Bott // Senck. Naturf. Gesell. Frankfurt. – 1950. – N 483. P. 1-36.

Boudreau, S. A. Ecological role of large benthic decapods in marine ecosystems: a review / S. A. Boudreau, B. Worm // Marine Ecology Progress Series. – 2012. – N 469. – P. 195-213.

Bowkiewicz, J. Rak / J. Bowkiewicz. – Warszawa; Krakow: Naklad Gebethnera i Wolffa, – 1928. – 72 p.

Bracken, H. The Decapod Tree of Life: compiling the data and moving toward a consensus of decapod evolution / H. Bracken, A. Toon, D. L. Felder [et al.] // Arthropod Systematics and Phylogenetics. – 2009. – N 67 (1). – P. 99-116.

Bracken-Grissom, H. D. A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda) / H. D. Bracken-Grissom, M. E. Cannon, P. Cabezas [et al.] // BMC Evolutionary Biology. – 2013. – N 13. P. 1-28.

Breithaupt, T. Fan organs of crayfish enhance chemical information flow / T. Breithaupt // Biological bulletin. – 2001. – 200. – 150-154.

Briggs, M. Cultured Aquatic Species Information Programme. *Penaeus vannamei*. Cultured Aquatic In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [Электронный ресурс] / M. Briggs // – Режим доступа: http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Penaeus_vannamei/en. Rome. (Дата обращения 11.05.18).

Brodersen, C. C. Diet influences cannibalism in laboratory-held juvenile red ring crabs (*Paralithodes camtschatica*) / C. C. Brodersen, P. M. Rounds, M. M. Babcock // Proc. Int. symp. on king and Tanner crabs. Alaska Sea Grant College Progr. Rpt. 9004, Fairbanks: Univ. of Alaska, 1990. – P. 377-382.

Brodsky, S. Y. Sur l'elevage en Union Sovietique des ecrevisses de riviere (Astacidae) par la methode industrielle et sur les perspectives de cette methode / S. Y. Brodsky // La Piscic Franc. – 1982. – N 18 (78). – P. 5-9.

Browne, R. An illustrated hatchery guide for the production of clawed lobster (Using a green water technique) / R. Browne, G. P. Benavente, I. Uglem [et al.,] // Aquaculture explained. Shellfish File, Irish Sea Fisheries Board, Galway, Ireland, 2009. – 34 p.

- Budd, T. W. The filter-feeding apparatus in crayfish / T.W. Budd, J.C. Lewis, M. L. Tracey // *Canadian Journal of Zoology*. – 1978. – N 56. P. 695-707.
- Calado R., Dionisio G., Dinis M.T. Starvation resistance of early zoeal stages of marine ornamental shrimps *Lysmata* spp. (Decapoda: Hippolytidae) from different habitats / R. Calado, G. Dionisio, M.T. Dinis // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2007. – N 351 (1–2). – P. 226-233.
- Calcagno, J. A. First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures / J. A. Calcagno, G. A. Lovrich, S. Thatje [et al.] // *Journal of Sea Research*. – 2005. – N 54 (3). – P. 221-230.
- Campbell, G. R. Occurrence of a prezoaea in two species of commercially exploited portunid crabs (Decapoda, Brachyura) / G. R. Campbell, D. R. Fielder // *Crustaceana*. – 1987. – N 52 (2). – P. 202-206.
- Carbonnier, R. L'ecrivisse / R. Carbonnier. – Paris: Lacroix, 1869. – 197 p.
- Carlisle, D. B. Endocrine control in crustaceans / D. B. Carlisle, F.G.W. Knowles. – Cambridge Univ. press, 1959. – 120 p.
- Carvalho, L. N. The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators / L. N. Carvalho, J. Zuanon, I. Sazima // *Neotropical Ichthyology*. – 2006. – N 4. – P. 219-224.
- Castro, A. L. F. Use of natural marks on population estimates of the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*, at Atol das Rocas Biological Reserve, Brazil / A. L. F. Castro, R. S. Rosa // *Environmental Biology of Fishes*. – 2005. – N 72. – P. 213-221.
- Celada, J. C. A study on the identification and chronology of the embryonic stages of freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) / J. C. Celada, J. M. Carral, J. Gonzalez // *Crustaceana*. – 1991. – N 61. – P. 225-232.
- Chang, E. S. Physiological and biochemical changes during the molt cycle in decapod crustaceans: an overview / E. S. Chang // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1995. – N 193. P. 1-14.
- Chang, S. Regulation of crustacean molting: A review and our perspectives / S. Chang, E. Donald, M. D. // *General and comparative endocrinology*. – 2011. – N 172. P. 323-330.
- Chang, E. S. The Natural History of the Crustacea. V. 4. Physiology / E. S. Chang, M. Thiel (eds). – Oxford University Press, 2015. – P. 528.
- Charmantier, G. Intermediate larval and postlarval stages of *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 (Crustacea: Decapoda) / G. Charmantier, D. E. Aiken // *Journal of Crustacean Biology*. – 1987. – N 7. – P. 525-535.

Charmantier, G. Metamorphosis in the lobster *Homarus* (Decapoda): a review / G. Charmantier, M. Charmantier-Daures, D. E. Aiken // *Journal of Crustacean Biology*. – 1991. – N 11. – 481-495.

Charmantier-Daures, M. Moulting, autotomy and regeneration / M. Charmantier-Daures, G. Vernet // *The Crustacea* / J. Forest, J.C. von Vaupel Klein (eds.). – Leiden: Brill. 2004. V. 1. – P. 161-255.

Chen, X. Intracohort cannibalism of the mud crab, *Scylla paramamosain*, megalopae: Mechanism, dynamics and adaptive significance. Chapter 4 / X. Chen, S. Chen, X. Zhang [et al.] // *Crabs: Global Diversity, Behavior and Environmental Threats* / A. Cluade (ed.). – New York: NOVA publishers, 2014. – P. 75-90.

Cheng, Y. Current trends in hatchery techniques and stock enhancement for Chinese mitten crab. *Eriocheir japonica sinensis* / Y. Cheng, X. Wu, X. Yang [et al.] // *Reviews in Fisheries Science*. – 2008. – N 16. – P. 377-384.

Childress, M. J. Behaviour / M. J. Childress, S. H. Jury // *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries* / Phillips B. (ed.). – Oxford, UK.: Blackwell Publishing Ltd. – 2006. P. 78-112.

Chong-Roblesa, J. Osmoregulation pattern and salinity tolerance of the white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) during post-embryonic development / J. Chong-Roblesa, G. Charmantierb, V. Boulob [et al.] // *Aquaculture*. – 2014. – N 422–423. – P. 261-267.

Christiansen, M. E. 1982. Ultrastructural study of the exoskeleton of the estuarine crab *Rhithropanopeus harrisi*: effect of the insect growth regulator Dimilin® (Diflubenzuron) on the formation of the larval cuticle / M. E. Christiansen, J. D. Costlow // *Marine Biology*. – 1982. – N 66. – P. 217-226.

Chucholl, C. Disjunct distribution pattern of *Procambarus clarkii* (Crustacea, Decapoda, Astacida, Cambaridae) in an artificial lake system in Southwestern Germany / C. Chucholl // *Aquatic Invasions*. – 2011. – N 6 (1). P. 109-113.

Cianci, M. The molecular basis of the coloration mechanism in lobster shell: beta-crustacyanin at 3.2-Å resolution / M. Cianci, P. J. Rizkallah, A. Olczak [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2002. – N 99. – P. 9795-9800.

Claessen, D. A. Population dynamic theory of size-dependent cannibalism / D. Claessen, A. M. de Roos, L. Persson // *Proceedings of the Royal Society*. – 2003. – N 271B. – P. 333–340.

Clark, P.F. Accuracy and standardization of Brachyuran larval descriptions / P. F. Clark, D. K. Calazans, G. W. Pohle // *Int. J. Inver. Rep. Dev.* – 1998. – N 33 (2-3). – P. 127-144.

Coelho, V. R. Trophic strategies and functional morphology of feeding appendages, with emphasis on setae of *Upogebia omissa* and *Pomatogebia operculata* (Decapoda: Thalassinidea:

Upogebiidae) / V.R. Coelho, A.B. Williams, S.A. Rodrigues // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2000. – N 130. P. 567-602.

Conan, G.Y.. Review of literature on life histories in the genus *Chionoecetes* in light of the recent findings on growth and maturity of *C. opilio* in eastern Canada. / G.Y. Conan, R.W. Elner, M. Moriyasu // Proc. Internat. Symp. on King and Tanner Crabs, November 28–30, 1989, Anchorage, Alaska USA. Alaska Sea Grant College Program Rep. №. 9004. – 1990. P. 163-179.

Cox, S. L., Jeffs, A.G., Davis M. 2008. Developmental changes in the mouthparts of juvenile caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*: Implications for Aquaculture // Aquaculture. V. 283. N 1–4. P. 168-174.

Crandall, K. A. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae, Decapoda) in freshwater / K. A. Crandall, J. E. Buhay // Hydrobiologia. – 2008. – N 595. – P. 295-301.

Crandall K. A. An updated classification of the freshwater crayfishes (Decapoda: Astacidea) of the world, with a complete species list / K. A. Crandall, S. De Grave // Journal of Crustacean Biology. – 2017. – N 37 (5). P. 615-653.

Cronin, T. W. The effects of starvation on phototaxis and swimming of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi* / T. W. Cronin, R. B. Forward // Biological Bulletin. – 1980. – N 158. – P. 283-294.

Crothers, J.H. The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) 1. The background-anatomy, growth and life history / J.H. Crothers // Field Studies. – 1967. – N 2 (4). – P. 407-434.

Dall, W. The biology of Penaeidae / W. Dall, J. Hill; P. C. Rothlisberg [et al.] // Advances in marine biology. – 1990. – N 27. – 489 p.

Daly B., Swingle J.S. High-density nursery culture of recently-settled blue king crabs (*Paralithodes platypus*): Comparisons to red king crabs (*Paralithodes camtschaticus*) / B. Daly, J. S. Swingle // Aquaculture. – 2013. – N 416–417. – P. 196-200.

Daly, B. Effects of diet, stocking density, and substrate on survival and growth of hatchery-cultured red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) juveniles in Alaska, USA / B. Daly, J. S. Swingle, G. L. Eckert // Aquaculture. – 2009. – N 293. – P. 68-73.

Daly, B. Increasing hatchery production of juvenile red king crabs (*Paralithodes camtschaticus*) through size grading / B. Daly, J. S. Swingle, G. L. Eckert // Aquaculture. – 2012. – N 364–365. – P. 206-211.

Daly, B. Morphometrics, fecundity, and hatch timing of blue king crabs (*Paralithodes platypus*) from the Bering Strait, Alaska, USA / B. Daly, J. S. Swingle, C. Lean / B. Daly, J. S. Swingle, C. Lean // Journal of Crustacean Biology. – 2011. – N 31 (2). P. 304-312.

- Damsgard B., Parrinssadferd og yngelvekst hos kongekrabbe / B. Damsgard, S. Loken, A. Mortensen // Fauna. – 1997. – N 50. – P. 166-175.
- Dawirs, R. R. Influence of starvation on larval development of *Carcinus maenas* L. (Decapoda: Portunidae) / R. R. Dawirs // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1984. – N 80. – P. 47-66.
- De Block, M. Cannibalism-mediated life history plasticity to combined time and food stress / M. De Block, R. Stoks // Oikos. – 2004. – N 106 (3). – P. 587-597
- De Fur, P. L. Cardiovascular and ventilatory changes during ecdysis in the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun / P. L. De Fur, C. P. Magnum, B. R. McMahon // Journal of Crustacean Biology. – 1985. – N 5. P. 207-215.
- De Grave, S. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans / S. De Grave, N. D. Pentcheff, S. T. Ahyong [et al.] // Raffles bulletin of zoology. – 2009. – N 21. – P. 1-109.
- De Grave, S. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater / S. De Grave, Y. Cai, A. Anker // Hydrobiologia. – 2008. – N 595. – P. 287-293.
- Derby, C. The Natural History of the Crustacea, Volume 3: Nervous Systems & Control of Behavior / C. Derby, M. Thiel (eds). – Oxford University Press, Oxford, 2014. – 572 p.
- Dew, C. B. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica* / B. Dew // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1990. – N 47 (10). – P. 73-83.
- Dew, C. B. Characterization of preferred habitat for juvenile red king crab in three Kodiak bays / B. Dew // Final report to the Kodiak Island Borough, National Marine Fisheries Service. Kodiak: Alaska Fisheries Science Center. – 1991. – 49 p.
- Díaz, G. G. The morphological development of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) larvae / G.G. Díaz, S. Kasahara // J. Fac. Appl. Biol. Sci., Hiroshima Univ. – 1987. – N 26. – P. 43-56.
- Diez, G. Effect of propodus excision on growth and survival in giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* / G. Diez, H. Nakagawa, S. Kasahara // J. Fac. Appl. Biol. Sci. Hiroshima Univ. – 1990. – N 29 (1). – P. 19–24.
- Diaz-Herrera, F. Thermoregulatory behaviour of *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea, Palaemonidae) / F. Diaz-Herrera, L.F. Buckle-Ramirez // Tropical Ecology. – 1993. – N 34. – P. 199-203.
- Dillaman, R. M. The Crustacean Integument: Structure and Function / R.M. Dillaman, R. Roer, T. Shafer [et al.] // Functional Morphology and Diversity. Natural History of Crustacea (Book 1) / L. Watling, M. Thiel (eds) – Oxford University Press. – 2013. – P. 140-166.

Donaldson, W. E. Growth of red king crab, *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), in artificial habitat collectors at Kodiak, Alaska / W. E. Donaldson, S. C. Beyersdorfer, D. Pengilly [et al.] // Journal of Shellfish Research. – 1992. – N 11 (1). – P. 85–89.

Drach, P. Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes / P. Drach // Annales de l'Institut océanographique. – 1939. – N 19. – P. 103-391.

Drach, P. Système sétifère des crustacés décapodes: principes d'une classification générale / P. Drach, F. Jacques // Compte Rendus de l'Académie des Sciences. – 1977. – N 284. – P. 1995-1998.

Drach, P. Sur la methode de determination des stades d'intermue et son application generale aux crustacés / P. Drach, C. Tchernigovtzeff // Vie et Milieu Serie A – Biologie Marine. – 1967. – N 18. – P. 595-609.

Drengstig, A. Innovations in land-based recirculating aquaculture systems to produce market sized european lobster in Norway / A. Drengstig // Aquaculture Europe. – 2009. – N 34 (4). – P. 5-9.

Drengstig, A. Commercial land-based farming of European lobster (*Homarus gammarus* L.) in recirculating aquaculture system (RAS) using a single cage approach / A. Drengstig, A. Bergheim // Aquacultural Engineering. – 2013. – N 53. – P. 14-18.

Du Boulay, M. Investigations into intensive culture of the Australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* / M. Du Boulay, J. D. Sayer, D. M. Holdich // 9th Int. Symp. on Freshwater crayfish – University of southwestern Louisiana, Lafayette, LA (USA). – 1993. – P. 70-78.

Dupré, E. M. Identificación de los primeros estados de phyllosoma de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*) mantenidos en laboratorio / E.M. Dupré, C.A. Guisado, // Invest. Mar. (Valparaíso). – 1996. – N 24. – P. 39-50.

Duffy, J. E. Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms / J. E. Duffy, M. Thiel (eds). – Oxford University Press, Oxford, 2007. 502 p.

Dworschak, P. C. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassinidea) / P.C. Dworschak, D. L. Felder, C. C. Tudge // Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea. / F.R. Schram, J.C. Vaupel Klein, J. von Forest [et al.] (eds) – Brill, Leiden, 2012. – V. 9 Part B. – P. 109-219.

Eble, A. *Macrobrachium* culture in the United States / A. Eble // Proceedings of the National Shellfisheries Association. – 1979. – N 69. – P. 129-136.

Elgar, M. A. Cannibalism: Ecology and evolution among diverse taxa / M. A. Elgar, B. J. Crespi (eds). – Oxford University Press, New York, 1992. – 361 p.

Elofsson, R. The development of the compound eyes of *Penaeus duorarum* (Crustacea: Decapoda) with remarks on the nervous system / R. Elofsson // *Z. Zellforsch.* – 1969. – N 97. – P. 323-350.

Elorza, A. Determinación de los estados del ciclo de muda de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis* Milne Edwards, 1837) / A. Elorza, E. Dupré // *Invest. Mar. (Valparaíso)*. – 1996. – N 24. – P. 67-76.

Ennis, G. P. Larval and postlarval ecology / G. P. Ennis // *Biology of the lobster Homarus americanus* / Factor, J. R. (ed.). – San Diego, New York: Academic Press, 1995. P. 23–46.

Epelbaum, A.B. Early development of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* from the Barents Sea reared in the laboratory: morphology and behavior / A. B. Epelbaum, R. R. Borisov, N. P. Kovatcheva, // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 2006. – N 86 (2). – P. 317–333.

Epelbaum, A. B. Feeding behavior and functional morphology of the feeding appendages of red king crab *Paralithodes camtschaticus* larvae / A. B. Epelbaum, R. R. Borisov // *Marine Biology Research*. – 2006. – N 2. P. 77–88.

Epelbaum, A. B. Ontogeny of light response in the early life history of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Anomura: Lithodidae) / A. B. Epelbaum, R. R. Borisov, N. P. Kovatcheva // *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. – 2007. – N 40 (1). – P. 33-42.

Epelbaum, A.B. Russian study examines behavior of red king crab postlarvae / A.B. Epelbaum, R.R. Borisov, A.V. Parshin-Chudin, N. P. Kovatcheva // *Global Aquaculture Advocate*. – 2007. – N 10 (2). – P. 82-83.

Epelbaum A. B. Daily food intakes and optimal food concentrations for red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) larvae fed *Artemia* nauplii under laboratory conditions / A. B. Epelbaum, N. P. Kovatcheva // *Aquaculture Nutrition*. – 2005. – N 11. – P. 455-461.

Epifanio, C. E. Behavioral adaptations in larvae of brachyuran crabs: A review / C. E. Epifanio, J. H. Cohen // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2016. – N 482. P. 85-105.

Ertl, N. G. Molecular characterisation of colour formation in the prawn *Fenneropenaeus merguensis* [Электронный ресурс] / N. G. Ertl, A. Elizur, P. Brooks [et al.] // *PLoS ONE*. – 2013. – N 8 (2). – Режим доступа: <https://journals.plos.org>. (Дата обращения 19.12.18).

Factor, J. R. Morphology of the mouthparts of larval lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae), with special emphasis on their setae / J. R. Factor // *Biological Bulletin*. – 1978. – N 154. – P. 383–408.

Factor, J. R. Development and metamorphosis of the digestive system of larval lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae) / J. R. Factor // Journal of Morphology. – 1981. – N 169. – P. 225-242.

Factor, J. R. Development of the feeding apparatus in decapod crustaceans / J. R. Factor // Crustacean Iss. 6; Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea / B. E. Felgenhauer, L. Watling, A. B. Thistle (eds). – Rotterdam: Balkema, 1989. – P. 185-203.

Factor, J. R. Introduction, anatomy, and life history / J. R. Factor // The biology of the lobster, *Homarus americanus* / J. R. Factor (ed.) – Acad. Press, N.Y., 1995a. – P. 1–11.

Factor, J. R. The biology of the lobster, *Homarus americanus* / J. R. Factor (ed.) – Acad. Press, N.Y., 1995b. – 528 p.

Farmer, A. S. The functional morphology of the mouthparts and pereopods of *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropide) / A. S. Farmer // Journal of Natural History. – 1974a. – N 8. – P. 121-142.

Farmer, A. S. Reproduction in *Nephrops norvegicus* (Decapoda:Nephropidae) / A. S. D. Farmer // Journal of Zoology (London). – 1974b. – N 174. – P. 161-183.

Felder D. L. Patterns in early postlarval development of Decapods / D. L. Felder, J. W. Martin, J. W. Goy // Crustacean Issues 2; Larval Growth / A. M. Wenner (ed.). – Rotterdam: Balkema, 1985. – P. 163-225.

Felgenhauer, B. E. External anatomy and integumentary structures / B. E. Felgenhauer // Microscopic Anatomy of Invertebrates, Vol. 10: Decapod Crustacea / F.W. Harrison, A.G. Humes (eds) – New York: Wiley-Liss., – 1992. – P. 7-43.

Fenner, A. The *Atya*-like shrimps of the Indo-Pacific region (Decapoda: Atyidae) // A. Fenner, Jr. Chace / Smithsonian Contributions to Zoology. – 1983. – N 384. – P. 1-54.

Fernandez, M. Habitat selection by young of the year Dungeness crab *Cancer magister* and predation risk in intertidal habitats / M. Fernandez, O. Iribarne, D. A. Armstrong // Marine Ecology Progress Series. – 1993. – N 92. – P. 171-177.

Figler, M. H. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): the influence of sex differences, relative size, and prior residence / M. H. Figler, H. M. Cheverton, G. S. Blank // Aquaculture. – 1999. – N 178. – P. 63–75.

Figler, M. H. Maternal aggression in red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): the relation between reproductive status and outcome of aggressive encounters with male and female conspecifics / M. H. Figler, M. Twum, J. E. Finkelstein, H. V. S. Peeke // Behaviour. – 1995. – N 132. – P. 107-125.

Fiore, D. R., Use of commercial *Artemia* replacement diets in culturing larval American lobsters (*Homarus americanus*) / D. R. Fiore, M. F. Tlusty // *Aquaculture*. – 2005. – N 243. – P. 291-303.

Fishery and Aquaculture Statistics. Global aquaculture production 1950-2016 (FishstatJ). [Электронный ресурс] In: FAO Fisheries and Aquaculture Department. Rome. Updated 2019. – Режим доступа: www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en (Дата обращения 18.04.19)

Fitzgibbon, Q. P., Battaglione S. C. Effect of photoperiod on the culture of early-stage phyllosoma and metamorphosis of spiny lobster (*Sagmariasus verreauxi*) / Q. P. Fitzgibbon, S. C. Battaglione // *Aquaculture*. – 2012. – N 368–369. – P. 48-54.

Flores, E. E. Chromatosomes in three phenotypes of *Neocaridina denticulata* Kemp, 1918: morphological and chromatic differences measured non-invasively / E. E. Flores, Y.-H. Chien // *Journal of Crustacean Biology*. – 2011. – N 31 (4). – P. 590-597.

Forward, R. B. The ontogeny of phototaxis by larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi* / R. B. Forward, J. D. Costlow // *Marine Biology*. – 1974. – N 26. – P. 27–33.

Forward, R. B. Light and diurnal vertical migration: Photobehavior and photophysiology of plankton / R. B. Forward // *Photochemical and Photobiological Review* 1 / K. Smith (ed). – Plenum Press, New York, – 1976a. – P. 157-209.

Forward, R. B. A shadow response in a larval crustacean / R. B. Forward // *Biological Bulletin*. – 1976b. – N 151. – P. 126-140.

Forward, R. B. Occurrence of a shadow response among brachyuran larvae / R. B. Forward // *Marine Biology*. – 1977. – N 39. – P. 331-341.

Forward, R. B. Control of diel vertical migration: photoresponses of a larval crustacean / R. B. Forward, T. W. Cronin, D. E. Stearns // *Limnology and Oceanography*. – 1984. – N 29. – P. 146-154.

Forward, R. B. A reconsideration of the shadow response of a larval crustacean / R. B. Forward // *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. – 1986. – N 12 (2). – P. 99-113.

Forward, R. B. Comparative study of crustacean larval photoresponses / R. B. Forward // *Marine Biology*. – 1987. – N 94. – P. 589-595.

Forward, R. B. Depth regulation of larval marine decapod crustaceans: test of an hypothesis / R. B. Forward // *Marine Biology*. – 1989. – N 102. – P. 195-201.

Forward, R. B. A comparative study of behavioural responses of larval decapod crustaceans to light and pressure / R.B. Forward, C. U. Buswell // *Marine Behavior & Physiology*. – 1989. – N 16. – P. 43-56.

Forward, R. B. Crustacean larval visual sensitivity during diel vertical migration. / R. B. Forward, J. K. Douglass // Proc. 21. st. European Mar. Biol. Symposium, Gdansk, Poland, 1986. – 1989. – P. 59-66.

Forward, R. B. Endogenous swimming rhythms of blue crab, *Callinectes sapidus*, megalopae: effects of offshore and estuarine cues / R. B. Forward, J. Swanson, R. A. Tankersely, J. M. Welch // Marine Biology. – 1997. – N 127. – P. 621-628.

Forward, R. B. Cues for metamorphosis of brachyuran crabs: an overview / R. B. Forward, R. A. Tankersley, D. Rittschof // American Zoologist. – 2001. – N 41. – P. 1108-1122.

Фок, J. *Litopenaeus vannamei* (whiteleg shrimp) [Электронный ресурс] / J. Fox // – Режим доступа: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/71097>. (Дата обращения 19.12.18).

Franke, R., S. Wessels, and G. Heerstgen-Schwark. Enhancement of survival and growth in crowded groups: The road towards an intensive production of the noble crayfish *Astacus astacus* L. in indoor recirculation systems / R. Franke, S. Wessels, G. Heerstgen-Schwark // Aquaculture Research. – 2013. – N 44. – P. 451-461.

Freeman, J. A. The crustacean epidermis during larval development / J. A. Freeman // The crustacean integument. Morphology and biochemistry / M. N. Horst, J. A. Freeman (eds), – Boca Raton, FL: CRC Press, 1993. – P. 193-219.

Freeman, J. A. The molt cycle and its hormonal control in *Rhithropanopeus harrisi* larvae / J. A. Freeman, J. D. Costlow // Roux's Archives of Dev. Biol. – 1980. – N 74. – P. 479-485.

Fryer, G. Studies on the functional morphology and ecology of the atyid prawns of Dominica / G. Fryer // Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B. – 1977. – N 277. – P. 55-129.

Fuhrmann, M. M. The adaptive significance of chromatophores in the Arctic under-ice amphipod *Apherusa glacialis* / M. M. Fuhrmann, H. Nygard, R. H. Krapp [et al.] // Polar Biology. – 2011. – N 34. – P. 823-832.

Fujii, K. Potential use of the astaxanthin-producing microalga, *Monoraphidium* sp. GK12, as a functional aquafeed for prawns / K. Fujii, H. Nakashima, Y. Hashidzume [et al.] // Journal of Applied Phycology. – 2010. – N 22. – P. 363-369.

Fujimura, T. Notes on progress made in developing a mass culturing technique for *Macrobrachium rosenbergii* in Hawaii / T. Fujimura, H. Okamoto // Coastal Aquaculture in Indo-Pacific Region / T.V.R. Pillay (ed.). – Fishing News (Books), Farnham, Surrey, 1970. – P. 313-327.

Gajewski Z. Raki / Z. Gajewski, W. Terlecki. – Warszawa, 1956. – 196 p.

Gallardo-Escarate, C. Individual identification of decapod crustaceans I: color patterns in rock shrimp (*Rhynchocinetes typus*) / C. Gallardo-Escarate, J. Goldstein-Vasquez, M. Thiel // Journal of crustacean biology. – 2007. – N 27 (3). – P. 393-398.

Gao, Y. Transcriptome analysis on the exoskeleton formation in early developmental stages and reconstruction scenario in growth moulting in *Litopenaeus vannamei* / Y. Gao, J. Wei, J. Yuan [et al.] // Scientific Reports. – 2017. – N 7. – P. 1-15.

Gardner, C. Effect of photoperiod and light intensity on survival, development and cannibalism of larvae of the Australia giant crab *Pseudocarcinus gigas* (Lamarck) / C. Gardner, G. B. Maguire // Aquaculture. – 1998. – N 165. – P. 51-63.

Garm, A. Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods / A. Garm // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2004a. – N 142. – P. 233-252.

Garm A. Mechanical functions of setae from the mouth apparatus of seven species of decapod crustaceans / A. Garm // Journal of Morphology. – 2004b. – N 260. – P. 85-100.

Garm, A. Mechanosensory neurons with bend- and osmo-sensitivity in mouthpart setae from the spiny lobster *Panulirus argus* / A. Garm, C. D. Derby, J. T. Høeg // Biological Bulletin. – 2004. – N 207. – P. 195-208.

Garm, A. Functional mouthpart morphology of the squat lobster *Munida sarsi*, with comparison to other anomurans / A. Garm, J. T. Høeg // Marine Biology. – 2000. – N 137. – P. 123-138.

Garm, A. Function and functional groupings of the complex mouth apparatus of the squat lobsters *Munida sarsi* Huus and *M. tenuimana* G.O. Sars (Crustacea: Decapoda) / A. Garm, J. T. Høeg // Reference: Biological Bulletin. – 2001. – N 200. – P. 281-297.

Garm, A. Role of maxilla 2 and its setae during feeding in the shrimp *Palaemon adspersus* (Crustacea: Decapoda) / A. Garm, E. Hallberg, J. T. Høeg // Biological Bulletin. – 2003. – N 204. – P. 126-137.

Garm, A. The crustacean integument: setae, setules and other ornamentation / A. Garm, L. Watling // Functional morphology and diversity. The Natural History of the Crustacea (Book 1) / L. Watling et al. (eds.). – Oxford University Press, 2013. – P. 167-198.

Gherardi, F. Behaviour. Chapter 7 / F. Gherardi // Biology of freshwater crayfish / D. M. Holdich (ed.). – Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 541-584.

Ghiselin, M.T. Evolutionary aspects of marine invertebrate reproduction / M.T. Ghiselin // Reproduction of Marine Invertebrates 9; General Aspects: Seeking Unity in Diversity / A. C. Giese, J. S. Pearse, V. B. Pearse (eds.). – Palo Alto and Pacific Grove, California: Blackwell Scientific Publications and The Boxwood Press, 1987. – P. 609-665.

Giménez, A. V. F. Digestive proteinases of *Artemesia longinaris* (Decapoda, Penaeidae) and relationship with molting / A. V. F. Giménez, F.L. Garcia-Carreño, M. A. N. Del Toro, J. L. Fenucci // Comparative Biochemistry and Physiology B- Biochemistry and Molecular Biology. – 2002. – N 132. – P. 593-598.

Giménez, L. El efecto de la salinidad y la biomasa inicial en el desarrollo larval del cangrejo estuarino *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda) / L. Giménez // Dissertation, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, – 2000. – 145 p.

Global Invasive Species Database 2016. [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php (Дата обращения 19.11.16)

Goessmann, C. The formation and maintenance of crayfish hierarchies: Behavioral and self-structuring properties / C. Goessmann, C. Hemelrijk, R. Huber // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 2000. – N 48. –P. 418- 428.

Gonor, S. L. The larval histories of four porcellanid anomurans (Crustacea, Decapoda) from Oregon / S. L. Gonor // PhD thesis, Oregon State University. – 1970. – 126 p.

Gonzalez, R. Shelter and lighting in the intensive rearing of juvenile crayfish (*Pacifastacus leniusculus*, Astacidae) from the onset of exogenous feeding / R. Gonzalez, J. D. Celada, V. Garcia // Aquaculture Research. – 2011. – N 42 (9). – P. 450-456.

Gore, R. H. Molting and growth in Decapod larvae / R. H. Gore // Crustacean Issues 2; Larval Growth / A. M. Wenner (ed.). – Rotterdam: Balkema, 1985. – P. 1-65.

Gosselin T., Sainte-Marie B., Jean-Marie S. Individual identification of decapod crustaceans II: natural and genetic markers in snow crab (*Chionoecetes opilio*) / T. Gosselin, B. Sainte-Marie, S. Jean-Marie // Journal of crustacean biology. – 2007. – N 27 (3). – P. 399–403.

Grellier, K. Use of photo-identification data to quantify mother calf association patterns in bottlenose dolphins / K. Grellier, P. S. Hammond, B. Wilson [et al.] // Canadian Journal of Zoology. – 2003. – N 81. – P. 1421-1427.

Guerao, G. Morphology of the prezoa and first zoea of the deep-sea spider crab *Anamathia rissoana* (Brachyura, Majidae, Pisinae) / G. Guerao, P. Abello // Scientia marina. – 1996. – N 60 (2-3). – P. 245-251.

Guerao, G. Characterization of larval moulting cycles in *Maja brachydactyla* (Brachyura, Majidae) reared in the laboratory / G. Guerao, G. Rotllanta, K. Anger // Aquaculture. – 2010. – N 302 (1-2). – P. 106-111.

Guillermo, G. Morphology of the prezoa and first zoea of the deep-sea spider crab *Anamathia rissoana* (Brachyura, Majidae, Pisinae) / G. Guillermo, A. Pere // Scientia Marina. – 1996. – N 60 (2-3). P. 245-251.

Gurney, R. "Bibliography of the Larvae of Decapod Crustacea" / R. Gurney. – The Ray Society, London, 1939. – 123 p.

Gurney, R. Larvae of decapod Crustacea / R. Gurney. – The Ray Society of London, 1942. – 306 p.

Gydemo, R. The development of noble crayfish, *Astacus astacus*, culture on Gotland, Sweden / R. Gydemo // Freshwater crayfish. – 1995. – N 8. – P. 475-489.

Hale, H. M. The development of two Australian sponge crabs / H. M. Hale // Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. – 1925. – N 50. – P. 405-413.

Hale, H. M. The post-embryonic development of an Australian xanthid crab (*Pilumnus vestitus* Haswell) / H. M. Hale // Records of the South Australian Museum. – 1931. – N 4. – P. 321-331.

Hallberg, E. Chemosensory sensilla in crustaceans / E. Hallberg, M. Skog // Chemical Communication in Crustaceans / T. Breithaupt, M. Thiel (eds.). – Springer, New York, Dordrecht, Heidelberg, London, 2011. – P. 103–122.

Hamasaki, K. A review of kuruma prawn *Penaeus japonicus* stock enhancement in Japan / K. Hamasaki, S. Kitada // Fisheries Research. – 2006. – N 80. – P. 80-90.

Hamasaki, K. Potential of Stock Enhancement for Decapod Crustaceans / K. Hamasaki, S. Kitada // Reviews in Fisheries Science. – 2008. – N 16 (1–3). – P. 164-174.

Hamasaki, K. A review of seed production and stock enhancement for commercially important portunid crabs in Japan / K. Hamasaki, Y. Obata, S. Dan, S. Kitada // Aquaculture International. – 2011. – N 19. – P. 217-235.

Hamr, P. Embryonic and postembryonic development in the Tasmanian freshwater crayfishes *Astacopsis gouldi*, *Astacopsis franklinii* and *Parastacoides tasmanicus tasmanicus* (Decapoda: Parastacidae) / P. Hamr // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. – 1992. – N 43. P. 861-878.

Hanson, J. M. Selective foraging by the crayfish *Orconectes virilis* and its impact on macroinvertebrates / J. M. Hanson, P. A. Chambers, E. E. Prepas // Freshwater Biology. – 1990. – 24 (1). – P. 69-80.

Hargreaves, J. A. Biofloc production systems for aquaculture / J. A. Hargreaves // SRAC. – 2013. – N 4503. – 12 p.

Harlioglu, M. M. A scanning electron microscopic study on the appendage morphology of *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) (Crustacea: Decapoda: Astacoidea) / M. M. Harlioglu // International Journal of Morphology. – 2008. – N 26 (4). – P. 1035-1051.

Harpaz, S. Variability in feeding behavior of the malaysian prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) during the molt cycle (Decapoda, Caridea) / S. Harpaz, D. Kahan, R. Galun // *Crustaceana*. – 1987. – N 52 (1). – P. 53-60.

Hartnoll, R. G. The occurrence, methods and significance of swimming in the Brachyura / R. G. Hartnoll // *Animal Behaviour*. – 1971. – N 19. – P. 34–50.

Hartnoll, R. G. Growth, sexual maturity and reproductive output / R. G. Hartnoll // *Crustacean Issues 3; Factors in adult growth* / A. M. Wenner (ed.). – Rotterdam: Balkema, 1985. – P. 101–128.

Hartnoll, R. G. Growth in Crustacea – twenty years on / R. G. Hartnoll // *Hydrobiologia*. – 2001. – N 449 (1-3). – P. 111-122.

Harvey, A. W. Larval settlement and metamorphosis in the sand crab *Emerita talpoida* (Crustacea: Decapoda: Anomura) / A.W. Harvey // *Marine Biology*. – 1993. – N 117. – P. 575-581.

Hayd, L. A. The moulting cycle of larval Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* reared in the laboratory / L. A. Hayd, K. Anger, W. C. Valenti // *Nauplius*. – 2008. – N 16 (2). – P. 55-63.

Hayns, E. Description of prezoae and stage I zoeae of *Chionoecetes bairdi* and *opilio* (Oxyrhyncha, Oregoninae) / E. Hayns // *Fishery Bulletin*. – 1973. – N 71(3). P. 769-775.

He, J. Comparison of the culture performance and profitability of wild-caught and captive pond-reared Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) juveniles reared in grow-out ponds: Implications for seed selection and genetic selection programs / J. He, X. Wu, J. Li [et al.] // *Aquaculture*. – 2014. – N 434. –P. 48–56.

Hege, V. Plasticity in coloration as an antipredator strategy among zooplankton / V. Hege, S. Kaartvedt // *Limnology & Oceanography*. – 2006. – N 51 (4). P. 1931-1934

Helliwell, J. R. The structural chemistry and structural biology of colouration in marine crustacean / J. R. Helliwell // *Crystallography Reviews*. – 2010. – N 16. – P. 231-242.

Helluy, S. M. Stages in the embryonic development of the American lobster *Homarus americanus* with special emphasis on its nervous system / S. M. Helluy, B. S. Beltz // *Frontiers in Crustacean Neurobiology. Advances in Life Sciences* / K. Wiese, W.D. Krenz, J. Tautz [et al.] (eds). – Basel: Birkhäuser, 1990. – P. 530-536.

Helluy, S. M. Embryonic development of the american lobster (*Homarus americanus*): quantitative staging and characterization of an embryonic molt cycle / S. M. Helluy, B. S. Beltz // *Biological Bulletin*. – 1991. – N 180 (3). – P. 355–371.

Herborg, L.-M. Spread of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards) in Continental Europe: analysis of a historical data set / L.-M. Herborg, S. P. Rushton, A. S.

Clare, M. G. Bentley // *Hydrobiologia*. – 2003. – N 503. – P. 2128.

Hernandez, J. E. Lecithotrophy in larval development of *Tunicotheres moseri* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae) / J. E. Hernandez, J. Bolanos, L. Galindo [et al.] // *Bol. Cent. Invest. Biol. (Maracaibo)*. – 2008. – N 42 (1). – P. 135-142.

Herring, P. J. Light, colour and vision in the ocean. / P. J. Herring // *Oceanography, an illustrated guide* / C. P. Summerhayes, S. A. Thorpe (eds). – London. Manson Publishing, 1996. – P. 212-227.

Hill, A. M. Multi-trophic level impact of sublethal interactions between bass and omnivorous crayfish / A. M. Hill, D. M. Lodge // *Journal of the North American Benthological Society*. – 1995. – N 14. – P. 306-314.

Hill, B. J. Preferences and amount of food eaten by the prawn *Penaeus esculentus* over the moult cycle / B. J. Hill, T. J. Wassenberg // *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. – 1992. – N 43. – P. 727-735.

Hobbs, H. H. Decapoda / H. H. Hobbs // *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* / J. H. Thorp, A. P. Covich (eds). – New York: Academic Press, 1991. – P. 823-858.

Hodgson, E. S. Electrophysiological studies of arthropod chemoreceptors. III Chemoreceptors of terrestrial and freshwater arthropods / E. S. Hodgson // *Biological Bulletin (Wood's Hole)*. – 1958. – N 115. – P. 114-125.

Høeg, J. T. Scanning electron microscopy of mouth appendages in six species of barnacles (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) / J. T. Høeg, E.S. Karnick, A. Frølander // *Acta Zoologica*. – 1994. – N 75. – P. 337-357.

Hofmann, J. Die Flubkrebse: biologie, haltung und wirtschaftliche Bedeutung / J. Hofmann. – Hamburg: Paul Parey, 1980. – 110 p.

Hogger, J. B. Ecology, Population Biology and Behaviour / J. B. Hogger // *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation* / D. M. Holdich, R. S. Lowery (eds). – Chapman and Hall, London, 1988. – P. 114-144.

Holdich, D. M. Biology of freshwater crayfish / D. M. Holdich (ed.). – UK, Oxford: Blackwell Science, 2002. – 702 p.

Holdich, D. M. Background and functional morphology / D. M. Holdich // *Biology of Freshwater Crayfish* / D. M. Holdich (ed.). – UK, Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 635-670.

Holdich, D. M. Freshwater crayfish. Biology, management and exploitation / D. M. Holdich, J. K. Lowery (eds). – Croom Helm, London and Sydney, 1988. 480 p.

Holdich, D. M. Functional morphology and anatomy / D. M. Holdich, I. D. Reeve // Freshwater crayfish. Biology, management and exploitation / D. M. Holdich, J. K. Lowery (eds.). – Croom Helm, London and Sydney, 1988. – P. 11-51.

Holmquist, J. G. The Functional morphology of gnathopods: importance in grooming, and variation with regard to habitat, in Talitroidean Amphipods / J. G. Holmquist // Journal of Crustacean Biology. – 1982. – N 2 (2). P. 159-79.

Holthuis, L. B. Nomenclature and taxonomy / L. B. Holthuis, P. K. L. Ng // Freshwater Prawns: Biology and Farming / M. B. New, W. C. Valenti, J. H. Tidwell [et al.] (eds.). – Wiley-Blackwell Oxford, UK, 2009. – P. 12-17.

Holthuis, L. B. The freshwater crayfish of New Guinea / L. B. Holthuis // Freshwater Crayfish. – 1986. – N 6. – P. 48-58.

Hong, S. Y. The prezoal stage in various decapod crustaceans / S. Y. Hong // Journal of Natural History. – 1988. – N 22. – P. 1041-1075.

Hopkins, P. M. Growth and regeneration patterns in the fiddler crab, *Uca pugilator* / P.M. Hopkins // Biological Bulletin. – 1982. – N 163. – P. 301–319. Цит. по Karplus et al., 1989.

Horn, A. C. M. Morfologia setal de *Parastacus brasiliensis* (von Martens) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) / A. C. M. Horn, L. Buckup // Revista Brasileira de Zoologia. 2004. – N 21(4). – P. 765-768.

Horst, M. The crustacean integument. Morphology and biochemistry / M. Horst, J. Freeman (eds). – CRC Press, Boca Raton, Florida, 1993. – 231 p.

Horton H. The shrimp genus *Atya* (Decapoda: Atyidae) // H. Horton, Jr. C. W. Hobbs, Jr. Hart / Smithsonian Contributions to Zoology. – 1982. – N 364. – 143 p.

Hoy, S. R. Genetic markers validate using the natural phenotypic characteristics of shed feathers to identify individual northern goshawks *Accipiter gentilis* / S. R. Hoy, R. E. Ball, X. Lambin [et al.] // Journal of Avian Biology. – 2016. – N 47(3). – P. 443-447.

Huner, J. V. Biology, fisheries, and cultivation of freshwater crawfishes in the U.S. / J. V. Huner // Reviews in Aquatic Sciences. – 1990. – N 2 (2). – P. 229-254.

Huner, J. V. *Procambarus* / J. V. Huner // Biology of Freshwater Crayfish / D. M. Holdich (ed). – Blackwell Scientific Press, Oxford, 2002. – P. 541-584.

Huner, J. V. Red swamp crawfish: biology and exploitation / J. V. Huner, J. E. Barr // Louisiana sea grant college program, Centr for Wetland resources, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana. – 1984. – 136 p.

Huner, J. V. Red swamp crawfish: biology, culture, and exploitation / J. V. Huner, L. E. Barr // Louisiana State University Sea Grant College System, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, – 1991. – 148 p.

Huner, J. V. Observations on the molt cycle of two species of juvenile shrimp, *Penaeus californensis* and *Penaeus stylirostris* (Decapoda, Crustacea) / J. V. Huner, L. B. Colvin // Proceedings of the National Shellfisheries Association. – 1979. – N 69. – P. 77-84.

Huxley, T. H. The Crayfish / T. H. Huxley // An introduction to the Study of Zoology / K. Paul [et al.] (eds.). – London, 1880. – 371 p.

Ilheu, M. Shelter use of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in dry season stream pools / M. Ilheu, P. Asquistapace, C. Benvenuto // Archiv fur Hydrobiologie. – 2003. – N 157 (4). – P. 535-546.

Ilhau, M. Impact on the aquatic invertebrates and macrophyte communities by red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) An enclosure study in the south of Portugal / M. Ilhau, P. Guilherme, J. M. Bernardo // 13-th Inter. Symp. International Association of Astacology August 6-12, Australia. – 2000. – P. 36.

Ingle, R. W. Larval stages of the Northeastern Atlantic crabs. An illustrated key / R. W. Ingle. – Chapman and Hall, London, 1992. – 363 p.

Ituarte, R. B. Effects of salinity on embryonic development of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) cultured in vitro / R. B. Ituarte, E. D. Spivak, K. Anger // Invertebrate Reproduction and Development. – 2005. – N 47 (3). – P. 213–223.

Jacques, F. The setal system of crustaceans: types of setae, groupings, and functional morphology / Jacques F. // Crustacean Iss. 6; Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea / B. E. Felgenhauer, L. Watling, A. B. Thistle (eds.). – Rotterdam: Balkema, 1989. – P. 1-13.

Jaszkowiak, K. The mouth apparatus of *Lithodes maja* (Crustacea: Decapoda) – form, function and biological role / K. Jaszkowiak, J. Keiler, C. S. Wirkner, S. Richter // Acta Zoologica (Stockholm). – 2015. – N 96 (4). – P. 401-417.

Jeffs, A. Status and challenges for advancing lobster aquaculture / A. Jeffs // Journal of the Marine Biological Association of India. – 2010. – N 52. – P. 320-326.

Jensen, G. C. Biennial reproductive cycle of blue king crab, *Paralithodes platypus*, at the Pribilof Islands, Alaska and comparison to a congener *Paralithodes camtschatica* / G. C. Jensen, D. A. Armstrong // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1989. – P. 46 (6). – P. 932-940.

Jinbo, T. Effect of water temperature on survival, development and feeding of larvae of the horsehair crab *Erimacrus isenbeckii* (Crustacea, Decapoda, Brachyura) reared in the laboratory / T. Jinbo, K. Hamasaki, M. Ashidate // Nippon Suisan Gakkaishi. – 2007. – N 73 (6). – P. 1081–1089.

Jinbo, T. Effects of n-3 highly unsaturated fatty acid content in *Artemia* on survival and development of laboratory-reared horsehair crab *Erimacrus isenbeckii* larvae / T. Jinbo, K. Hamasaki, M. Ashidate // Fisheries Science. – 2013. – N 79 (3). – P. 459-467.

Johnsen, S. Cryptic coloration and mirrored sides as camouflage strategies in near-surface pelagic habitats: Implications for foraging and predator avoidance / S. Johnsen, H. M. Sosik // Limnology & Oceanography. – 2003. – N 48 (3). P. – 1277-1288.

Johnsen, S. Hidden in Plain Sight: The Ecology and Physiology of Organismal Transparency / S. Johnsen // Reference: Biological Bulletin. – 2001. – N 201. – P. 301-318.

Johnsen, S. The red and the black: bioluminescence and the color of animals in the deep sea / S. Johnsen // Integrative and Comparative Biology. – 2005. – N 45. – P. 234-246.

Johnston, D. J. Functional morphology of the mouthparts and alimentary tract of the slipper lobster *Thenus orientalis* (Decapoda: Scyllaridaem) / D. J. Johnston // Marine and Freshwater Research. – 1999. – N 50. P. 213–223.

Jones, C. M. Production of juvenile redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus* (von Martens) (Decapoda, Parastacidae) I. Development of hatchery and nursery procedures / C. M. Jones // Aquaculture. – 1995. – N 138. – P. 221-238.

Jørgensen, L. L. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Paralithodes camtschaticus* [Электронный ресурс] / L. L. Jørgensen // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS. – 2013. – Режим доступа: www.nobanis.org, (Дата обращения: 19.12.2018).

Jørgensen, L. L. The Invasive History, Impact and Management of the Red King Crab *Paralithodes camtschaticus* off the Coast of Norway / L. L. Jørgensen, E. M. Nilssen // Wrong Place - Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, vol 6. / B. Galil, P. Clark, J. Carlton (eds). – Springer, Dordrecht, – 2011. – P. 521-536.

Jover, M., J. Effect of feeding cook-extruded diets, containing levels of protein, lipid and carbohydrate on growth of red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) / M. Jover, J. Fernandez-Carmona, M. C. Del Rio, M. Soler // Aquaculture. – 1999. – N 178. – P. 127-137.

Jrvekulg, A. Joevahk Eestis: Biologia ja toenduslik tahtsus / A. Jrvekulg. – Tartu, 1958. – 185 p.

Junior, E. A. B. Morphology of juvenile phase of *Achelous spinimanus* (Latreille, 1819) (Crustacea, Decapoda, Portunidae) reared in laboratory / E. A. B. Junior, M. L. N. Fransozo // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 2016. – N 96 (3). – P. 615–631.

Jussila J. Physiological responses of Astacid and Parastacid crayfishes (Crustacea:

Decapoda) to conditions of intensive culture / J. Jussila // Doctoral dissertation. Faculty of Natural and Environmental Sciences of the University of Kuopio for public examination in Auditorium L21, Snellmania building, University of Kuopio. – 1997. – 140 p.

Kaestner, A. Invertebrate Zoology. Vol. III. Crustacea / A. Kaestner. – New York Interscience Publ, 1980. – 523 p.

Karaman, M. S. Sladkowodni racovi Jugoslavije / M. S. Karaman // Bibliogr. Jugosl. – 1963. – N 14 (15). – P. 1-33.

Karen, A. Morphological and Physiological Identification of Chelar Sensory Structures in the Hermit Crab *Pagurus hirsutiusculus* (Decapoda) / A. Karen // Journal of Crustacean Biology. – 1993, – N 13 (1). – P. 95-110.

Karplus, I. Effects of kinship and shelters on growth and survival of juvenile Australian redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) / I. Karplus, A. Barki, T. Levi [et al.] // 10th Int. Symp. on Freshwater crayfish. – Louisiana State University printing office, Baton rouge, LA (USA), 1995. – P. 494-505.

Karplus, I. Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii* I. The effect of claw ablation on survival and growth of communally raised prawns / I. Karplus, E. Samsonov, G. Hulata, A. Milstein // Aquaculture. – 1989. – N 80. – P. 325-335.

Keller, M. M. Finding a profitable population density in rearing summerlings of European crayfish *Astacus astacus* L. / M. Keller // Freshwater Crayfish. – 1988. – N 7. – P. 259-266.

Keller, M. M. Is it sensible to farm *Astacus astacus* in small containers? / M. M. Keller // Freshwater crayfish. – 1995. – N 8. P. 490-494.

Keller, M. M. Yield experiments with freshwater crayfish *Astacus astacus* (L.) in aquaculture / M. M. Keller, M. Keller // Freshwater crayfish. – 1995. – N 10. – P. 506-511.

Kendall, R. A. Effects of chelae immobilization on growth and survivorship for individually and communally raised lobsters *Homarus americanus* / R. A. Kendall, J. S. Van Olst, J. M. Carlberg // Aquaculture. – 1982. – N 29. – P. 359-372. Цит. по Karplus et al., 1989.

Kent, M. Consumption and digestion of suspended microbes by juvenile Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* / M. Kent, C. L. Browdy, J.W. Leffler // Aquaculture. – 2011. – N 319. – P. 363-368.

Kim, C. H. Complete larval development of *Eriocheir japonica* De Haan (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) reared in the laboratory / C.H. Kim, S. G. Hwang // Korean Society of Systematic Zoology – 1990. – N 33 (4). – P. 411-427.

Kim, S. K. Effect of biofloc on the survival and growth of the postlarvae of three penaeids (*Litopenaeus vannamei*, *Fenneropenaeus chinensis*, and *Marsupenaeus japonicus*) and

their biofloc feeding efficiencies, as related to the morphological structure of the third maxilliped / S.K. Kim, Q. Guo, I. K. Jang // *Journal of crustacean biology*. – 2015. – N 35 (1). – P. 41-50.

Kim, G. B. Damage to grass shrimp (*Palaemonetes pugio*) embryo DNA by summer sunlight followed by DNA repair in the dark / G. B. Kim, R. F. Lee, D. L. Mitchell // *Marine Biology*. – 2000 – N 137 (4). – P. 675-682.

Kitada, S. Genetic effects of long-term stock enhancement programs / Kitada, S., Shishidou, H., Sugaya, T. [et al.] // *Aquaculture*. – 2009. – N 290. – P. 69-79.

Kittaka, J. Settlement by the glaucothoe of king crabs, genus *Paralithodes* / J. Kittaka, B. Stevens // *Fisheries Science* 2002 – N 68 (1). – P. 401-404.

Kittaka, J. Larval and postlarval culture of king crabs (*Paralithodes camtschaticus* and *P. brevipes*) / J. Kittaka, B. G. Stevens, S. Teshima, M. Ishikawa // *Crab 2001. Crabs in cold water regions: bio., manag., econ.. Abstr. Alaska Sea Grant College Progr. Fairbanks: Univ. of Alaska, 2001.* – P. 21.

Kobayashi, S. Settlement and upstream migration of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) / S. Kobayashi // *Ecology and Civil Engineering*. – 1998. – N 1 (1). P. 21-31.

Kobayashi, S. Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan): a review / S. Kobayashi // *Japanese Journal of Benthology*. – 1999. – N 54. – P. 24-35.

Kobayashi, S. Dietary preferences of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* in a river and adjacent seacoast in north Kyushu, Japan / S. Kobayashi // *Plankton and Benthos Research*. – 2009. – N 4 (2). – P. 77-87.

Kobayashi, S. 2011. Growth patterns of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) in its river phase in Fukuoka prefecture, Japan / S. Kobayashi // *Journal of Crustacean Biology*. – 2011. – N 31 (4). – P. 653–659.

Kobayashi, S. Migration process of megalopae of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) from open sea to Tidal river / S. Kobayashi, M. V. Archdale // *Estuaries and Coasts*. – 2016. – N 39 (3). – P. 846-854.

Kobayashi, S. Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) in its marine phase / S. Kobayashi, S. Matsuura // *Benthos Research*. – 1995a. – N 49. – P. 15-28.

Kobayashi, S. Population structure of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) clinal variations in size of maturity / S. Kobayashi, S. Matsuura // *Crustacean Research*. – 1995b. – N 24. – P. 128-136.

Kobayashi, S. Process of growth, migration, and reproduction of middle- and large-sized Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (de Hann) in a small river and its adjacent sea coast / S. Kobayashi, S. Matsuura // *Benthos Research*. – 2003. – N 58 (2). – P. 15-28.

Koksal, G. *Astacus leptodactylus* in Europe / G. Koksal // Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation / D. M. Holdich, R. S. Lowery (eds). – Croom Helm, London, 1988. – P. 365-400.

Komai, T. Advanced larval development of *Pandalopsis japonica* Balss, 1914 (Decapoda, Caridea, Pandalidae) reared in the laboratory / T. Komai, T. Mizushima // Crustaceana. – 1993. – N 64. – P. 24-39.

Kon, T. Distribution on snow crab, *Chionoecetes* spp., larvae of Wakasa Bay in Sea of Japan / T. Kon, T. Adachi, Y. Suzuki // Fisheries Science. – 2003. – N 69. – P. 1109-1115.

Kongkeo, H. Cultured Aquatic Species Information Programme. *Penaeus monodon*. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [Электронный ресурс] / H. Kongkeo // – Режим доступа: http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Penaeus_monodon/en (Дата обращения 11.05.18).

Konishi, K. Larval development of spiny of sand crab *Lophomastix japonica* (Durufle, 1889) (Crustacea, Anomura, Albuneidae) under laboratory conditions / K. Konishi // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. – 1987. – N 32 (1/2). – 123-139.

Konishi, K. Notes on the prezoa stage of decapod crustaceans / K. Konishi, R. Quintana // Aquabiology. – 1987. – N 52. P. 372-378.

Korn, O. M. A reexamination of adults and larval stages of *Diogenes nitidimanus* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Diogenidae) / O. M. Korn, E.S. Kornienko, T. Komai // Zootaxa. – 2008. – N 1693. P. 1-26.

Kossakowski, J. Raki / J. Kossakowski. – Warszawa, 1966. – 292 p.

Kovatcheva, N. P. Early life history stages of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815): biology and culture. Moscow / N.P. Kovatcheva, A.B. Epelbaum, A.V. Kalinin, R. R. Borisov, R. O. Lebedev – M. VNIRO Publishing, 2006. – 116 p.

Kunze, J. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill in the hermit crabs *Clibanarius taenitua* (Milne Edwards), *Clibanarius virescens* (Krauss), *Paguristes squamousus* McCulloch and *Dardanus setifer* (Milne-Edwards) (Anomura: Paguridea) / J. Kunze, D. Anderson // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. – 1979. – N 30. – P. 683–722.

Kunze, H. B. Field test of the behavioral regulation of larval transport / H. B. Kunze, S. G. Morgan, K. M. Lwiza // Marine Ecology Progress Series. – 2013. – N 487. – P. 71-87.

Kurata, H. The larval stages of *Paralithodes brevipes* (Decapoda. Anomura) / H. Kurata // Bulletin Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory. – 1956. – N 14. – P. 25-34.

Kurata, H. The post-embryonic development of the prawn, *Pandalus kessleri* / H. Kurata // Bulletin Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory. – 1955. – N 12. – P. 1-15.

Kurata, H. Studies on the larva and post-larva of *Paralithodes camtschutica*. II. Feeding habits of the zoea / H. Kurata // Bulletin Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory. – 1960. – N 21. – P. 1-8.

Kurata, H. Larvae of Decapoda Crustacea of Hokkaido 1. Atelecyclidae (Atelecyclinae) / H. Kurata // Bulletin Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory. – 1963a. – N 27. – P. 13-24.

Kurata, H. Larvae of Decapoda Crustacea of Hokkaido. 2. Majidae (Pisinae) / H. Kurata // Bulletin Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory. – 1963b. – N 27. – P. 25-30.

Kurup, N. G. The intermolt cycle of an anomuran, *Petrolisthes cinctipes* Randall Crustacea-Decapoda / N. G. Kurup // Biol. Bull. Wood's Hole. – 1964. – N 127. – P. 97-107.

Lai H.-T., Shy J.-Y., Yu H.-P. Morphological observation on the larvae *Eriocheir japonica* (de Haan) (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory / H.-T. Lai, J.-Y. Shy, H.-P. Yu // Journ. of Fishing Society of Taiwan. – 1986. – N 13 (2). P. – 12-21.

Latscha. T. The role of astaxanthin in shrimp pigmentation / T. Latscha // Advances in tropical aquaculture. – 1989. – N 9. – P. 319-325.

Laurent, P. J. Les acrivisses en France / P. J. Laurent, M. Suscillon // Ann. de la Station Centr. d'Hydrobiol. Appliq. – 1962. – N 9. – P. 335-395.

Lavalli, K. L. Functional morphology of the mouthparts of juvenile lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae), and comparison with the larval stages / K. L. Lavalli, J. R. Factor // Journal of Crustacean Biology. – 1992. – N 12 (3). – P. 467-510.

Laverack, M. S. A comparison of beating parameters in larval and post-larval locomotor systems of the lobster *Homarus gammarus* (L.) / M. S. Laverack, D. L. Macmillan, D. M. Neil // Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences. – 1976. – N 274 (929). – P. 87-99.

Lawrence, C. *Cherax* / C. Lawrence, C. Jones // Biology of Freshwater Crayfish / D. M. Holdich (ed). – Blackwell Scientific Press, Oxford, 2002. – P. 635-670.

Lawton, P. Postlarval, juvenile, adolescent, and adult ecology / P. Lawton, K. L. Lavalli // Biology of the Lobster *Homarus americanus* / J.R. Factor (ed.). – San Diego, CA: Academic Press, 1995. – P. 47-88.

Leber K. M. Stock Enhancement and Sea Ranching: Developments, Pitfalls and Opportunities / K. M. Leber, S. Kitada, H. L. Blankenship [et al.] (eds). – Blackwell, Oxford, 2004. – 562 p.

Lehti-Koivunen, S. L. Effect of temperature acclimation in the crayfish *Astacus astacus* L. on the locomotor activity during a cyclic temperature change / S. L. Lehti-Koivunen, L. A. Kivivuori // Journal of Thermal Biology. – 1994. – N 19. – P. 299-304.

Ling, S. W. Methods of rearing and culturing *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) / S. W. Ling // FAO World Scientific Conference on the Biology and Culturing of Shrimps and prawns (Mexico), – 1967. – 31 p.

Ling, S. W. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) / S.W. Ling // FAO Fisheries Report. – 1969. – N 57 (3). – P. 589–606.

Ling, S. W. Notes on the life and habits of the adults and larval stages of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) / S. W. Ling, A.B.O. Merican // Proceedings of the Indo-Pacific Fisheries Council, FAO, Bangkok, 1961. – N 9 (2). – P. 55-60.

Lipcius W. F., Herrnkind W. F. Molt cycle alterations in behavior, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus* / W. F. Lipcius, W. F. Herrnkind // Marine Biology. – 1982. – N 68 (3). P. 241-252.

Lockwood, A. P. M. Aspects of the physiology of Crustacea / A. P. M. Lockwood – Freeman, San Francisco, 1968. – 328 p.

Lodge, D. M. Effects of an omnivorous crayfish (*Orconectes rusticus*) on a freshwater littoral food web / D. M. Lodge, M. W. Kershner, J. E. Aloï [et al.] // Ecology. – 1994. – N 75 (5). – P. 1265-1281.

Loher, T. Effects of habitat complexity and relative larval supply on the establishment of early benthic phase red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) populations in Auke Bay, Alaska / T. Loher, D. A. Armstrong // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2000. – N 245. – P. 83-109.

Long, W. Effects of ocean acidification on juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) and tanner crab (*Chionoecetes bairdi*) growth, condition, calcification, and survival / W. Long, K. Swiney, C. Harris [et al.] // PloS one. – 2013. – N 8 (4). – :e60959

Lovrich G.A., Sainte-Marie B. Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O.Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment / G.A. Lovrich, B. Sainte-Marie // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1997. – N 211. – P. 225-245.

Loya-Javellana, G. N. Developmental trends in the mouthparts during growth from juvenile to adult of the tropical freshwater crayfish, *Cherax quadricarinatus* von Martens, 1868 (Decapoda: Parastacidae) / G. N. Loya-Javellana, D. R. Fielder // Invertebrate Reproduction and Development. – 1997. – N 32 (2). – P. 167-175.

Luquet, G. Comparative Ultrastructure and Carbohydrate Composition of Gastroliths from Astacidae, Cambaridae and Parastacidae Freshwater Crayfish (Crustacea, Decapoda) / G. Luquet, M. S. Fernández, A. Badou // Biomolecules. – 2013. – N 3. – P. 18-38.

Lyons C., Eckert G., Stoner A. W. Influence of temperature and congener presence on habitat preference and fish predation in blue (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850) and red (*P. camtschaticus* Tilesius, 1815) king crabs (Anomura: Lithodidae) / C. Lyons, G. Eckert, A. W. Stoner // *Journal of Crustacean Biology*. – 2016. – N 36 (1). – P. 12-22,

MacGinitie, G. E. Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska / G. E. MacGinitie // *Smithsonian miscellaneous collections*. – 1955. – N 128 (9). – 201 p.

McMahon, B. R. Physiological adaptation to environment. Chapter 9 / B. R. McMahon // *Biology of freshwater crayfish* / D. M. Holdich (ed.). – UK, Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 327-376.

MacMillan, D. L. A quantitative analysis of exopodite beating in the larvae of the lobster *Homarus gammarus* (L.) / D. L. MacMillan, D. Neil, M. S. Laverack // *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*. – 1976. – N 274 (929). – P. 69-85.

Magnum, C. P. Physiological aspects of molting in the blue crab *Callinectes sapidus*. / C. P. Magnum // *American Zoologist*. – 1992. – N 32. – P. 459-469.

Mann, D. I. Stocking density and artificial habitat influence stock structure and yield from intensive nursery systems for mud crabs *Scylla serrata* (Forsskål, 1775) / D. I. Mann, T. Asakawa, B. Kelly, T. Lindsay // *Aquaculture Research*. – 2007. – N 38. – P. 1580-1587.

Manor, R. Intensification of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* culture II. Growout in a separate cell system / Manor R., Segev R., Leibovitz M.P. [et al.] // *Aquacultural Engineering*. – 2002. – N 26. – P. 263-276.

Mantelatto, F. L. M. Natural feeding activity of the crab *Callinectes ornatus* (Portunidae) in Ubatuba Bay (São Paulo, Brazil): influence of season, sex, size and molt stage / F. L. M. Mantelatto, R. A. Christofoletti // *Marine Biology*. – 2001. – N 138. – P. 585-594.

Mariappan, P. Decapod crustacean chelipeds: an overview / P. Mariappan, C. Balasundaram, B. Schmitz // *Journal of Biophysical Chemistry*. – 2009. – N 1. – P. 1-13.

Marshall, S. Cannibalism in juvenile blue-swimmer crabs *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1766): Effects of body size, moult stage and refuge availability / S. Marshall, K. Warburton, B. Paterson, D. Mann // *Applied Animal Behaviour Science*. – 2005. – N 90. – P. 65-82.

Martin J. W., Abele L. G. External morphology of the genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae) / J. W. Martin, L. G. Abele // *Smithsonian Contributions to Zoology*. – 1988. – N 453. – P. 1-46.

Martin, J.W. Phylogenetic significance of the brachyuran megalopa: evidence from the Xanthidae / J. W. Martin // *Symposia of the Zoological Society of London 59; Aspects of*

Decapod Crustacean Biology / A.A. Fincham, P.S. Rainbow (eds). – Oxford: Clarendon Press, 1988. – P. 69-102.

Masser, M. P. Australian red claw crayfish / M. P. Masser, D. B. Rouse // Southern Regional Aquaculture Center. – 1997. – N 244. – P. 1-8.

Matsuura, S. Longevity of red king crab, *Paralithodes camtschatica*, revealed by long-term rearing study / S. Matsuura, K. Takeshita // Proc. Internat. Symp. on King and Tanner crabs. – Anchorage, AK, USA, 1990. – P. 181-188.

Mazlum, Y. Effects of feeding interval on growth, survival and body composition of narrowclawed crayfish, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 juveniles / Y. Mazlum, O. Güner, S. Şirin // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2011. – N 11. – P. 283-289.

McClain, W. R. *Procambarus clarkii*. Cultured Aquatic Species Information Programme [Электронный ресурс] / W. R. McClain, R. P. Romaine // FAO Fisheries and Aquaculture Department. Rome. Updated 13 January 2007. Режим доступа: <http://www.fao.org>. – (Дата обращения: 11.05.2018).

McConaughy, J. R. Nutrition and larval growth. / J. R. McConaughy // Crustacean Issues 2; Larval Growth / A. M. Wenner (ed.). – Rotterdam: Balkema, 1985. – P. 127-154.

McDiarmid, A. B. Conservation of unique patterns of body markings at ecdysis enables identification of individual spiny lobster, *Jasus edwardsii* / A. B. McDiarmid, M. D. Oliver, R. A. Stewart, D. Gopal // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. – 2005. – N 39 (2). – P. 551-555.

McLay, C. L. Moulting and growth in Brachyura / C. L. McLay // The Crustacea, Treatise on Zoology - Anatomy Taxonomy, Biology. – 2015. – N 9 (2). – P. 245-316.

McMurray, G. Distribution of larval and juvenile red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) in Bristol Bay / G. McMurray, A. H. Vogel, P. A. Fishman [et al.] // Outer Continental Shelf Environmental Assessment Program. Report No. 53. NOAA Office of Marine Pollution Assessment. Alaska Office, Anchorage, AK, 1986. – P. 267-477.

McNamara, J. C. Adaptive color change and the molecular endocrinology of pigment translocation in crustacean chromatophores / J. C. McNamara, S. R. Milograna // The Natural History of the Crustacea. V. 4. Physiology / E. S. Chang, M. Thiel (eds). – Oxford University Press, 2015. – P. 68–102.

McNamara, J. C. Respiratory metabolism of *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann) zoea during the moulting cycle from eclosion to first ecdysis / J. C. McNamara, G. S. Moreira, P. S. Moreira // Biological Bulletin. – 1980. – N 159 (3). – P. 692-699.

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

McWilliam, P. S. Evolution in the phyllosoma and puerulus phases of the spiny lobster genus *Panulirus* White / P. S. McWilliam // *Journal of Crustacean Biology*. – 1995. – N 15 (3). – P. 542-557.

Mellendre, P. M. Effects of stage 2 juvenile removal frequency on final survival rates in artificial incubation of crayfish eggs (*Pacifastacus leniusculus* Dana, Astacidae) / P. M. Mellendre, J. D. Celada, J. M. Carral [et al.] // *Journal of Shellfish Research*. – 2007. – N 26. – P. 201-203.

Mercy, T. V. A. Observations on the preference of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) to different substrate / T. V. A. Mercy, T. M. Sankaran // *Proc. Nat. Symp. On fresh water prawns – (Macrobrachium sp.)*. December, 12-14 1990. – Cochin, India, 1992. – P. 127–129.

Mikami, S. Moulting behaviour responses of bay lobster, *Thenus orientalis*, to environmental manipulation / S. Mikami // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. – 2005. – N 39. – P. 287–292.

Mikami, S. Functional morphology and cytology of the phyllosomal digestive system of *Ibacus ciliatus* and *Panulirus japonicus* (Decapoda, Scyllaridae and Palinuridae) / S. Mikami, J. G. Greenwood, F. Takashima // *Crustaceana*. – 1994. – N 67. – P. 212-225.

Mikami, S. Effects of starvation upon survival, growth and molting interval of the larvae of the spiny lobster *Panulirus japonicus* (Decapoda, Palinuridea) / S. Mikami, F. Takashima // *Crustaceana*. 1993. – N 64. –P. 137-142.

Minagawa, M. Effects of photoperiod on survival, feeding and development of larvae of the red frog crab, *Ranina ranina* / M. Minagawa // *Aquaculture*. – 1994. – N 120. – P. 105-114.

Minagawa, M. Larval feeding rhythms and food consumption by the red frog crab *Ranina ranina* (Decapoda, Raninidae) under laboratory conditions / M. Minagawa, M. Murano // *Aquaculture*. – 1993. – N 113 (3). P. 251-260.

Miner, B. G. Postlarval chromatophores as an adaptation to ultraviolet radiation / B. G. Miner, S. G. Morgan, J. R. Hoffman // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2000. – N 249 (2). – P. 235–248.

Mirera, D. O. Comparative performance of wild juvenile mud crab (*Scylla serrata*) in different culture systems in East Africa: Effect of shelter, crab size and stocking density / D. O. Mirera, P. O. Moksnes // *Aquaculture International*. – 2015. – N 23. – P. 155-173.

Moksnes, P. O. The relative importance of habitat-specific settlement, predation and juvenile dispersal for distribution and abundance of young juvenile shore crabs *Carcinus maenas*

L. / P. O. Moksnes // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2002. – N 271. – P. 41-73.

Møller, H. Cannibalism contributes significantly to the diet of cultured sand crabs, *Portunus pelagicus* (L): A dual stable isotope study / H. Møller, S. Y. Lee, B. Paterson, D. Mann // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2008. – N 361. – P. 75-82.

Montu, M. Larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards (Decapoda: Grapsidae) reared in the laboratory / M. Montu, K. Anger, S. D. Bakker // Helgoländer Meeresunters. – 1996. – 50. – P. 223-252.

Montu, M. Variability in the larval development of *Metasesarma rubripes* (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory / M. Montu, K. Anger, C. D. Bakker // Nerítica, Pontal Do Sul (Brazil). – 1990. – N 5. – P. 113-118.

Moore, P. A. Agonistic behavior in freshwater crayfish: the influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance / P. A. Moore // Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms / J. E. Duffy, M. Thiel (eds). – Oxford University Press, Oxford, 2007. P. 90-114

Morales, V. Levantamiento larvario de camarones penaeidos / V. Morales // Cartilla Pradepesca, 1993. – 38 p.

Morgan, S. G. Survival of marine larvae under the countervailing selective pressures of photodamage and predation / S. G. Morgan, J. H. Christ // Limnology & Oceanography. – 1996. – N 41 (3). – P. 498-504.

Morita, J. Morphological observation on the development of *Eriocheir japonicus* De Haan / J. Morita // Zoological Magazine. – 1974. – N 83. P. 24-81.

Motoh, H. Laboratory-reared zoeae and megalopae of Zuwai crab from the sea of Japan / H. Motoh // Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish – 1973. – N 39 (12). – P. 1223-1230.

Motoh, H. The larval stages of the genus *Chionoecetes*, *C. opilio* and *C. japonicus*, reared in the laboratory / H. Motoh // Proc. Intern. Symp. genus Chionoecetes. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-82-10, Fairbanks, 1982. – P. 119-136.

Müller, F. Für Darwin / F. Müller. – Leipzig: Engelmann 1864. – 91. p.

Muller, H. Die Flubkrebse / Muller, H. – Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemann Verlag., 1973. – 73 p.

Murakami, K. Aspect of the technology of phyllosoma rearing and metamorphosis from phyllosoma to puerulus in the Japanese spiny lobster *Panulirus japonicus* reared in the laboratory / K. Murakami, T. Jinbo, K. Hamasaki // Bulletin of Fisheries Research Agency. – 2007. – N 20. – P. 59-67.

Murphy, N. P. Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development / N. P. Murphy, C. M. Austin // *Zoologica Scripta*. – 2005. – N 34. – P. 187-197.

Nair, K. K. C. Experimental studies on the cannibalistic habit of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) / K. K. C. Nair, M. Branislav, H. Rosenthal, K. V. Jayalakshmy // *Proceedings of the fourth Indian fisheries forum, november, 24-28 1996*. – Kochi, Kerala, 1999. – N 227-232.

Nakanishi, T. The effect of temperature on growth, survival and oxygen consumption of larvae and post-larvae of *Paralithodes brevipes* (Decapoda: Anomura) / T. Nakanishi // *Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.* – 1981. – N 32. – P. 49-56.

Nakanishi, T. Rearing conditions of eggs, larvae, and postlarvae of king crab *Paralithodes camtschaticus* // *Bulletin Japan Sea National Fisheries Research Institute*. – 1987. – N 37. P. 57-161.

Naranjo-Paramo, J. Effect of stocking density on growth, survival and yield of juvenile redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae) in gravel-lined commercial nursery ponds / J. Naranjo-Paramo, A. Hernandez-Llamas, H. Villarreal // *Aquaculture*. – 2004. – N 242. P. 197-206.

Naylor, E. Orientation and navigation in coastal and estuarine zooplankton / E. Naylor // *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. – 2006. – N 39. – P. 13-24.

Neil, D. M. The structure and function of thoracic exopodites in the larvae of the lobster *Homarus gammarus* (L.) / D. M. Neil, D. L. MacMillan, R. M. Robberson [et al.] // *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*. – 1976. – N 274 (929). – P. 53-68.

Neufeld, D. S. Mechanism of the net uptake of water in moulting blue crabs (*Callinectes sapidus*) acclimated to high and low salinities / D. S. Neufeld, J. N. Cameron // *Journal of Experimental Biology*. – 1994. – N 188. – P. 11-23.

New, M. B. Farming freshwater prawns. A manual for the culture of the giant river prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) / M. B. New // *FAO Fisheries technical paper*. – 2002 – N 428. – 213 p.

New, M. B. Freshwater prawn farming. A manual for the culture of *Macrobrachium rosenbergii* / M. B. New, S. Singholka // *FAO Fisheries technical paper*. – 1982. – N 225. – 116 p.

New, M. B. Freshwater prawn culture. The farming of *Macrobrachium rosenbergii* / M. B. New, W. C. Valenti (eds). – Nottingham: Blackwell Sci., 2000. – 443 p.

New, M. B. Freshwater prawns. Biology and farming / M. B. New, W. C. Valenti, J. H. Tidwell [et al.] (eds). – Wiley-Blackell, 2010. – 544 p.

Nicosia, F. Homarid lobster hatcheries: their history and role in research, management, and aquaculture / F. Nicosia, K. Lavalli // Marine Fisheries Review. – 1999. – N 61 (2). – P. 1-57.

Nystrom, P. Patterns in benthic food webs - a role for omnivorous crayfish / P. Nystrom, C. Bronmark, W. Graneli // Freshwater Biology. – 1996. – N 36 (3). – P. 631-646.

Nystrom, P. Influence of an exotic and a native crayfish species on a littoral benthic community / P. Nystrom, C. Bronmark, W. Graneli // OIKOS. – 1999. – N 85 (3). – P. 545-553.

Obata, Y. The contribution of stocked mud crabs *Scylla paramamosain* to commercial catches in Japan, estimated using a genetic stock identification technique / Y. Obata, H. Imai, T. Kitakado, K. Hamasaki // Fisheries Research. – 2006. – N 80. – P. 113-121.

O'Halloran, M. J. Color control in shrimp / M. J. O'Halloran // Tested studies for laboratory teaching V. 11. Proceedings of the Eleventh Workshop/Conference of the Association for Biology Laboratory Education. – 1990. – P. 15-26.

O'Connor, N.J. Flexibility in timing of the metamorphic molt by fiddler crab megalopae *Uca pugilator* // Marine Ecology Progress Series – 1991. – N 68. – P. 243-247.

O'Neill, D. J. Chelae removal alters attainment of sexual maturity in male *Procambarus clarkii* and mortality in groups / D. J. O'Neill, D. P. French, S. Rebach [et al.] // 9th Int. Symp. on Freshwater crayfish – University of southwestern Louisiana, Lafayette, LA (USA), 1993. – P. 38-49.

Oka, S. Identification of individual coconut crabs, *Birgus latro*, on the basis of the pattern of grooves on the carapace / S. Oka, S. Matsuzaki, M. Toda // Crustacean Research. – 2013. – N 42. – P. 17-23.

Otto, R. S. History of king crab fisheries with special reference to the north pacific ocean: Development, Maturity, and Senescence / R. S. Otto // King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management / B. C. Stevens (ed.). – CRC Press, 2014. – P. 81-138.

Palmer, B. A. Optically functional isoxanthopterin crystals in the mirrored eyes of decapod crustaceans // B. A. Palmer, A. Hirsch, V. Brumfeld [et al.] / Proceedings of the National Academy of Sciences 2018, – N 115 (10). – P. 2299-2304.

Panning, A. The Chinese mitten crab / A. Panning // Annual Report. Smithsonian Institution Press. – 1939. – P. 361-375.

Parisenti, J. Effect of background color on shrimp pigmentation / J. Parisenti, L. H. Beirao, J. L. Mourino, F. N. Vieira // Boletim do Instituto de Pesca – 2011a. – N 37 (2). – P. 177-182.

Parisenti, J. Preference ranking of colour in raw and cooked shrimps / J. Parisenti, L. H. Beirao, V. L. C. G. Tramonte [et al.] // International Journal of Food Science & Technology. – 2011b. – N 46. – P. 2558–2561.

Park, S. Behavior of larval *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan) in response to gravity and pressure / S. Park, C. E. Epifanio, E. K. Grey // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2004. – N 307 (2). – P. 197-206.

Parkyn, S. M. Effects of crayfish (*Paranephrops planifrons*, Parastacidae) on stream processes and benthic faunas - a density manipulation experiment / S. M. Parkyn, C. F. Rabeni, K. J. Collier // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. – 1997. – N 31 (5). – P. 685-692.

Parnes, S. Intensification of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* culture I. Hatchery and nursery system / S. Parnes, A. Sagi // Aquacultural Engineering. – 2002. – N 26. P. 251-262.

Patullo, B. Altered aggression in different sized groups of crayfish supports a dynamic social behaviour model / B. Patullo, H. P. Baird, D. L. Macmillian // Applied Animal Behaviour Science. – 2009. – N 120. – P. 231-237.

Paul, A. J. The Size at the Onset of Maturity in Male *Chionoecetes bairdi* (Decapoda, Majidae) / A. J. Paul, J. M. Paul // Proc. Internat. Symp. on King and Tanner crabs. Nov. 28–30. 1989. Anchorage, AK, USA, 1990. – P. 95-103.

Paul, A.J. The reproductive cycle of golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) / A. J. Paul, J. M. Paul // Journal of Shellfish Research. – 2001. – N 20. – P. 369-371.

Pauley, G.B. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Southwest)—Dungeness crab / G. B. Pauley, D. K. Armstrong, R. Van Citter, G. L. Thomas // U.S. Fish Wildl. Sew. Biol. Rep. – 1989. – N 82. – 20 p.

Pavey, C. R. The influence of size differential on agonistic behavior in the freshwater crayfish, *Cherax cuspidatus* (Decapoda: Parastacidae) / C. R. Pavey, D. R. Fielder // Journal of Zoology (London). – 1996. – N 238. – P. 445-457.

Peebles, J. B. Competition and habitat partitioning by the giant freshwater prawns *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) / J.B. Peebles // Crustaceana. – 1980. – N 38(1) – P. 49-54.

Peebles, J. B. The roles of prior residence and relative size in competition for shelter by the Malaysian prawn *Macrobrachium rosenbergii* / J. B. Peebles // Fishery Bulletin. – 1979. – N76 (4). – P. 905-911.

Pellegrini, N.C. Larval development of *Petrolisthes tonsorius* Haig, 1960 under laboratory conditions (Decapoda, Porcellanidae) / N. C. Pellegrini, A. L. Gamba // Crustaceana.

– 1985. – N 49 (3). – P. 252–267.

Pestana, D. Occurrence of an alternative pathway in the larval development of the crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 under laboratory conditions / D. Pestana, A. Ostrensky // *Hydrobiologia*. – 1995. – N 306. – P. 33-40.

Phelps, M. P. Developmental dynamics of green fluorescent chromatophores in the daggerblade grass shrimp, *Palaemonetes pugio* Holthuis, 1949 (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) // M. P. Phelps / – 2018 в печати.

Phillips, B. F. Larval ecology / B. F. Phillips, A. N. Sastry // *The biology and management of lobsters*. V. 2 / J.S. Cobb, B. F. Phillips (eds). – New York: Acad. Press, 1980. – P. 11-57.

Phillips, B. F. Larval and postlarval ecology / B. F. Phillips, J. D. Boot, J. S. Gobb [et al.] // *Lobsters: biology management, aquaculture and fisheries* / B. F. Phillips (ed.). – Blackwell Publishing, Oxford, UK, 2006. – P. 231-262.

Phillips, B. F. 2006. *Lobsters Biology, Management, Aquaculture and Fisheries* / B. F. Phillips (ed.). – Blackwell Publishing: Oxford, UK. – 506 p.

Phillips, B. F. Lobsters in a changing climate / B. F. Phillips, M. Pérez-Ramírez, S. De Lestang [et al.] // *Climate Change Impacts on Fisheries and Aquaculture: A Global Analysis* – Wiley, 2017. – P. 815-849

Pirtle, J. L. Habitat structure influences the survival and predator–prey interactions of early juvenile red king crab *Paralithodes camtschaticus* / J. L. Pirtle, G. L. Eckert, A. W. Stoner // *Marine Ecology Progress Series*. – 2012. – N 465. – P. 169-184.

Pirtle, J. L. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) early postsettlement habitat choice: Structure, food, and ontogeny / J. L. Pirtle, A. W. Stoner // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2010. – N 393. – P. 130-137.

Pohle, G. W. Larval stages of *Paradasygius depressus* (Bell, 1835) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Majidae) and a phylogenetic analysis for 21 genera of Majidae / G. W. Pohle, F. Marques // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. – 2000. – N 113. – P. 739–760.

Pohle, G. Morphology and classification of decapod crustacean larval setae: a scanning electron microscope study of *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901 (Brachyura: Pinnotheridae) / G. Pohle, M. Telford // *Bulletin of Marine Science*. – 1981. – N 31 (3). – P. 736-752.

Pohle, G. The larval development of *Dissodactylus primitivus* Bouvier, 1917 (Brachyura: Pinnotheridae) reared in the laboratory / G. Pohle, M. Telford // *Bulletin of Marine Science*. – 1983. – N 33 (2). – P. 257-273.

Polis, G. A. The evolution and dynamics of intraspecific predation / G. A. Polis // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1981. – N 12. – P. 225-251.

Polis, G. A. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other / G. A. Polis, C. A. Myers, Holt W. // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1989. – N 20. – P. 297-330.

Porter, M. L. Model-based multi-locus estimation of decapod phylogeny and divergence times / M. L. Porter, M. Perez-Losada, K. A. Crandall // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2005. – N 37 (2). – P. 355-369.

Pütz, K. Bucholz, F. Comparative ultrastructure of the cuticle of some pelagic, nektobenthic and benthic Malacostracan Crustaceans / K. Pütz, F. Bucholz // Marine Biology. – 1991. – N 110 (1). – P. 49-58.

Qin, J. G. Size grading did not enhance growth, survival and production of marron (*Cherax tenuimanus*) in experimental cages / J. G. Qin, T. Ingerson, M. C. Geddes [et al.] // Aquaculture. – 2001. – N 195. – P. 239-251.

Queiroga, H. Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae / H. Queiroga, J. Blanton // Advances in marine biology. – 2005. – N 47. – P. 107-214.

Queiroz, L. D. Ontogenesis and functional morphology of the digestive system of the freshwater prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) / L. D. Queiroz, F. A. Abrunhosa, C. R. Maciel // Zoologia. – 2011. – N 28 (3). – P. 395-402.

Quintana, R. On the larval development of some hermit crabs from Hokkaido, Japan, reared under laboratory conditions (Decapoda: Anomura) / R. Quintana, F. Iwata, // Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI, Zoology. – 1987. – N 25. – P. 25-85.

Quinitio, E. T. Transport of *Scylla serrata* megalopae at various densities and durations / E. T. Quinitio, F. D. Parado-Esteva // Aquaculture. – 2000. – N 185. P. 63-71.

Quinitio, E. T. Seed production of mud crab *Scylla serrata* juveniles / E. T. Quinitio, F. D. Parado-Esteva, O. M. Millamena [et al.] // Asian Fisheries Society. – 2001. – N 14. – P. 161-174.

Rabalais, N. N. Abbreviated development in Decapods / N. N. Rabalais, R. H. Gore // Crustacean Issues 2; Larval Growth / A. M. Wenner (ed.). – Rotterdam: Balkema, 1985. – P. 67-126.

Rabbani, A. G. Effects of tank colour on larval survival and development of mud crab *Scylla serrata* (Forska l) / A. G. Rabbani, C. Zeng // Aquaculture Research. – 2005. – N 36. – P. 1112-1119.

- Ramalho, R. O. Effects of density on growth and survival of juvenile red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard), reared under laboratory conditions / R. O. Ramalho, A. M. Correia, P. M. Anastacio // Aquaculture Research. – 2008. – N 39. – P. 577-586.
- Ranta, K. Lindstrom B. Power to hold sheltering by juveniles of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* / K. Ranta, B. Lindstrom // Ethology. – 1992. – P. 92. – P. 217-226
- Rao, K. R. Crustacean pigmentary-effector hormones: chemistry and functions of RPCH, PDH, and related peptides / K. R. Rao // American Zoologist. – 2001. – N 41. – P. 364-379.
- Rao, K. R. Effects of exogenous ecdysones on the molt cycles of fourth and fifth stage American lobsters, *Homarus americanus* / K. R. Rao, S.W. Fingerman, M. Fingerman // Comparative Biochemistry and Physiology. – 1973. – 44. – P. 1105-1120.
- Rao, K. R. Pigmentary effectors / K. R. Rao // The Biology of Crustacea: Integument, Pigments and Hormonal Processes / D. E. Bliss, L. H. Mantel (eds). – Academic Press, New York, – 1985. – P. 395-462.
- Rathbun, M. J. The spider crabs of America / M. J. Rathbun // Bulletin of the United States National Museum. – 1925. – N 129. – P. 232-252.
- Regnault, M. Etude expérimentale de la nutrition d'*Hippolyte inermis* Leach (Décapode, Natantia) au cours de son développement larvaire, au laboratoire / M. Regnault // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie.– 1969. – N 54. – P. 749-764.
- Reynolds, J. D. Growth and reproduction / J. D. Reynolds // Biology of Freshwater Crayfish / D. M. Holdich (ed.). – UK, Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 152-191.
- Reynolds, J. Ecological Roles of Crayfish in Freshwater and Terrestrial Habitats / J. Reynolds, C. Souty-Grosset, A. Richardson // Freshwater Crayfish. – 2013. – N 19. – P. 197-218.
- Rice, A. L. Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura / A. L. Rice // Transactions of the Zoological Society of London. – 1980. – N 35. – P. 271-424.
- Rice, A. L. Zoeal evidence for brachyuran phylogeny / A. L. Rice // Crustacean Issues 1; Crustacean phylogeny / F.R. Schram (ed). – Rotterdam: Balkema, 1983. – P. 313-329.
- Rocha, C. P. Development and functional morphology of the mouthparts and foregut in larvae and post-larvae of *Macrobrachium jelskii* (Decapoda: Palaemonidae) / C. P. Rocha, A. S. Souza, M. Maciel // Arthropod Structure & Development. – 2016. – N 45. – P. 242-252.
- Roesijadi, G. Descriptions of the prezoae of *Cancer magister* Dana and *Cancer productus* Randall and the larval stages of *Cancer antennarius* Stimpson (Decapoda, Brachyura) / G. Roesijadi // Crustaceana. – 1976. – N 31 (3). – P. 275-295.

Romairo, R. P. Acceptance and consumption of different foods by the crayfish *Astacus astacus* in cold-water culture / R. P. Romairo // 8th Int. Symp. on Freshwater crayfish – Louisiana State University printing office, Baton rouge, LA (USA), 1995. – P. 708.

Romano, N. Cannibalism of decapod crustaceans and implications for their aquaculture: A review of its prevalence, influencing factors, and mitigating methods / N. Romano, C. Zeng // Reviews in Fisheries Science & Aquaculture. – 2017. – N 25 (1). – P. 42-69.

Rosenberry, B. World shrimp farming 2002 / B. Rosenberry. – Shrimp News International, 2002. – 276 p.

Rötzer, M.A.I.N. Larval development of the European lobster and how small heterochronic shifts lead to a more pronounced metamorphosis / M. A. I. N. Rötzer, J. T. Haug // International Journal of Zoology. – 2015. – N 1. – P. 1-17.

Rudolph, E. H. Embryonic and early postembryonic development of the burrowing crayfish, *Virilastacus araucanus* (Faxon, 1914) (Decapoda, Parastacidae) under laboratory conditions / E. H. Rudolph, C. S. Rojas // Crustaceana. – 2003. – N 76 (7). – P. 835-850.

Saelzer, H. E. Larval development of *Petrolisthes granulatus* (Guerin, 1835) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions / H. E. Saelzer, R. Qwintana, R. Quinones // Journal of Crustacean Biology. – 1986. – N 6 (4). – P. 804-819.

Sahlmanna, C. Feeding modes of deep-sea lobsters (Crustacea: Decapoda: Nephropidae and Palinuridae) in Northwest Pacific waters: Functional morphology of mouthparts, feeding behaviour and gut content analysis / C. Sahlmanna, T.-Y. Chan, B. K. K. Chan // Zoologischer Anzeiger. – 2011. – N 250. – P. 55-66.

Sainte-Marie, G. Morphology of the spermatheca, oviduct, intermediate chamber, and vagina of the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*) / G. Sainte-Marie, B. Sainte-Marie // Canadian Journal of Zoology. – 1998. – N 76. – P. 1589–1604.

Sainte-Marie, G. Reproductive products in the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*) Observations on spermiogenesis and spermatophore formation in the vas deferens / G. Sainte-Marie, B. Sainte-Marie // Canadian Journal of Zoology. – 1999a. – N 77. – P. 440-450.

Sainte-Marie, G. Reproductive products in the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*). Multiple types of sperm cells and of spermatophores in the spermathecae of mated females / G. Sainte-Marie, B. Sainte-Marie // Canadian Journal of Zoology. – 1999b. – N 77. – P. 451–462.

Sainte-Marie, G. Ejaculate-storage patterns and the site of fertilization in female snow crabs (*Chionoecetes opilio*; Brachyura, Majidae) / G. Sainte-Marie, B. Sainte-Marie, J.-M. Sevigny // Canadian Journal of Zoology. – 2000. – N 78. P. 1902-1917.

Sakamoto, T. Osmolality and ionic status of hemolymph and branchial Na^+/K^+ -ATPase in adult mitten crab during seawater adaptation / T. Sakamoto, S. Ogawa, Y. Nishiyama, W. Godo // *HOAJ Biology*. – 2013. – N 2 (5) – P. 1-7.

Salindeho, I. R. Functional morphology of the mouthparts and proventriculus of the rock crab *Nectocarcinus tuberculatus* (Decapoda: Portunidae) / I. R. Salindeho, D. J. Johnston // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 2003. – N 83 (4). – P. 821–834.

Sandifer, P. A. Observations on salinity tolerance and osmoregulation in laboratory-reared *Macrobrachium rosenbergii* post-larvae (Crustacea: Caridea) / P. A. Sandifer, J. S. Hopkins, T. I. J. Smith // *Aquaculture*. – 1975. – N 6. – P. 103-114.

Sasaki, G. C. Biochemical changes associated with embryonic and larval development in the American lobster *Homarus americanus* Milne Edwards / G. C. Sasaki // Dissertation, Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA, and Massachusetts Institute of Technology, 1984. – 458 p.

Sasaki, J. Early larval stages of the hair crab *Erimacrus isenbeckii* (Brandt) (Brachyura: Atelecyclidae), with special reference to its hatching process / J. Sasaki, Y. Mihara // *Journal of Crustacean Biology*. – 1993. – N 13 (3). – P. 511-522.

Sastry, A.N. Ecological aspects of reproduction / A. N. Sastry // *The Biology of Crustacea 8; Environmental adaptations* / F.J. Vernberg, W.B. Vernberg, (eds). – New York: Academic Press, 1983. – P.179-270.

Savolainen, R. Effect of stocking density on growth, survival and cheliped injuries of stage 2 juvenile signal crayfish *Pasifastacus leniusculus* Dana / R. Savolainen, K. Ruohonen, E. Railo // *Aquaculture*. – 2004. – N 231. P. 237-248.

Schembri, P. J. Functional morphology of the mouthparts and associated structures of *Pagurus rubricatus* (Crustacea: Decapoda: Anomura) with special reference to feeding and grooming // *Zoomorphology*. – 1982. – N 101 (1). – P. 17-38.

Schmalenbach, I. Studies on the developmental conditions of the European lobster (*Homarus gammarus* Linnaeus, 1758) at the rocky island of Helgoland (German Bight, North Sea) / I. Schmalenbach // PhD thesis, Universität Hamburg. – 2009. – 156 p.

Schmalenbach, I. Vertical positioning and swimming performance of lobster larvae (*Homarus gammarus*) in an artificial water column at Helgoland, North Sea / I. Schmalenbach, F. Buchholz // *Marine Biology Research*. – 2010. – N 6. – P. 89-99.

Schmidt, K. Molt cycle-related changes in feeding rates of larval krill *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa* spp. / K. Schmidt, G. A. Tarling, N. Plathner, A. Atkinson // *Marine Ecology-Progress Series*. – 2004. – N 281. – P. 131-143.

Schäfer W. Form und Funktion der Brachyuren-Schere // W. Schäfer / Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. – 1954. – N 489. – P. 1-65.

Scholtz, G. Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca) / G. Scholtz, S. Richter // Zoological Journal of the Linnean Society. – 1995. – N 113. – P. 289-328.

Scholtz, G. The attachment of the young in the New Zealand freshwater crayfish *Paranephrops zealandicus* (White, 1847) (Decapoda, Astacida, Parastacidae) / G. Scholtz // New Zealand Natural Sciences. – 1995. – N 22. – P. 81–89.

Scholtz, G. Phylogenia and evolution / G. Scholtz // Biology of Freshwater Crayfish / D. M. Holdich (ed.). – UK, Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 30-52.

Scholtz, G. The post-embryonic development of *Cambaroides japonicus* and its bearing on crayfish phylogenetics / G. Scholtz, T. Kawai // Freshwater Crayfish. – 1999. – N 12. P. 945-946.

Scholz, G. Aspects of embryonic and postembryonic development of the Japanese freshwater crayfish *Cambaroides japonicus* (Crustacea, Decapoda) including a hypothesis on the evolution of maternal care in the Astacida / G. Scholz, T. Kawai // Acta Zoologica. – 2002. – N 83 (3). P. 203-212.

Schroeder, G. L. Sources of fish and prawn growth in polyculture ponds as indicated by ⁵C analysis / G. L. Schroeder // Aquaculture. – 1983. – N 35. – P. 29-42.

Segal E., Roe A. Growth and behavior of post-juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) in close confinement / E. Segal, A. Roe // Proc. Annu. Meet. World Maricult. Soc. – 1975. – N 6. P. 67-88.

Shelley, C. Mud crab aquaculture: A practical manual. Fisheries and Aquaculture Technical Paper 567 / C. Shelley, A. Lovatelli – FAO Rome, 2011. – 78 p.

Shirley, S. M. Behavior of red king crab larvae: Phototaxis, geotaxis and rheotaxis / S. M. Shirley, T. C. Shirley // Marine and Freshwater Behaviour and Physiology. – 1988. – N 13. – P. 369-388.

Shirley, S. M. Interannual variability in density, timing and survival of Alaskan red king crab *Paralithodes camtschatica* larvae / S. M. Shirley, T. C. Shirley // Marine Ecology Progress Series. – 1989. – N 54 (1-2). – P. 51-59.

Skilleter, G. A. Functional morphology of the chelipeds, mouthparts and gastric mill of *Ozius truncatus* (Milne Edwards) (Xanthidae) and *Leptograpsus veriegatus* (Fabricius) (Grapsidae) (Brachyura) / G. A. Skilleter, D. T. Anderson // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. – 1986. – N 37. – P. 67-79.

Skinner, D. M. The structure and metabolism of a crustacean integumentary tissue during

a molt cycle / D. M. Skinner // Biological bulletin Marine Biological Laboratory. Woods Hole. – 1962. – N 123. – P. 635–647.

Skinner, D.M. Interacting factors in the control of the crustacean molt cycle / D. M. Skinner // American Zoologist. – 1985a. – N 25. – P. 275-284.

Skinner, D. M. Molting and regeneration / D. M. Skinner // The Biology of the Crustacea 9; Integument, Pigments, and Hormonal / D. E. Bliss, L. H. Mantel (eds). – New York: Academic Press, 1985b. – P. 43–146.

Smith, S. G. Molting and growth / S. G. Smith, E. S. Chang // The blue crab *Callinectes sapidus* / V. S. Kennedy, L. E. Cronin (eds.). – Maryland Sea Grant College, College Park, Maryland, 2007. – P. 197-254.

Smith, T.I.J. Increased production of tank-reared *Macrobrachium rosenbergii* through use of artificial substrates / T. I. J. Smith, P. A. Sandifer // Proc. Annu. Meet. World Maricult. Soc. – N 1975. – N 6. – P. 55-66.

Smith, G. Description of the larval morphology of captive reared *Panulirus ornatus* spiny lobsters, benchmarked against wild-caught specimens / G. Smith, M. Salmon, M. Kenwa, M. R. Hall // Aquaculture. – 2009. – N 295. – P. 76-88.

Smolian, K. Der Flubkrebse, seine Verwandten und die Krebsgewasser / K. Smolian // Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. – Stuttgart. – 1926. – N 5. – P. 423-524.

Soderback B. Interactions between two freshwater crayfish species and a predatory fish / B. Soderback // Oecologia. – 1994. – N 100. – P. 229-235.

Somerton, D. A. Reproductive biology of the female blue king crab *Paralithodes platypus* near the Pribilof Islands, Alaska / D. A. Somerton, R. A. Macintosh // Crustaceana. – 1985. – N 5 (3). – P. 365-376.

Sotelano, M. P. Suspended mesh-bags enclosures for Southern King Crab *Lithodes santolla* (Molina 1782) larvae and juvenile culture in the sea / M. P. Sotelano, G. Lovrich, P. Di Salvatore [et al.] // Aquaculture. – 2018. – N 49 (5). – P. 575-581.

Sotelano, M. P. Cannibalism during intermolt period in early stages of the Southern King Crab *Lithodes santolla* (Molina 1872): Effect of stage and predator-prey proportions sea / M. P. Sotelano, G. Lovrich, M. C. Romero, F. Tapella // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2012. – N 411. – P. 52-58.

Souty-Grosset, C. Atlas of Crayfish in Europe / C. Souty-Grosset, D. M. Holdich, P. Y. Noël [et al.] (eds). – Museum national d'Histoire naturelle, Paris, 2006. – 187 p.

Spiridonov, V. A. Understanding and forecasting dispersal of non-indigenous marine decapods in East European and North Asian waters // V. A. Spiridonov, A. K. Zalota / Journal of Marine Biological Association of UK. – 2017. – N 97. P. 591-611.

Starobogatov, Ya. I. Taxonomy and geographical distribution of crayfishes of Asia and East Europe (*Crustacea Decapoda Astacoidei*) / Ya. I. Starobogatov // Russian Journal of Arthropoda Research. Arthropoda Selecta. – 1995. – N 3 / 4. – P. 3-25.

Staton, J. L. Nutritional requirements and starvation resistance in larvae of the brachyuran crabs *Sesarma cinereum* (Bosc) and *S. reticulatum* (Say) / J. L. Staton, S. D. Sulkin // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1991. – N 152 (2). – P. 271-284.

Stemhuis, E. J. How to bite the dust: morphology, motion pattern and function of the feeding appendages of the deposit-feeding thalassinid shrimp *Callinassa subterranean* / E. J. Stemhuis, B. Dauwe, J. J. Videler // Marine Biology. – 1998. – N 132. – P. 43-58.

Stevenson, J. R. Dynamics of the integument / J. R. Stevenson // The Biology of Crustacea 9; Integument, Pigments, and Hormonal / D. E. Bliss, L. H. Mantel (eds). – New York: Acad. Press., 1985. – P. 1-42.

Stevens, B. G. Settlement, substratum preference, and survival of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) glaucothoe on natural substrata in the laboratory / B. G. Stevens // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2003. – N 283. – P. 63-78.

Stevens, B. G. King crab cultivation and stock enhancement in Japan and the United States: A brief history / B. G. Stevens // Alaska crab stock enhancement and rehabilitation: Workshop proceedings. Alaska Sea Grant College Program. University of Alaska Fairbanks. – 2006. – P. 23-31.

Stevens, B. G. Feeding rate of juvenile red king crabs, *Paralithodes camtschaticus*, in the laboratory: effects of temperature, size, molting, and feeding frequency / B. G. Stevens // Polar Biology. – 2012. – N 35. – P. 1791-1799.

Stevens, B. King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management / B. Stevens (ed.). – CRC Press, 2014. – 636 p.

Stevens, B. G. Aquaculture and Stock Enhancement of King Crabs / B. C. Stevens, A. Dunham Epelbaum, J. Kittaka, N. Kovatcheva [et al.] // King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management / B. C. Stevens (ed.). – CRC Press, 2014. – P. 403-448.

Stevens, B. G. Postlarval settling behavior, substrate preference, and time to metamorphosis for red king crab *Paralithodes camtschaticus* / B. G. Stevens, J. Kittaka // Marine Ecology Progress Series. – 1998. – N 167. – P. 197-206.

Stevens, B. C. King Crabs of the World: Species and Distributions / B. C. Stevens, C. A. Lovrich // King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management / B. C. Stevens (ed.). – CRC Press, 2014. – P. 1-30.

Stevens, B. G. Survival of blue king crab *Paralithodes platypus* Brandt, 1850, larvae in cultivation: Effects of diet, temperature and rearing density / B. G. Stevens, S. Persselin, J. Matweyou // Aquaculture Research. – 2008. – N 39. – P. 390–397.

Stevens, B. G. Post-settlement effects of habitat type and predator size on cannibalism of glaucothoe and juveniles of red king crab *Paralithodes camtschaticus* / B.G., Stevens, K. M. Swiney // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2005. – N 321. – P. 1-11.

Stoner, A. W. Habitat-mediated survival of newly settled red king crab in the presence of a predatory fish: Role of habitat complexity and heterogeneity / A. W. Stoner // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2009. – N 382. P. 54-60.

Stoner A. W., Copeman L. A., Ottmar M. L. Molting, growth, and energetics of newly-settled blue king crab: Effects of temperature and comparisons with red king crab / A. W. Stoner, L. A. Copeman, M. L. Ottmar // J. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2013. – N 442. – P. 10-21.

Strathmann, R. R. Egg size, larval development, and juvenile size in benthic marine invertebrates / R. R. Strathmann // American Naturalist. – 1977. –N 111 (978). P. – 373-376.

Sui, L. Larviculture techniques of Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* / L. Sui, M. Wille, Y. Cheng [et al.] // Aquaculture. – 2011. – N 315. – P. 16-19.

Sulkin, S.D. Depth regulation of crab larvae in the absence of light / S. D. Sulkin // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1973. – N 13. – P. 73-82.

Sulkin, S. D. The influence of light in the depth regulation of crab larvae / S. D. Sulkin // Biological Bulletin. – 1975. – N 148. P. 333-343.

Sulkin, S.D. Behavioral basis of depth regulation in the larvae of brachyuran crabs / S. D. Sulkin // Marine Ecology Progress Series. – 1984. – N 15 (1-2). – P. 181-205.

Sundberg, K. A. Post-larval king crab (*Paralithodes camtschatica*) distribution and abundance in Kachemak Bay Lower Cook Inlet, Alaska / K. A. Sundberg, D. Clausen // Environmental Studies of Kachemak Bay and Lower Cook Inlet. Alaska Department of Fish and Game, Anchorage. – 1977. – N 5. – P. 1-36.

Suthers, I. M. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill in *Penaeus plebejus* Hess (Decapoda: Penaeidea) / I. M. Suthers // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. – 1984. – N 35 (6). – P. 785-792.

Suthers, I. M. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill of *Ibacus peronii* (Leach) (Palinura: Scyllaridae) / I. M. Suthers, D. T. Anderson // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. – 1981. – N 32. – P. 931-944. Цит. по Suthers, 1984.

Takeuchi, I. On the distribution of zoeal larvae of king crab, *Paralithodes camtschatica*, in the southeastern Bering Sea in 1960 / I. Takeuchi // Bulletin Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory. – 1962. – N 24. P. 163-170.

Takashi, I. Ontogenetic changes of phototaxis, vertical distribution, body density and external morphology during larval development in the horsehair crab *Erimacrus isenbeckii* reared in the laboratory // I. Takashi, Y. Nawa, K. Hamasaki, K. Murakami, / Nippon Suisan Gakkaishi. – 2014. – N 80 (3). P. 349-359.

Takashi, I. Larval survival, development and growth in the horsehair crab, *Erimacrus isenbeckii*, cultured under different photoperiod conditions / I. Takashi, H. Katsuyuki, M. Keisuke // Aquaculture Research. – 2018. – 49 (7). – P. 2511-2517.

Tavares, C. Suborder Dendrobranchiata Bate, 1888 / C. Tavares, J. W. Martin // Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea volume 9, part A / F. R. Schram, J. C. von Vaupel Klein (eds), 2010. – P. 99-164.

Templeman, W. The influence of temperature, salinity, light and food on the survival and growth of the larvae of the lobster (*Homarus americanus*) / W. Templeman // J. Biol. Bd. Can. – 1936. – N 2. – P. 485-497.

Thatje, S. Extended hatching periods in the subantarctic lithodid crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Crustacea: Decapods: Lithodidae) / S. Thatje, J. Calcagno, G. Lovrich [et al.] // Helgol. Meeresunters. – 2003. – N 57. – P. 110-113.

Thessalou-Legaki, M. Facultative lecithotrophy during larval development of the burrowing shrimp *Callinassa tyrrhena* (Decapoda: Callinassidae) / M. Thessalou-Legaki, A. Peppas, M. Zacharaki // Marine Biology. – 1999. – N 133 (4). – P. 635-642.

Thiel, M. Extended parental care behavior in crustaceans – A comparative overview / M. Thiel // Crustac Issues. – 2000. – N 12. – P. 211-226.

Thomas, W. J. The setae of *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae) / W. J. Thomas // Journal of Zoology. – 1970. – N 160. – P. 91-142.

Thomas, W. J. The hatching setae of *Astropotamobius pallipes* (Lereboullet) (Decapoda, Astacidae) / W. J. Thomas // Crustaceana. – 1973. – N 24 (1). – P. 77-89.

Thompson, G. A. Mating behaviour of *Heterozius rotundifrons* (Crustacea: Brachyura: Belliidae): is it a hard or soft shell mater? / G. A. Thompson, C. L. McLay // Marine Freshwater Research. – 2005. – N 56. – P. 1107-1116.

Thorson, G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates / G. Thorson // Biological reviews. – 1950. – N 25 (1). – P. 1-45.

Thorson, G. Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents / G. Thorson // *Publ. Am. Ass. Advmt. Sci.* – 1961. – N 67. – P. 455-474.

Thorson, G. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of marine bottom invertebrates / G. Thorson // *Ophelia*. – 1964. – N 1. – P. 167-208.

Tidwell, J. H. Effects of complete and supplemental diets and organic fertilization on production of *Macrobrachium rosenbergii* and associated benthic macroinvertebrate populations / J. H. Tidwell, C. D. Webster, J. D. Sedlacek [et al.] // *Aquaculture*. – 1995. – N 138. – P. 169-180.

Trusty, M. F. Use of digital colour analysis to assess variation within individual adult American lobsters (*Homarus americanus*) and the process of addition of colour in white lobsters / M. Trusty // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. – 2005. – N 39. – P. 571-580.

Trusty, M. F. Morphological colour change in the american lobster (*Homarus americanus*) in response to background colour and UV light / M. F. Trusty, A. Metzler, S. Huckabone [et al.] // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. – 2009. – N 43. – P. 247-255.

Treece, G. D. Shrimp culture / G. D. Treece // *Encyclopedia of aquaculture*. – 2000. – N 1. – P. 806-868.

Trude, V. Invasive Alien Species Fact Sheet – *Aphanomyces astaci* [Электронный ресурс] / V. Trude, J. Stein, T. Trond // NOBANIS, Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS – 2011. – Режим доступа: www.nobanis.org. (Дата обращения: 20.12.2018).

Tsang, L. M. Phylogeny of Decapoda using two nuclear protein-coding genes: Origin and evolution of the Reptantia / L. M. Tsang, K. Y. Ma, S. T. Ahyong [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2008. – N 48 (1). – P. 359-368.

Tume, R. K. Effect of background colour on the distribution of astaxanthin in black tiger prawn (*Penaeus monodon*): Effective method for improvement of cooked colour / R. K. Tume, A. L. Sikes, S. Tabrett [et al.] // *Aquaculture*. – 2009. – N 296. – P. 129-135.

Uno, Y. Larval development of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) reared in laboratory / Y. Uno, C. S. Kwon // *Journal of the Tokyo University of Fisheries*. – 1969. – N 55 (2). – P. 179-190.

Uno, Y. Studies on the aquaculture of *Macrobrachium nipponense* (De Haan) with special reference to breeding cycle, larval development and feeding ecology / Y. Uno // *La mer*. – 1971. – N 9 (2). – P. 123-128.

van der Meeren, G. Potential of ecological studies to improve survival of cultivated and released European lobsters, *Homarus gammarus*. / G. van der Meeren // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. – 2005. – N 39. – P. 399-424.

van Herp, F. Setal development and molt prediction in the larvae and adults of the crayfish, *Astacus leptodactylus* (Nordmann, 1842) / F. van Herp, C. Bellon-Humbert // Aquaculture. – 1978. – N 14. – P. 289-301.

Ventura, R. Larval cannibalism rates in the mangrove crabs *Ucides cordatus* (Decapoda: Ocypodidae) under laboratory conditions / R. Ventura, U. A. T. da Silva, G. Perbiche-Neves [et al.] // Aquaculture Research. – 2008. – N 39. – P. 263-267.

Vestheim, H. Plasticity in coloration as an antipredator strategy among zooplankton / H. Vestheim, S. Kaartvedt // Limnology & Oceanography. – 2006. – N 51 (4). – P. 1931-1934.

Vieira, R.R.R. Juvenile development of *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Brachyura, Trichodactylidae) reared in the laboratory, with emphasis on setae morphology / R. R. R. Vieira, P. J. Rieger, Cichowski V. M. A. A. Pinheiro // Crustaceana. – 2013. – N 86 (13-14). – P. 1644-1663.

Vinuesa, J. H. Effect of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*) / J. H. Vinuesa, L. Ferrari, R. J. Lombardo // Marine Biology. – 1985. – N 95 (1). – P. 83-87.

Vogt, G. Investigation of hatching and early post-embryonic life of freshwater crayfish by in vitro culture, behavioral analysis, and light and electron microscopy / G. Vogt // Journal of Morphology. – 2008. – N 269 (7). – P. 790-811.

Vogt, G. Function anatomy. Chapter 3 / G. Vogt // Biology of freshwater crayfish / D. M. Holdich (ed.). – UK, Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 53-151.

Vogt G., Direct Development and posthatching brood care as key features of the evolution of freshwater decapoda and challenges for conservation / G. Vogt // A global overview of the conservation of freshwater decapod crustaceans / T. Kawai, N. Cumberlidge (eds.). – Springer International Publishing, 2016. – P. 169-198.

Vogt, G. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencies / G. Vogt, L. Tolley // Journal of Morphology. – 2004. – N 262. – P. 566-582.

Wade, N. M. Evolution of a novel carotenoid-binding protein responsible for crustacean shell color / N. M. Wade, A. Tollenaere, M. R. D.B.M. Hall // Molecular Biology and Evolution. – 2009. – N 6 (8). – P. 1851-1864.

Wade, N. M. Mechanisms of colour adaptation in the prawn *Penaeus monodon* / N. M. Wade, M. Anderson, M. J. Sellars [et al.] // Journal of Experimental Biology. – 2012. – N 215. – P. 343-350.

Wahle R. Growth and development: understanding and modelling growth variability in lobsters / R. Wahle, M. J. Fogarty // Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries / Phillips B. (ed.). – Oxford, UK.: Blackwell Publishing Ltd. – 2006. – P. 1-44.

Wang, Y. J. Genetic population structure of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* in Japanese islands African / Y. J. Wang, Z. Q. Han, B. N. Shui [et al.] // Journal of Biotechnology. – 2009. – N 8 (6). – P. 1009-1015.

Wang, Q. Stock enhancement and translocation of the shrimp *Penaeus chinensis* in China / Q. Wang, Z. Zhuang, J. Deng, Y. Ye // Fisheries Research. – 2006. – N 80. – P. 67–79.

Watanabe, Y. Maturity and spawning of Tanner crab, *Chionoecetes bairdi* Rathbun, in the Pacific coast of southern Hokkaido / Y. Watanabe // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stat. – 1992. – N 39. – P. 21–34.

Watling, L. A classification system for crustacean setae based on the homology concept / L. Watling // Crustacean Issues. – 1989. – N 6. – P. 15–26.

Watling, L. Functional morphology and diversity. Natural history of Crustacea (Book 1) / L. Watling, M. Thiel (eds.) – Oxford University Press, 2013. – 516 p.

Wear, R. G. Breeding cycles and prezoa larvae of *Petrolisthes elongates* (Milne Edwards, 1837) (Crustacea, Decapoda) / R.G. Wear // Transactions of the Royal Society of New Zealand. – 1965a. – N 5. – P. 169-175.

Wear, R. G. Pre-zoea larva of *Petrolisthes novaezealandiae* Filhol, 1885 (Crustacea, Decapoda: Anomura) / R. G. Wear // Transactions of the Royal Society of New Zealand. – 1965b. – N 6. – P. 127-132.

Wear, R. G. Life-history studies on New Zealand Brachyura. 1. Embryonic and postembryonic development of *Pilumnus novaezealandiae* Filhol, 1886, and of *P. lumpinus* / R. G. Wear // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. – 1967. – N 1 (4). – P. 482-535.

Wear, R. G. Life-history studies on New Zealand Brachyura. 3. Family Ocypodidae. First stage zoea larva of *Hemiplax hirtipes* (Jacquinot, 1853) / R. G. Wear // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. – 1968. – N 2 (1). – P. 698-707.

Wear, R. G. Life-history studies on New Zealand Brachyura. 4. Zoea larvae hatched from crabs of the family Grapsidae / R. G. Wear // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. – 1970. – N 4 (1). – P. 3-35.

Webley, J. A. C. Habitat selectivity of megalopae and juvenile mud crabs (*Scylla serrata*): implications for recruitment mechanism / J. A. C. Webley, R. M. Connolly, R. A. Young // Marine Biology. – 2009. – N 166. – P. 891-899.

Welsh, J. H. Temperature and light as factors influencing the rate of swimming of the mussel crab, *Pinnotheres maculatus* / J. H. Welsh // Biological Bulletin. – 1932. – N 63. – P. 310–326.

Westman, K. Cultivation of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus* / K. Westman // Papers from the 1st Int. Symp. on Freshwater crayfish, – 1973. – P. 211-220.

Whitledge, G.W. Energy-sources and ecological role of crayfishes in an Ozark stream - insights from stable isotopes and gut analysis / G. W. Whitledge, C. F. Rabeni // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1997. – N 54 (11). – P. 2555-2563.

Wickins, J. F. Crustacean Farming Ranching and Culture / J. F. Wickins, D. O’C. Lee (eds). – Blackwell Science. Oxford (United Kingdom), 2002. – 446 p.

Wilber, D. H. Environmental influences on the growth and survival of West Indian spider crabs *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) in culture. / D. H. Wilber, T. P. Wilber // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1991. – N 146. – P. 27-38.

Williamson, D. I. Names of larvae in the Decapoda and Euphausiacea / D. I. Williamson // Crustaceana. – 1969. – N 16. – P. 210–213.

Williamson, D. I. Larval characters and the origin of crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura) / D. I. Williamson // Thalassia Jugoslavica. – 1974. – N 10. – P. 401–414.

Williamson, D. I. Larval morphology and diversity. / D. I. Williamson // The Biology of Crustacea 2; Embryology, Morphology and Genetics / L.G. Abele (ed). – New York: Academic Press, 1982. – P. 43–110.

Williamson, D. I. Evolutionary trends in larval forms / D. I. Williamson // “Aspects of Decapod Crustacean Biology.” Symposia of the Zoological Society of London 59 / A. A. Fincham, P. S. Rainbow (eds). – Oxford University Press, Oxford, 1988. – P. 11-25.

Williams, C. L. Formation of the arthrodistal membrane in the blue crab, *Callinectes sapidus* / C. L. Williams, R. M. Dillaman, E. A. Elliott, D. M. Gay // Journal of Morphology. – 2003. – N 256. – P. 260-269.

Williamson, D. I. Larval evolution in the Crustacea / D.I. Williamson, A.L. Rice // Crustaceana. – 1996. – N 69. – P. 267–287.

Woods, C. M. C. Morphology of the mouthparts and associated setae of *Notomithrax ursus* (Brachyura: Majidae) / C. M. C. Woods // New Zealand Natural Sciences. – 1994. – N 21. – P. 17-25.

Wortham, J. L. Setal morphology of the grooming appendages of *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) and review of decapod setal classification / J. L. Wortham, L. N. VanMaurik, W. W. Price // Journal of Morphology. – 2014. – N 275. – P. 634-649.

Wozniak, B. Light Absorption in Sea Water / B. Wozniak, P. J. Dera. – N.Y.: Springer Science Business Media, LLC, 2007. – 454 p.

Wyban, J. A. Intensive shrimp production technology / – J. A. Wyban, J. N. Sweeney. – High Health Aquaculture Inc., Hawaii, 1991. – 158 p.

Yamanaka, K. Larval development of a Japanese crayfish, *Cambaroides japonicus* (De Haan) / K. Yamanaka, R. Kuwabara, T. Shio // Bulletin of Marine Science. –1997. – N 61 (1). – 165-175.

Yamanaka, K. Larval stages of *Pacifastacus trowbridgii* (Stimpson) / K. Yamanaka, H. Wakabayashi, R. Kuwabara // Summary of the 28th Annual Meeting of the Carcinological Society of Japan. – 1994. – P. 35. Цит. по Yamanaka, et al. 1997.

Yamaoka, L.H. Chemistry of growth in crustaceans / L. H. Yamaoka // Chemical Zoology 5; Arthropoda Part A / M. J. Florkin, B.T. Scheer (eds). – Academic Press, 1970. – P. 321-341.

Yamasaki-Granados, S. Contributions to the biology of molting and growth of the longarm river prawn *Macrobrachium tenellum* (Decapoda: Paleamonidae) in Mexico / S. Yamasaki-Granados, M. Ruíz-Fregozo, F. Vega-Villasante, L. D. Espinosa-Chaurand // Archives of Biological Sciences. – 2012. – N 64 (2). – P. 651-658.

Yeo, D.C.J. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater / D.C.J. Yeo, P.K.L. Ng, N. Cumberlidge [et al.] // Hydrobiologia. – 2008. – N 595. – P. 275-286.

Zeldis, J. R. Aggregation of pelagic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura) by coastal fronts and internal waves / J. R. Zeldis, J. B. Jillett // Journal of Plankton Research. – 1982. – N 4. – P. 839-858.

Zheng, J. Application of a catchsurvey analysis to blue king crab stocks near Pribilof and St. Matthew Islands / J. Zheng, M. C. Murphy, G. H. Kruse // Alaska Fishery Research Bulletin. – 1997. – N 4. – P. 62-74.

Zhou, S. Lecithotrophic Development of the Golden King Crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) / S. Zhou // Journal of Crustacean Biology. – 1997. – N 17. – P. 207-216.

Zmora, O. Large-scale juvenile production of the blue crab *Callinectes sapidus* / O. Zmora, A. Findiesen, J. Stubblefield [et al.] // Aquaculture. – 2005. – N 244. – P. 129-139.

Список сокращений:

<i>aI</i> – антенна I	ЖКТ – желудочно-кишечный тракт
<i>aII</i> – антенна II	ЖК – жаберная камера
<i>mnd</i> – мандибула	SE – стандартная ошибка,
<i>mxI,II</i> – максиллы I, II	SD – стандартное отклонение
<i>mxpI-III</i> – максиллипеды I-III (ногочелюсти)	УЗВ - установки с замкнутым циклом
<i>pI-V</i> – переоподы I-V (грудные конечности)	водоиспользования
ДК – длина карапакса	
ШК – ширина карапакса	

ПРИЛОЖЕНИЯ

Условные обозначения, отражающие степень развития и функционирования придатков тела применяемые в приложениях:

	– отсутствует
	– в виде отдельного или развивающегося внутри других структур зачатка, не функционирует
	– развита и функционирует лишь частично
	– развита и функционирует
	– происходят существенные изменения в морфологии и выполняемых функциях
	– редуцируется и функционирует лишь частично
	– редуцируются и не функционирует
	– используется для движения
	– используется для вспомогательного движения или удержания на субстрате
	– специализированы для прикрепления к субстрату
	– используются для удержания на субстрате

Приложение 1 – Изменение морфологии и функций придатков тела *Homarus americanus* в онтогенезе [по данным Charmantier et al., 1991; Helluy, Beltz, 1991; Beard, McGregor, 2004; Rötzer, Naug, 2015]

Конечности		Презоза	Зона 1	Зона 2	Зона 3	Декаподид (молодь)	Ранняя молодь	Половозрелые особи
		Антенны I						
Антенны II	ep.							
	ex.							
Мандибулы								
	щупик							
Максиллы I								
Максиллы II	ep.							
	ex.							
Максиллипеды I	ep.							
	ex.		→	→	→			
Максиллипеды II	ep.							
	ex.		→	→	→			
Максиллипеды III	ep.							
	ex.		→	→	→			
Переоподы I	ep.							
	ex.		→	→	→			
Переоподы II	ep.						→	→
	ex.		→	→	→			
Переоподы III	ep.						→	→
	ex.		→	→	→			
Переоподы IV	ep.						→	→
	ex.		→	→	→			
Переоподы V	ep.						→	→
	ex.		→	→	→			
Плеоподы I							*	**
Плеоподы II	ep.						→	→
	ex.						→	→
Плеоподы III	ep.						→	→
	ex.						→	→
Плеоподы IV	ep.						→	→
	ex.						→	→
Плеоподы V	ep.						→	→
	ex.						→	→
Уроподы	ep.						→	→
	ex.						→	→
Тельсон							→	→

* - гоноподы самцов,

** - у самок недоразвиты

Приложение 2 – Изменение морфологии и функций придатков тела раков *Pontastacus leptodactylus*, *Astacus astacus* в онтогенезе [по собственным данным]

Конечности		Молодь I	Молодь II	Молодь III	Ранняя молодь	Половозрелые особи
Антенны I						
Антенны II	<i>ep.</i>					
	<i>ex.</i>					
Мандибулы	<i>щупик</i>					
Максиллы I						
Максиллы II	<i>ep.</i>					
	<i>ex.</i>					
Максиллипеды I	<i>ep.</i>					
	<i>ex.</i>					
Максиллипеды II	<i>ep.</i>					
	<i>ex.</i>					
Максиллипеды III	<i>ep.</i>					
	<i>ex.</i>					
Переоподы I	<i>ep.</i>	→				
Переоподы II	<i>ep.</i>	→	→	→	→	→
Переоподы III	<i>ep.</i>	→	→	→	→	→
Переоподы IV	<i>ep.</i>	→	→	→	→	→
Переоподы V	<i>ep.</i>	→	→	→	→	→
Плеоподы I					*	**
Плеоподы II	<i>ep.</i>		→	→	→	→
	<i>ex.</i>		→	→	→	→
Плеоподы III	<i>ep.</i>		→	→	→	→
	<i>ex.</i>		→	→	→	→
Плеоподы IV	<i>ep.</i>		→	→	→	→
	<i>ex.</i>		→	→	→	→
Плеоподы V	<i>ep.</i>		→	→	→	→
	<i>ex.</i>		→	→	→	→
Уроподы	<i>ep.</i>		→	→	→	→
	<i>ex.</i>		→	→	→	→
Тельсон		→	→	→	→	→

* - гоноподы самцов,

** - у самок недоразвиты

Приложение 3 – Изменение морфологии и функций придатков тела австралийского красноклешневого рака *Cherax quadricarinatus* в онтогенезе [по собственным данным]

Конечности		Молодь 1	Молодь 2	Молодь 3	Ранняя молодь	Половозрелые особи
Антенны I						
Антенны II	ep. ex.					
Мандибулы	щупик					
Максиллулы						
Максиллы II	ep. ex.					
Максиллипеды I	ep. ex.					
Максиллипеды II	ep. ex.					
Максиллипеды III	ep. ex.					
Переоподы I	ep.	→	→			
Переоподы II	ep.	→	→	→	→	→
Переоподы III	ep.	→	→	→	→	→
Переоподы IV	ep.	→	→	→	→	→
Переоподы V	ep.	→	→	→	→	→
Плеоподы I						
Плеоподы II	ep. ex.			→	→	→
Плеоподы III	ep. ex.			→	→	→
Плеоподы IV	ep. ex.			→	→	→
Плеоподы V	ep. ex.			→	→	→
Уроподы	ep. ex.			→	→	→
Тельсон		→	→	→	→	→

Приложение 4 – Изменение морфологии и функций придатков тела крабидов *Paralithodes camtschaticus* и *Paralithodes platypus* в онтогенезе [по собственным данным]

Конечности		Презоза	Зона I	Зона II	Зона III	Зона IV	Глаукогоя	Молодь I	Молодь II	Ранняя молодь	Половозрелые особи		
Антенны I	еп.												
	ex.												
Антенны II	еп.												
	ex.												
Мандибулы	цуптик												
	еп.												
Максиллы I	еп.												
	ex.												
Максиллы II	еп.												
	ex.												
Максиллипеды I	еп.												
	ex.		→	→	→	→							
Максиллипеды II	еп.												
	ex.		→	→	→	→							
Максиллипеды III	еп.												
	ex.			→	→	→							
Переоподы I	еп.												
Переоподы II	еп.						→	→	→	→	→	→	
Переоподы III	еп.						→	→	→	→	→	→	
Переоподы IV	еп.						→	→	→	→	→	→	
Переоподы V	еп.												
Плеоподы I													
Плеоподы II	еп.						→			*	**	*	**
	ex.						→				*	**	**
Плеоподы III	еп.						→			*	**	*	**
	ex.						→				*	**	**
Плеоподы IV	еп.						→			*	**	*	**
	ex.						→				*	**	**
Плеоподы V	еп.						→			*	**	*	**
	ex.						→				*	**	**
Уроподы													
Тельсон		→											

* - у самцов отсутствуют,

** - у самок развиты на левой стороне абдомена

Приложение 5 – Изменение морфологии и функций придатков тела краба *Erimacrus isenbeckii* в онтогенезе [по собственным данным и данным Корниенко, Корн, 2010]

Конечности		Презоза	Зона I	Зона II	Зона III	Зона IV	Зона V	Мегалопа	Молодь	Неполовозрелые особи		Половозрелые особи	
Антенны I	еп.												
	ex.												
Антенны II	еп.												
	ex.												
Мандибулы	щуптик												
	еп.												
Максиллы I	еп.												
	ex.												
Максиллы II	еп.												
	ex.												
Максиллипеды I	еп.												
	ex.		→	→	→	→	→	→					
Максиллипеды II	еп.												
	ex.		→	→	→	→	→	→					
Максиллипеды III	еп.												
	ex.												
Переоподы I	еп.												
Переоподы II	еп.							→	→	→	→	→	→
Переоподы III	еп.							→	→	→	→	→	→
Переоподы IV	еп.							→	→	→	→	→	→
Переоподы V	еп.							→	→	→	→	→	→
Плеоподы I										*	**	*	**
Плеоподы II	еп.							→					
	ex.							→					
Плеоподы III	еп.							→					
	ex.							→					
Плеоподы IV	еп.							→					
	ex.							→					
Плеоподы V	еп.							→					
	ex.							→					
Уроподы													
Тельсон		→											

* - гоноподы самцов,

** - у самок отсутствуют

Приложение 6 – Изменение морфологии и функций придатков тела краба *Eriocheir japonica* в онтогенезе [по собственным данным и данным Корниенко, Корн, 2005; Корниенко, Корн, 2010]

Конечности		Презоза	Зона I	Зона II	Зона III	Зона IV	Зона V	Мегалопа	Молодь	Неполовозрелые особи	Половозрелые особи
Антенны I	ep.										
	ex.										
Антенны II	ep.										
	ex.										
Мандибулы	цутик										
	ex.										
Максиллы I	ep.										
	ex.										
Максиллы II	ep.										
	ex.										
Максиллипеды I	ep.										
	ex.		→	→	→	→	→				
Максиллипеды II	ep.										
	ex.		→	→	→	→	→				
Максиллипеды III	ep.										
	ex.										
Переоподы I	ep.										
Переоподы II	ep.							→	→	→	→
Переоподы III	ep.							→	→	→	→
Переоподы IV	ep.							→	→	→	→
Переоподы V	ep.							→	→	→	→
Плеоподы I										*	**
Плеоподы II	ep.							→			
	ex.							→			
Плеоподы III	ep.							→			
	ex.							→			
Плеоподы IV	ep.							→			
	ex.							→			
Плеоподы V	ep.							→			
	ex.							→			
Уроподы (ex.)											
Тельсон		→									

* - гоноподы самцов,

** - у самок отсутствуют

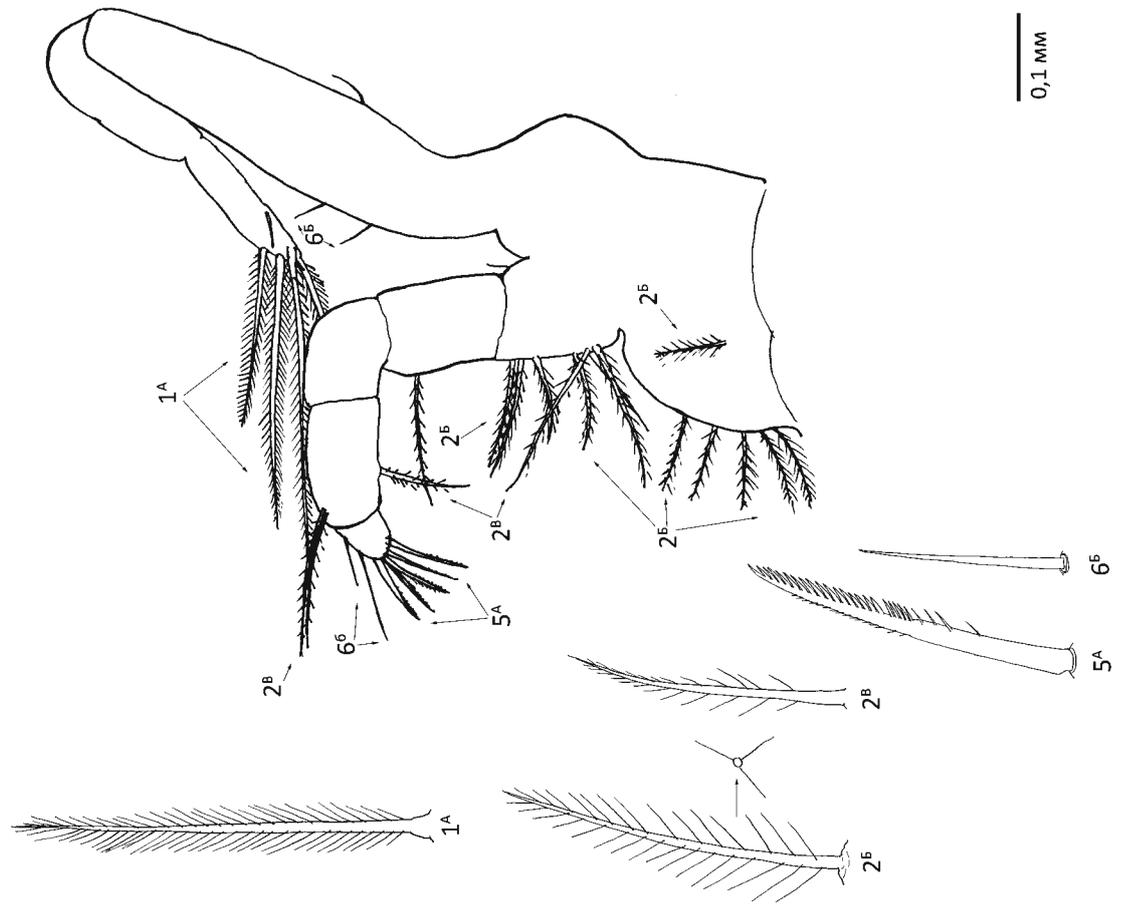
Приложение 9 – Изменение морфологии и функций придатков тела креветки *Pandalus latirostris* в онтогенезе [по собственным данным]

Конечности	Личинка I	Личинка II	Молодь I	Ранняя молодь	Половозрелые особи
Антенны I					
Антенны II	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>				
Мандибулы	<i>щупик</i>				
Максиллы I					
Максиллы II	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>				
Максиллипеды I	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>	→	→		
Максиллипеды II	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>	→	→		
Максиллипеды III	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>				
Переоподы I	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>				
Переоподы II	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>				
Переоподы III	<i>ep.</i>	→	→	→	→
Переоподы IV	<i>ep.</i>	→	→	→	→
Переоподы V	<i>ep.</i>	→	→	→	→
Плеоподы I					
Плеоподы II	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>		→	→	→
Плеоподы III	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>		→	→	→
Плеоподы IV	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>		→	→	→
Плеоподы V	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>		→	→	→
Уроподы	<i>ep.</i>				
	<i>ex.</i>		→	→	→
Тельсон	→	→	→	→	→

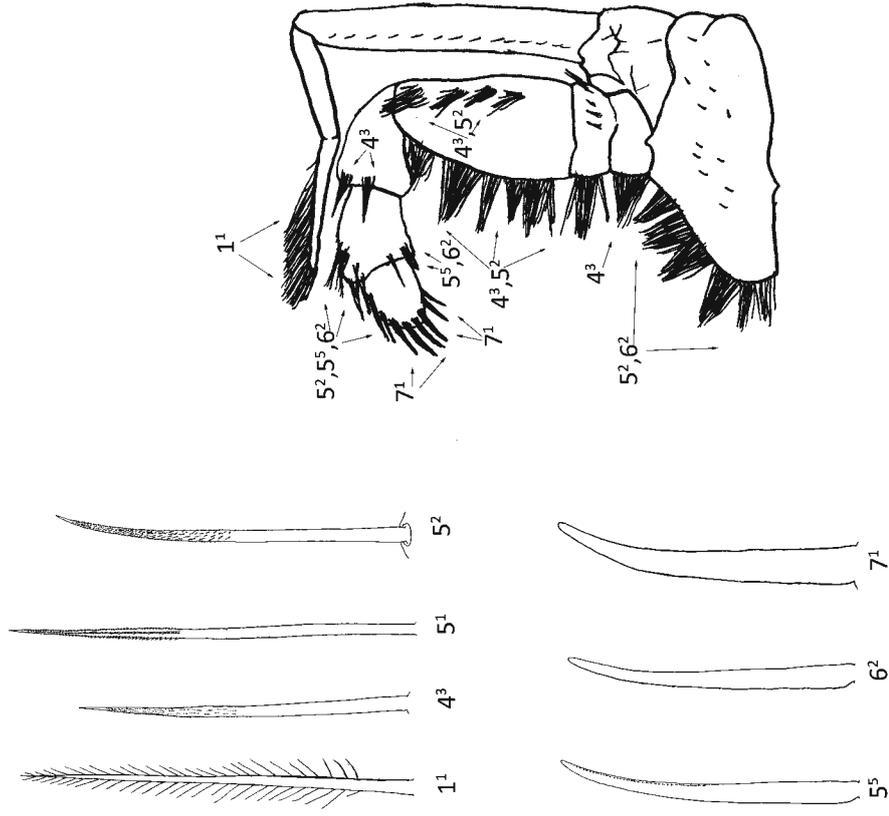
Приложение 10 – Изменение морфологии и функций придатков тела креветки *Penaeus vannamei* в онтогенезе [по собственным данным и данным Dall et al., 1990]

Конечности		Науплиус I	Науплиус II	Науплиус III	Науплиус IV	Науплиус V	Протозоа I	Протозоа II	Протозоа III	Мизис I	Мизис II	Мизис III	Постличинка	Молодь	Половозрелые особи
Антенны I	ep.														
	ex.	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→
Антенны II	ep.	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→
	ex.	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→	→
Мандибулы	цуп.														
	ex.														
Максиллы I	ep.														
	ex.														
Максиллы II	ep.														
	ex.														
Максиллипеды I	ep.														
	ex.						→	→	→	→	→	→	→	→	→
Максиллипеды II	ep.														
	ex.						→	→	→	→	→	→	→	→	→
Максиллипеды III	ep.														
	ex.									→	→	→	→	→	→
Переоподы I	ep.														
	ex.									→	→	→	→	→	→
Переоподы II	ep.														
	ex.									→	→	→	→	→	→
Переоподы III	ep.														
	ex.									→	→	→	→	→	→
Переоподы IV	ep.														
	ex.									→	→	→	→	→	→
Переоподы V	ep.														
	ex.									→	→	→	→	→	→
Плеоподы I	ep.														
	ex.												→	→	→
Плеоподы II	ep.														
	ex.												→	→	→
Плеоподы III	ep.														
	ex.												→	→	→
Плеоподы IV	ep.														
	ex.												→	→	→
Плеоподы V	ep.														
	ex.												→	→	→
Уроподы	ep.														
	ex.									→	→	→	→	→	→
Тельсон	ep.														
	ex.									→	→	→	→	→	→

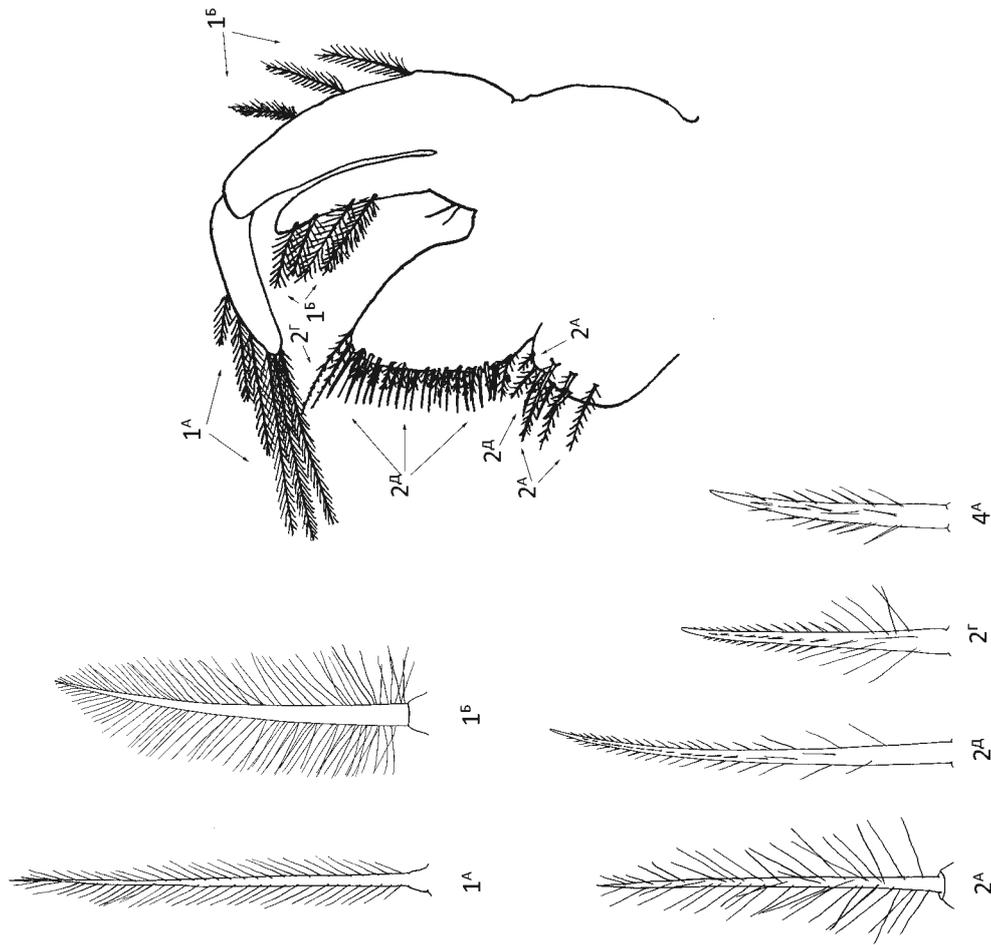
(A)



(B)

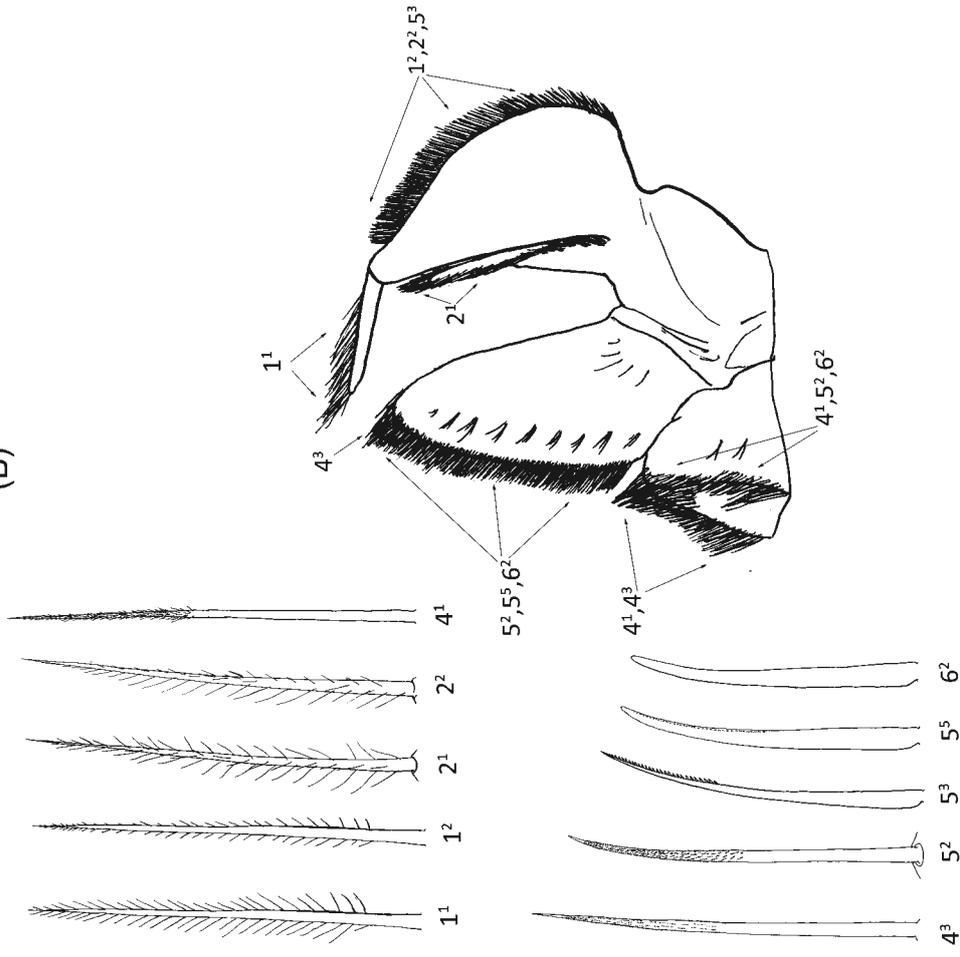


(A)



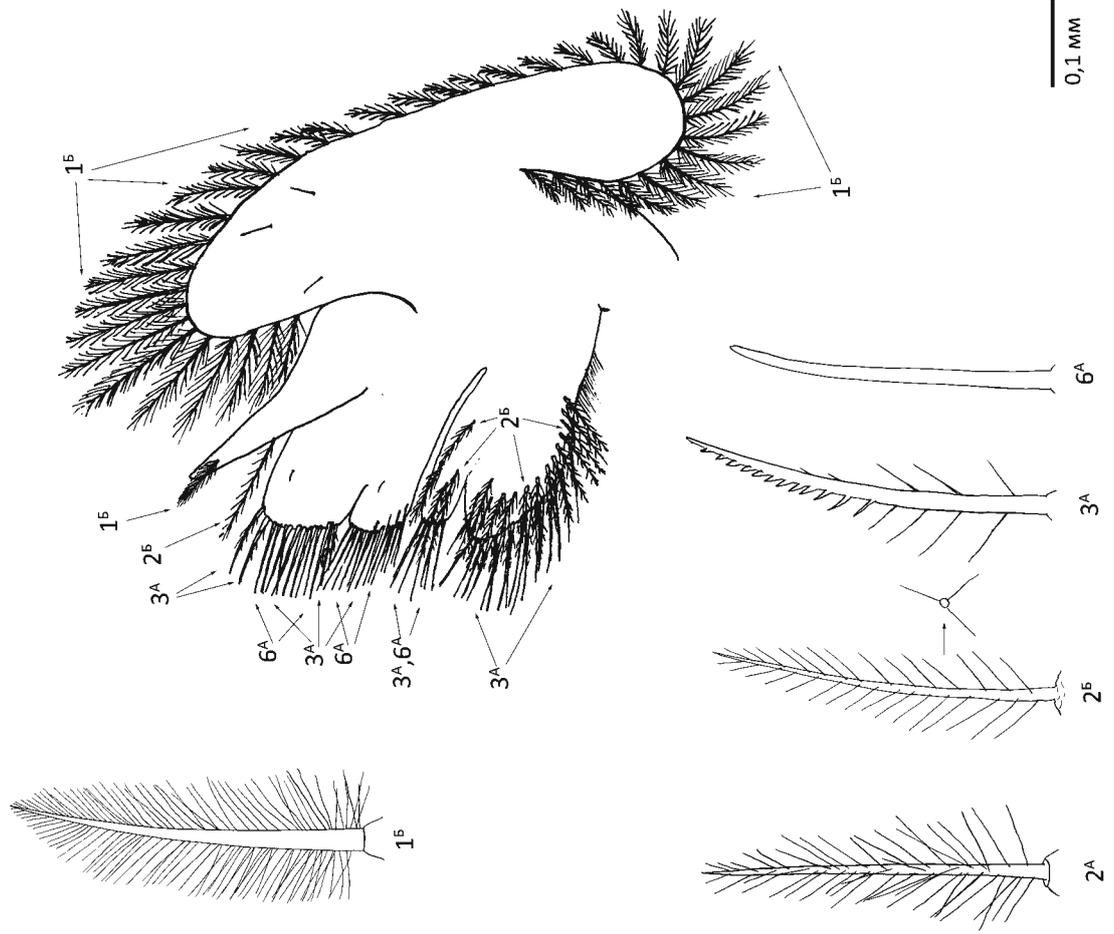
0,1 mm

(B)

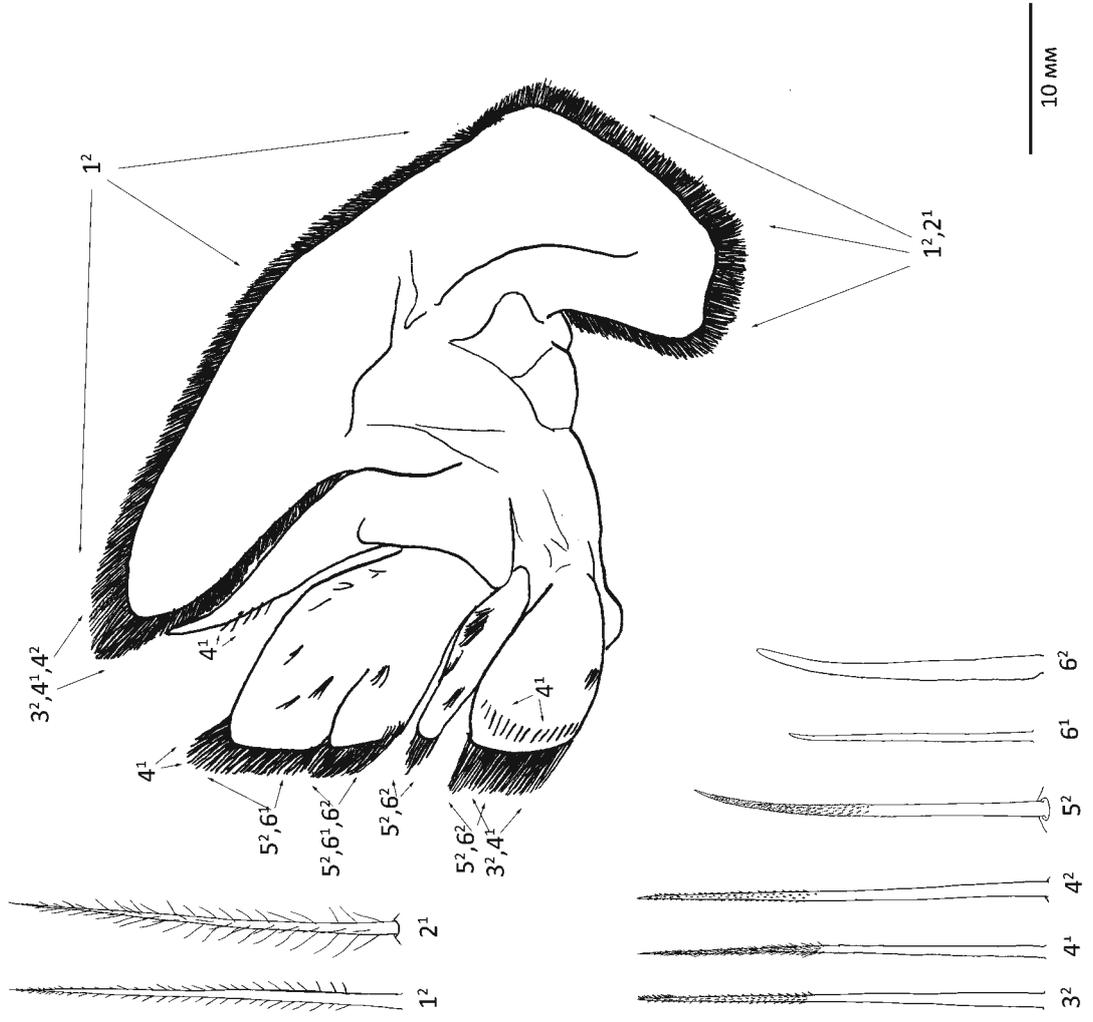


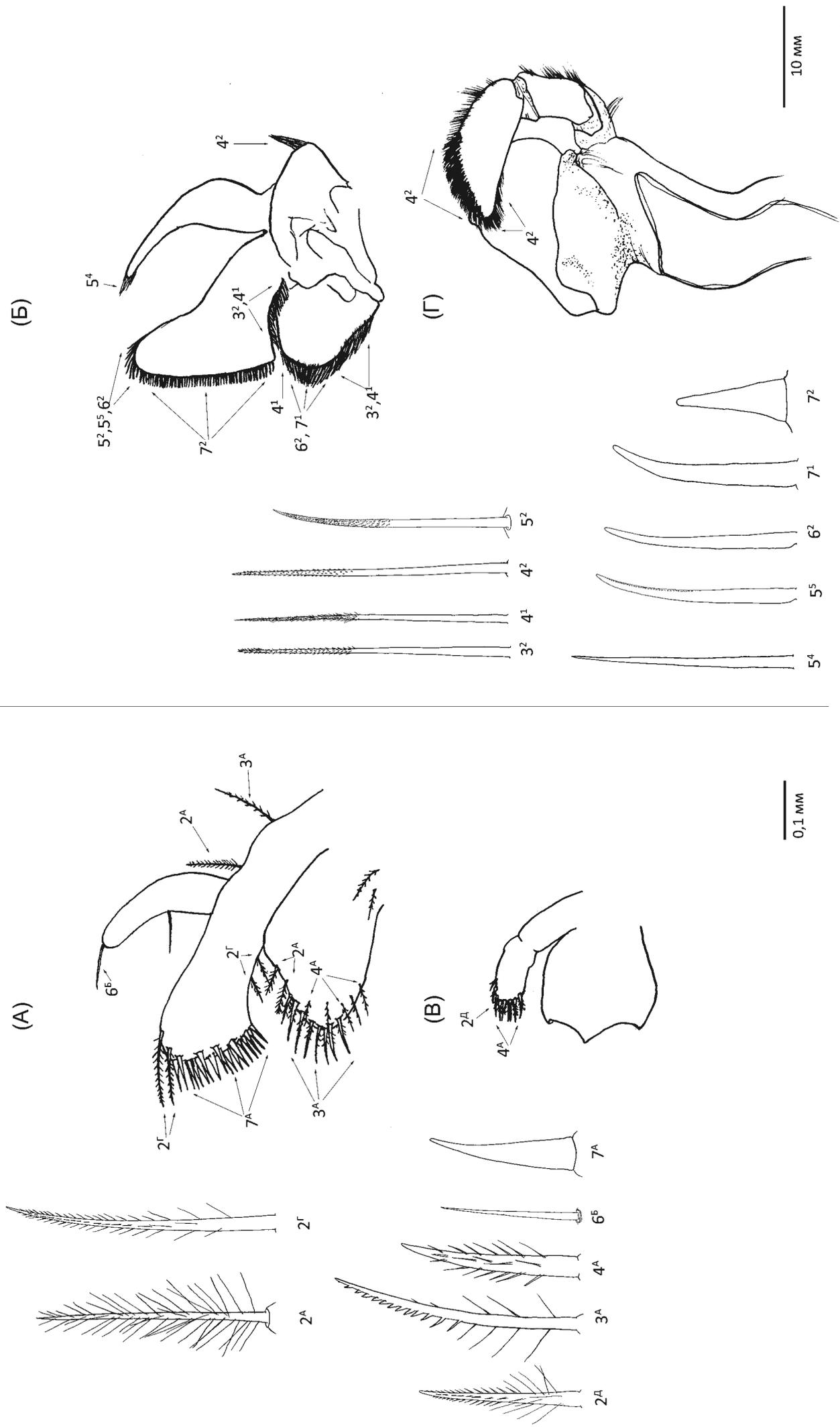
10 mm

(A)

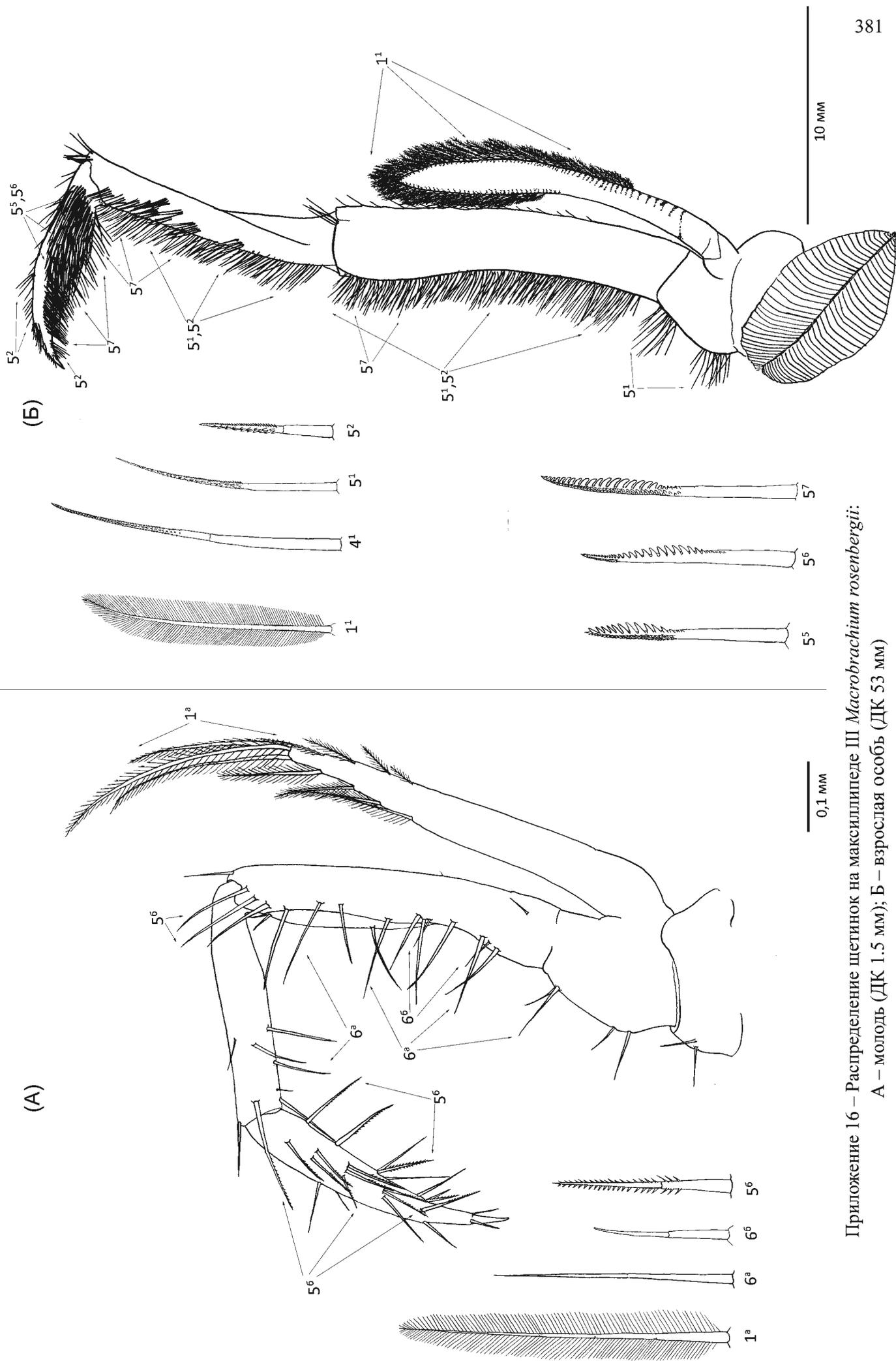


(Б)



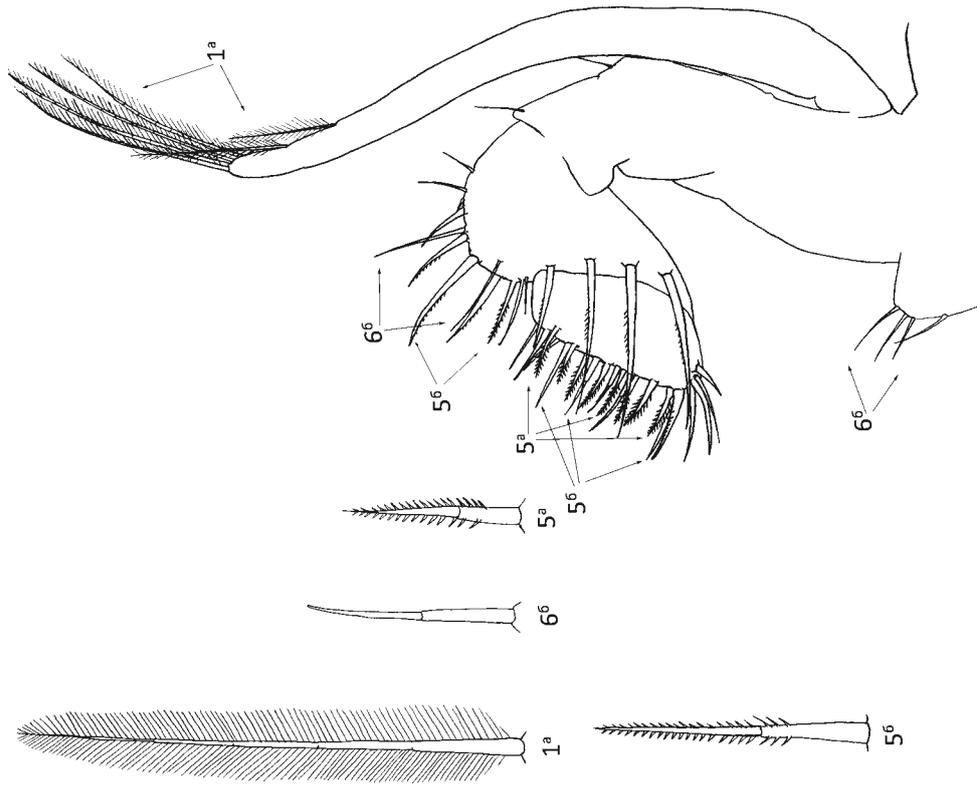


Приложение 15 – Распределение щетинок на максилле I (А, Б) и мандибуле (В, Г) *Paralithodes camtschaticus*:
 А, В – молодь (ШК 1.8 мм); Б, Г – взрослая особь (ШК 190 мм)

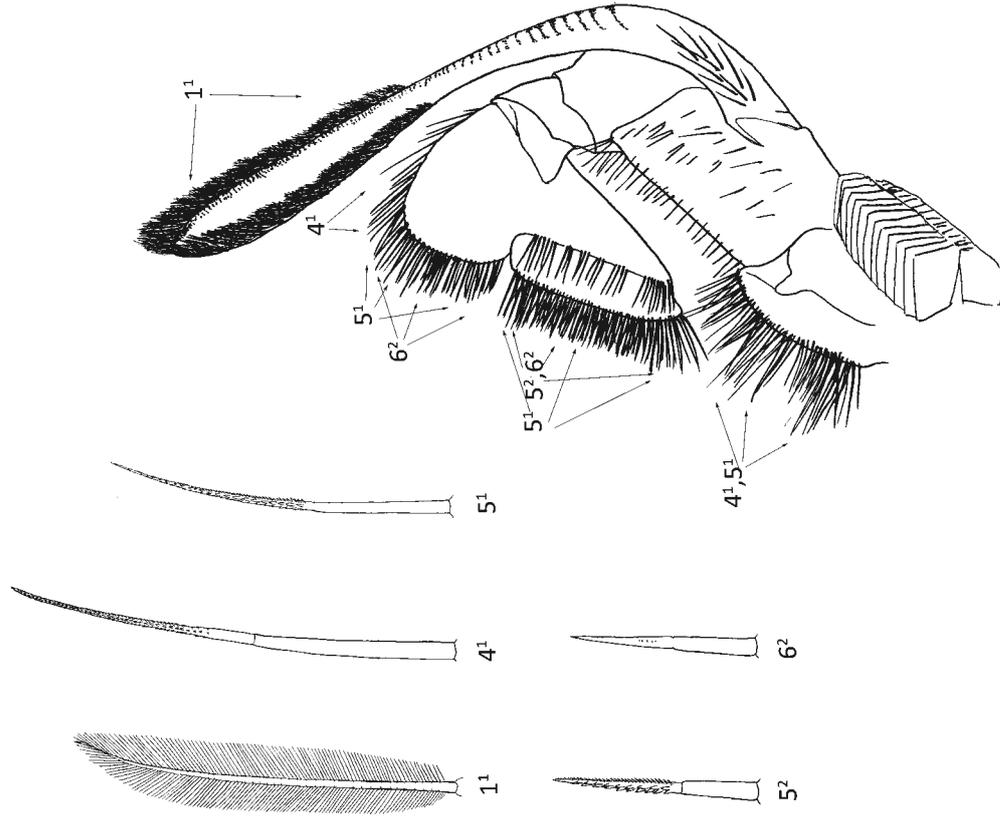


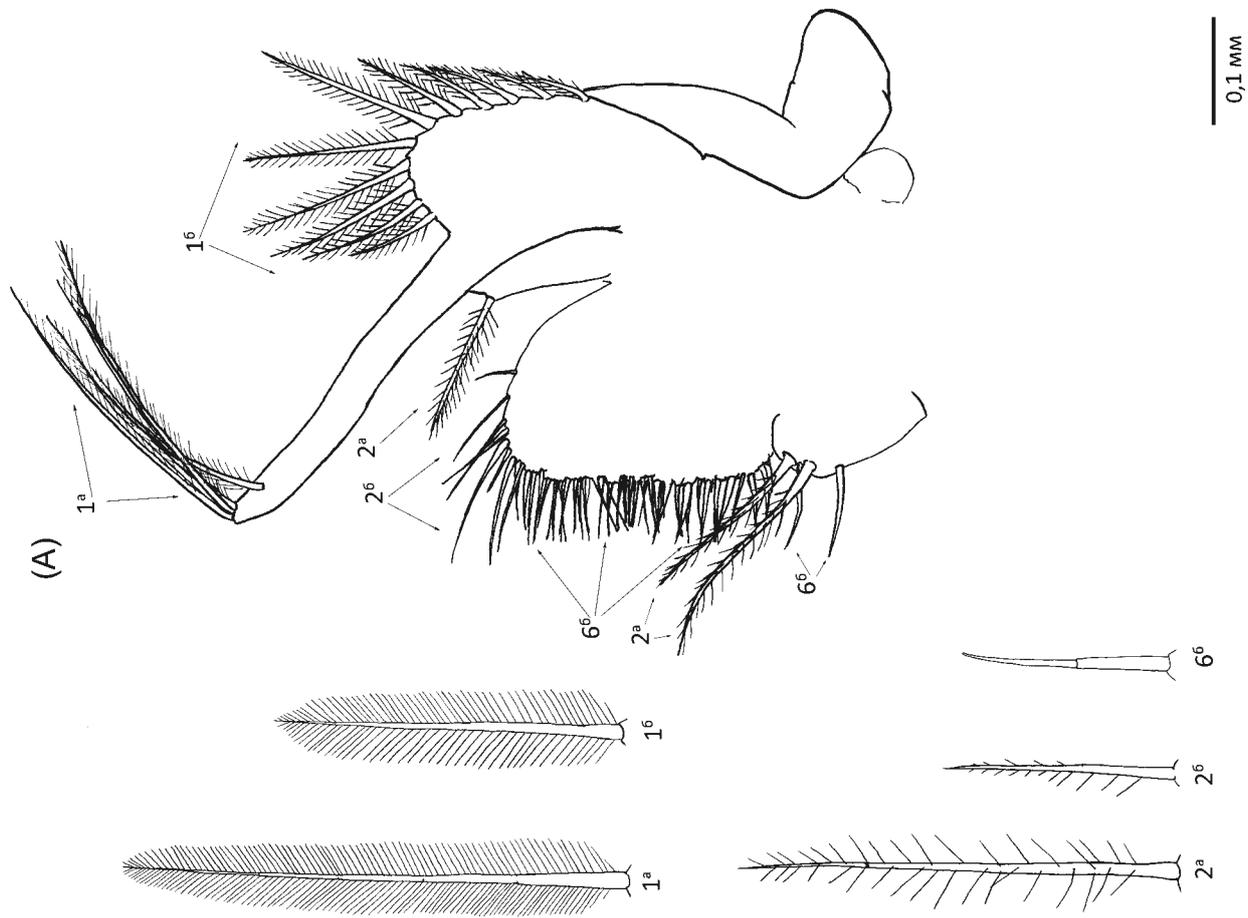
Приложение 16 – Распределение щетинок на максиллипеде III *Macrobrachium rosenbergii*:
 А – молодь (ДК 1.5 мм); Б – взрослая особь (ДК 53 мм)

(A)

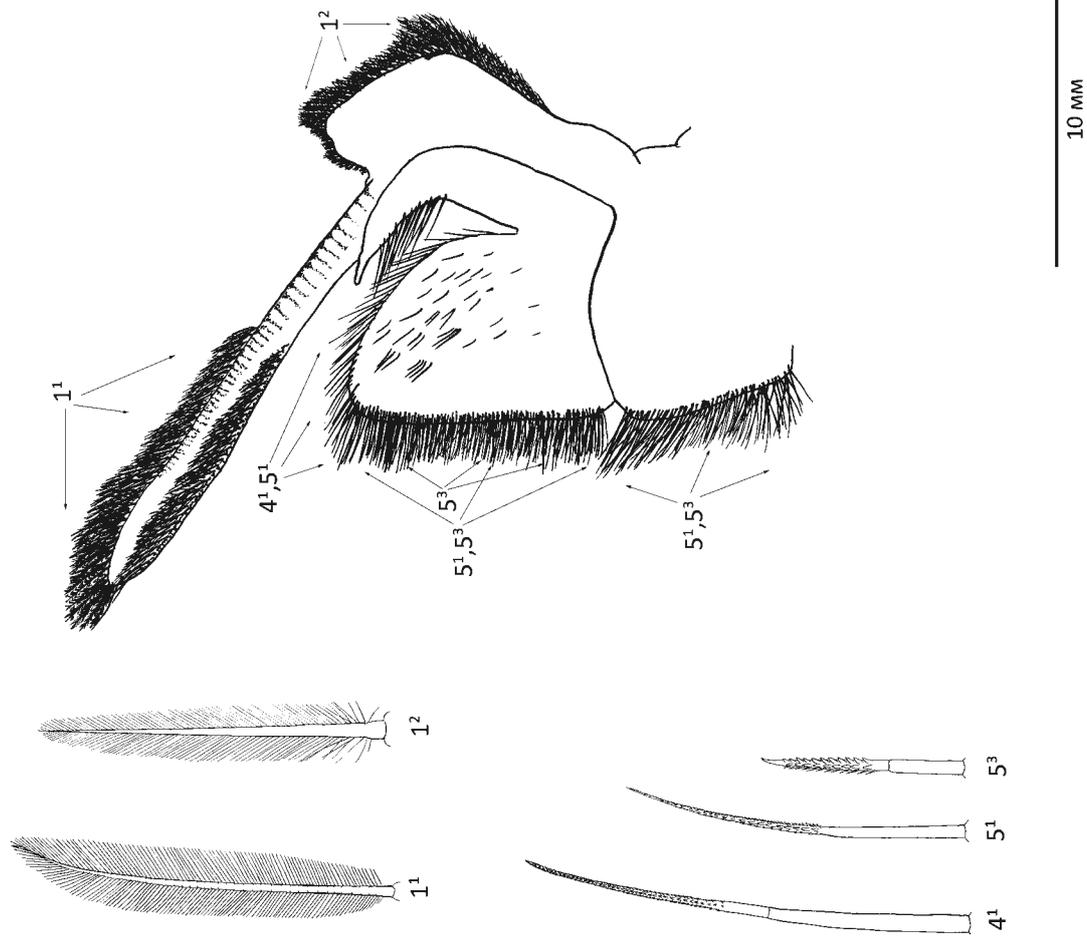


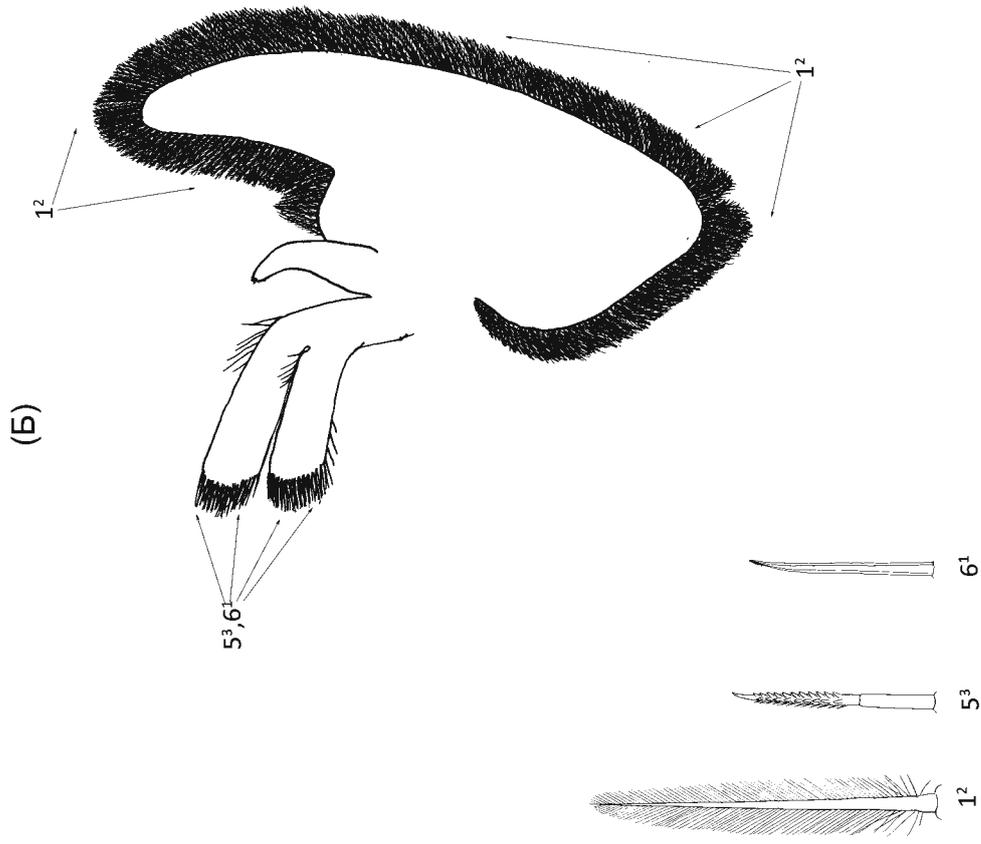
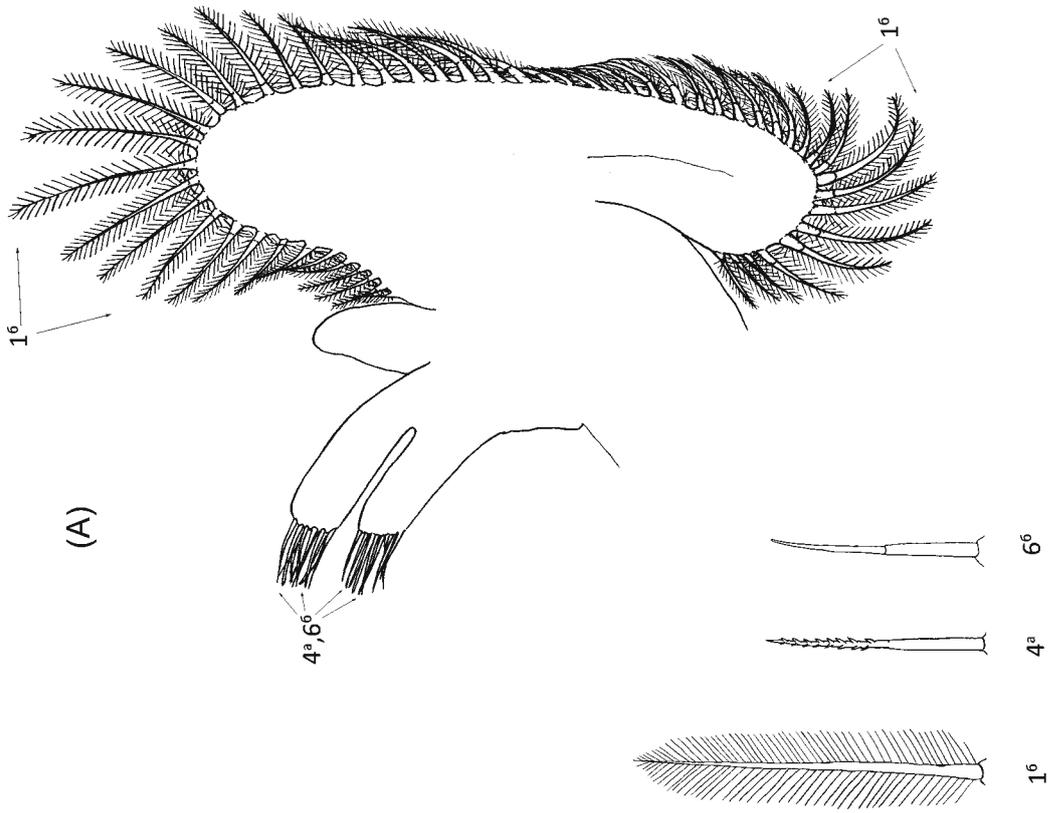
(B)



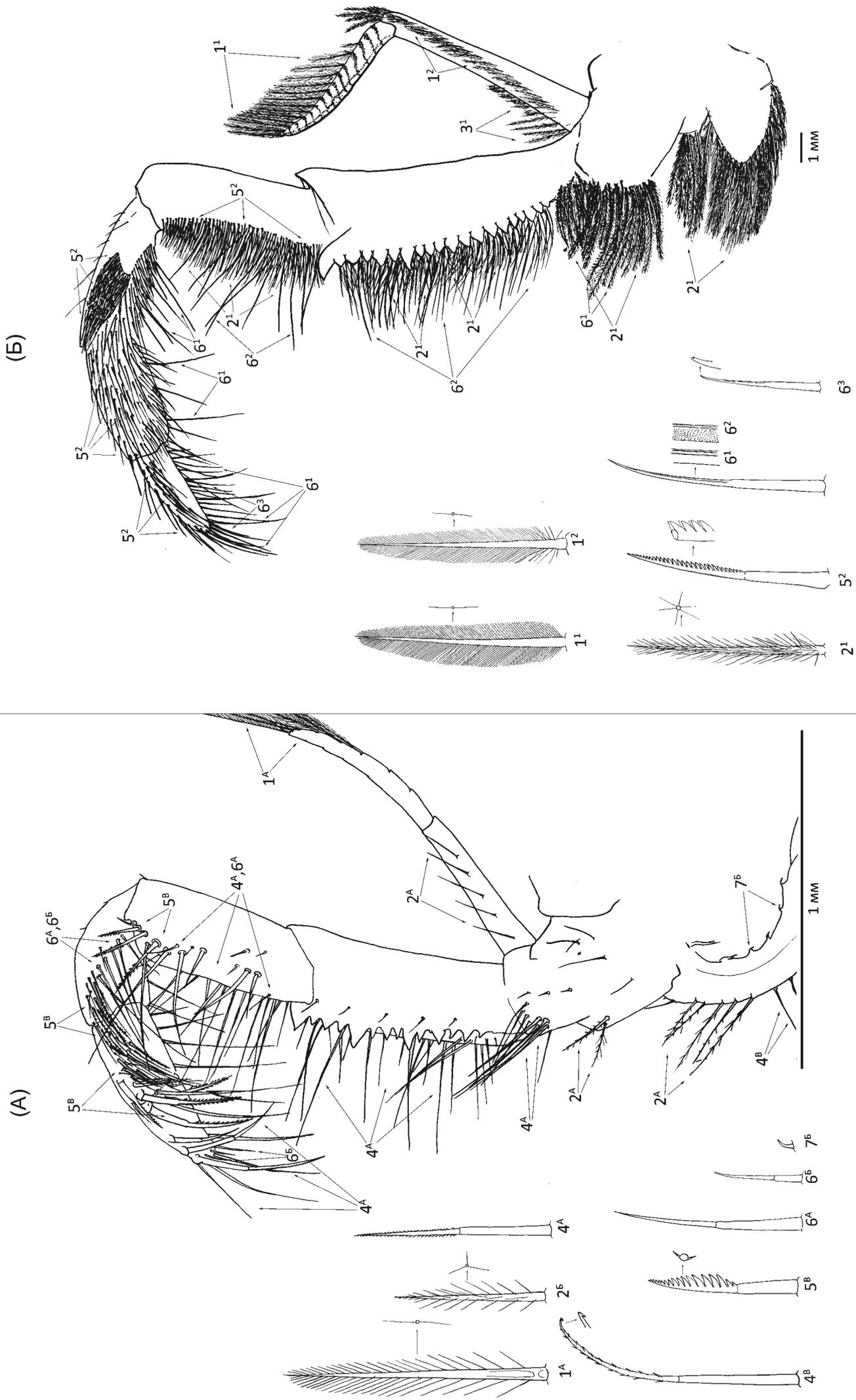


(B)





Приложение 19 – Распределение щетинок на максилле II *Macrobrachium rosenbergii*: А – молодь (ЛК 1.5 мм); Б – взрослая особь (ЛК 53 мм)

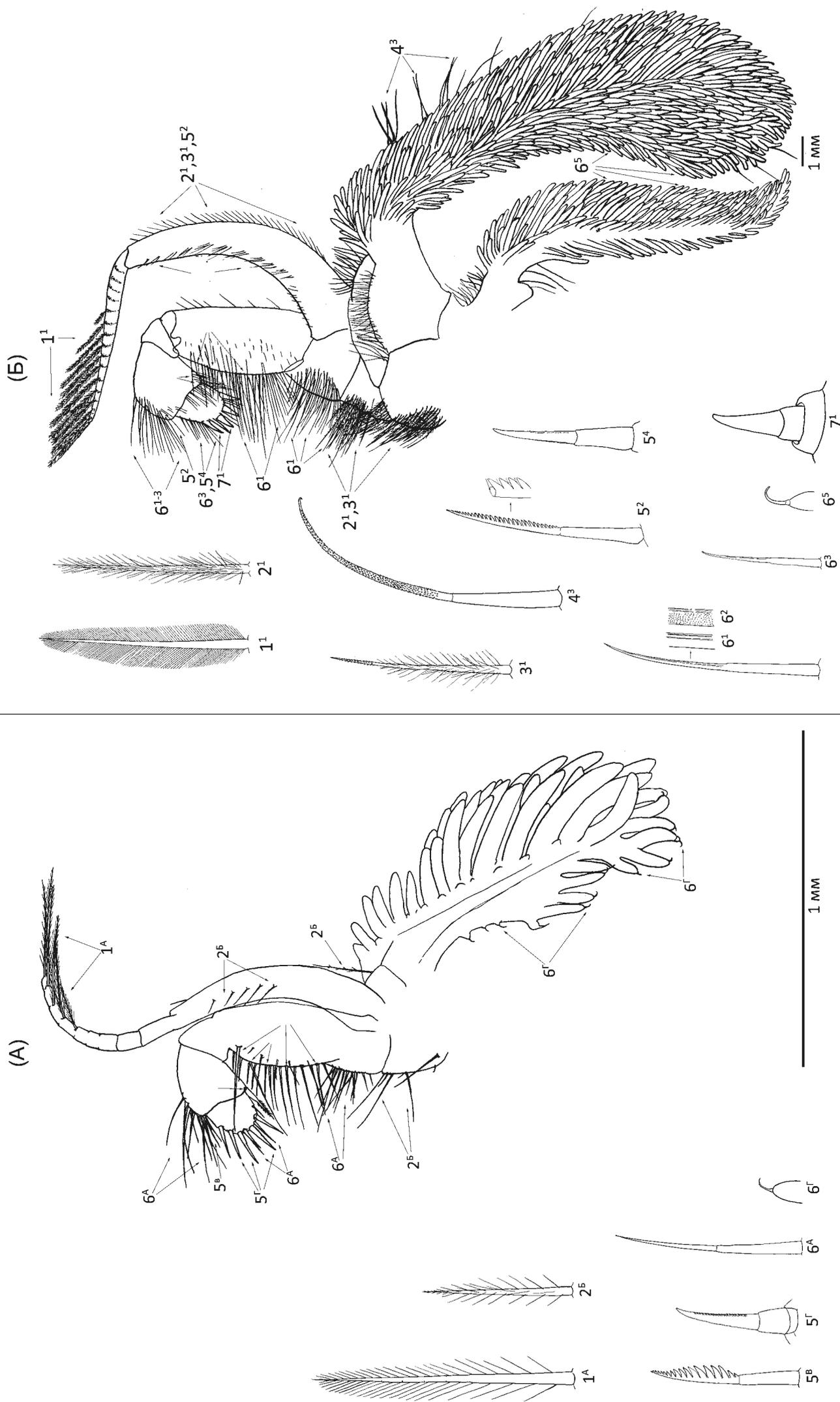


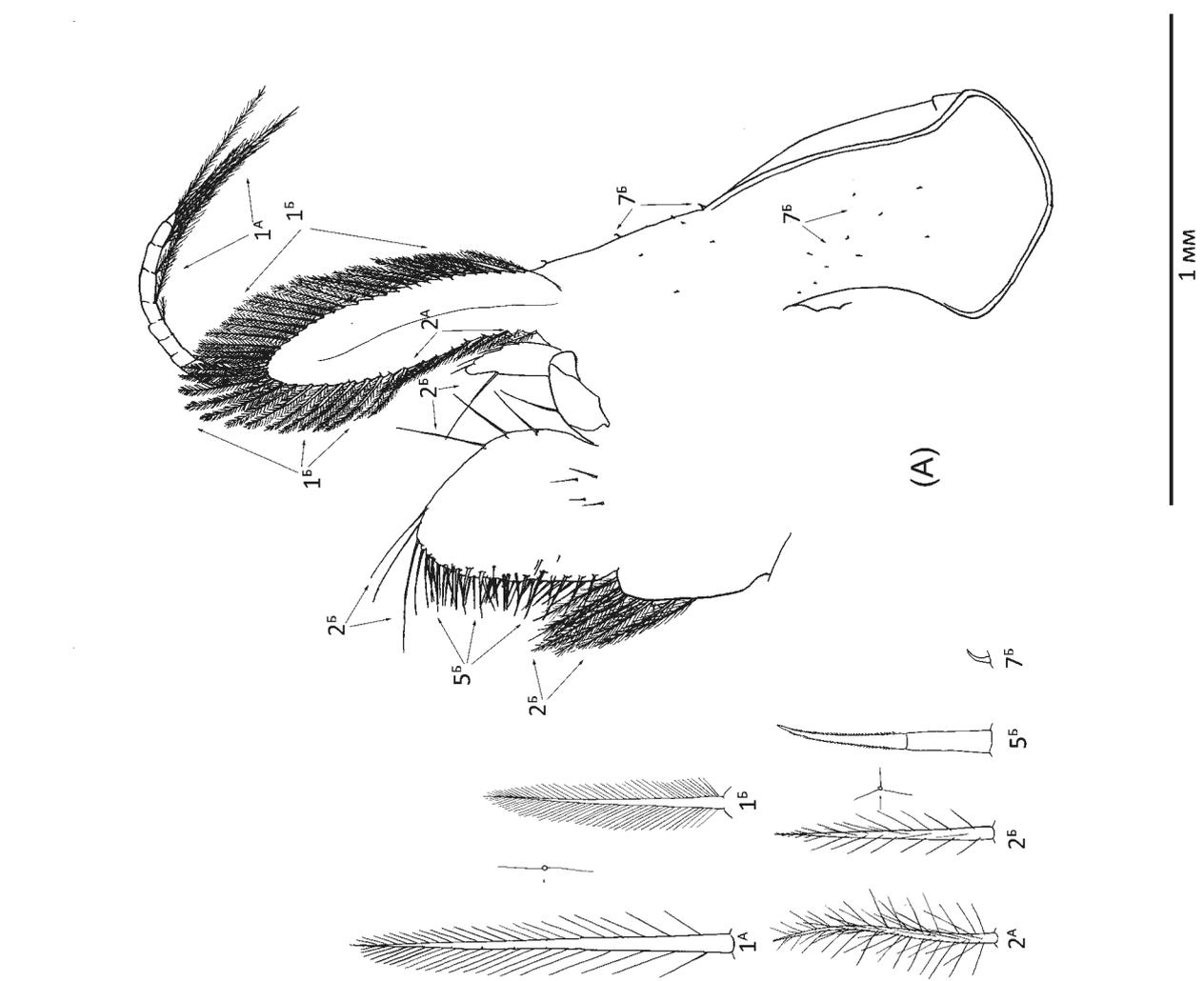
(Б)

(А)

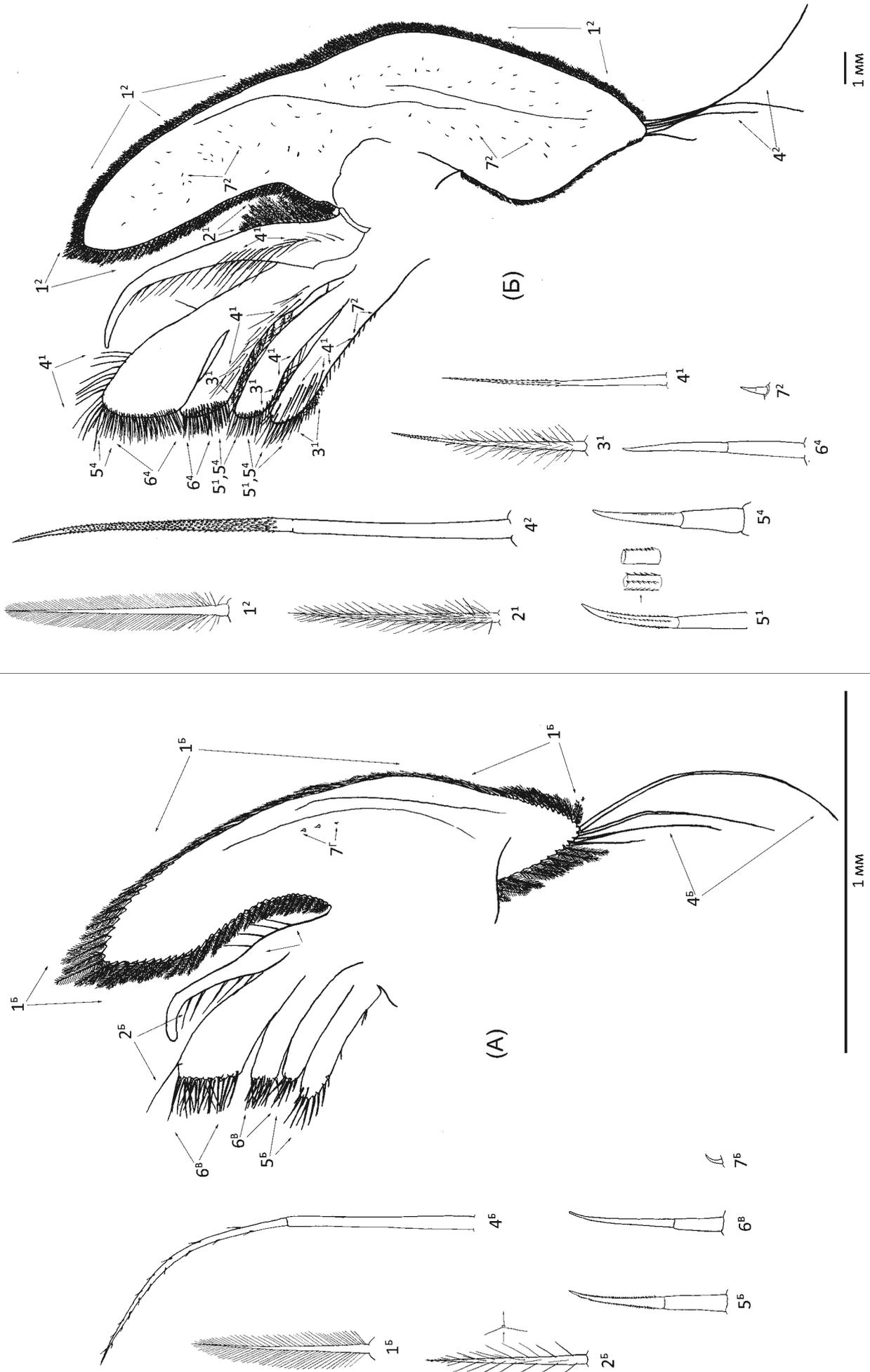
Приложение 21 – Распределение щетинок на максиллипе III *Cherax quadricarinatus*: А – молодь (ДК 3,2 мм); Б – взрослая особь (ДК 47 мм)

Приложение 22 — Распределение щетинок на максиллипе II *Cherax quadricarinatus*: А — молодь (ДК 3,2 мм); Б — взрослая особь (ДК 47 мм)

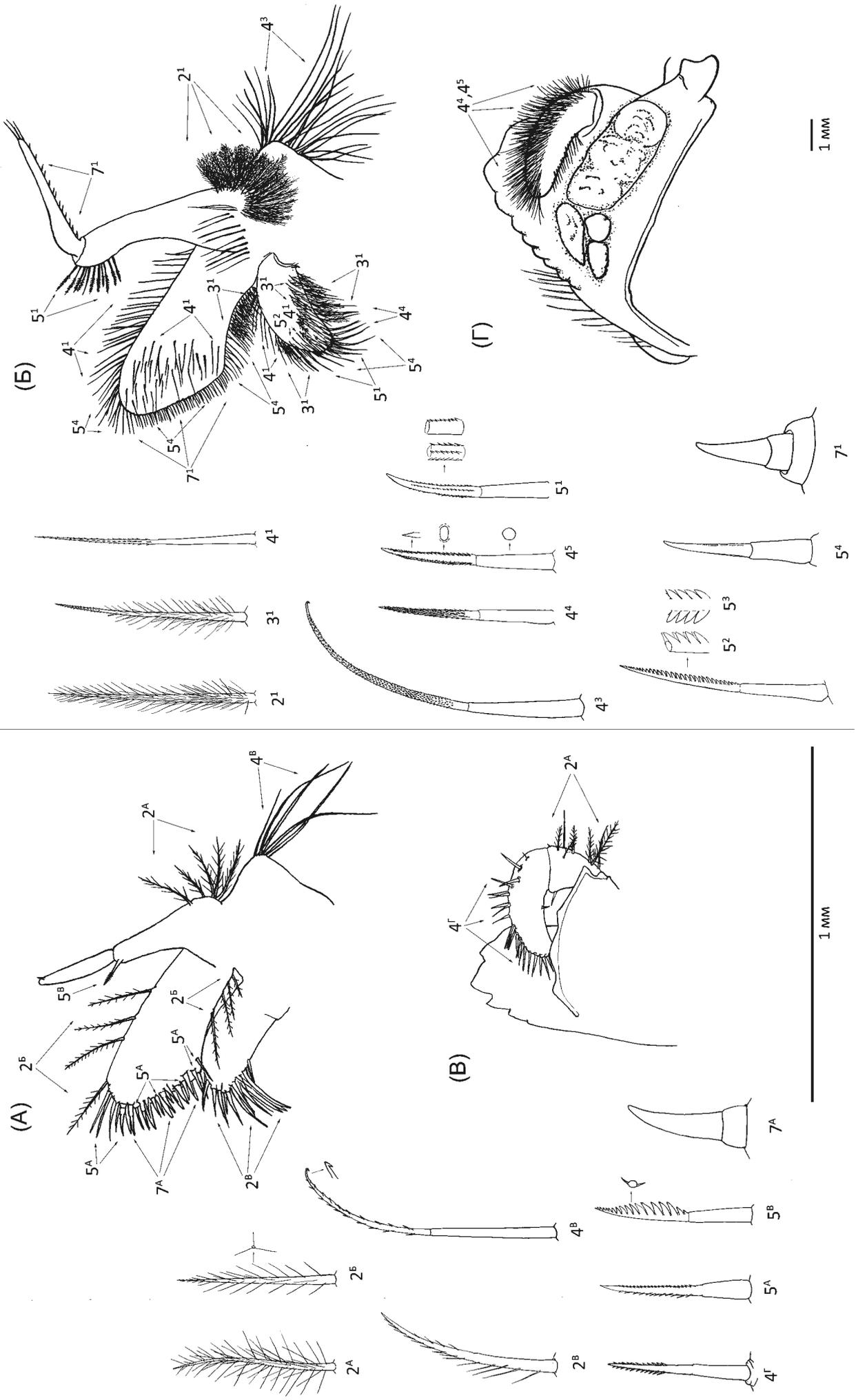




Приложение 23 – Распределение щетинок на максиллипе I *Chera quadricarinatus*: А – молодь (ДК 3,2 мм); Б – взрослая особь (ДК 47 мм)



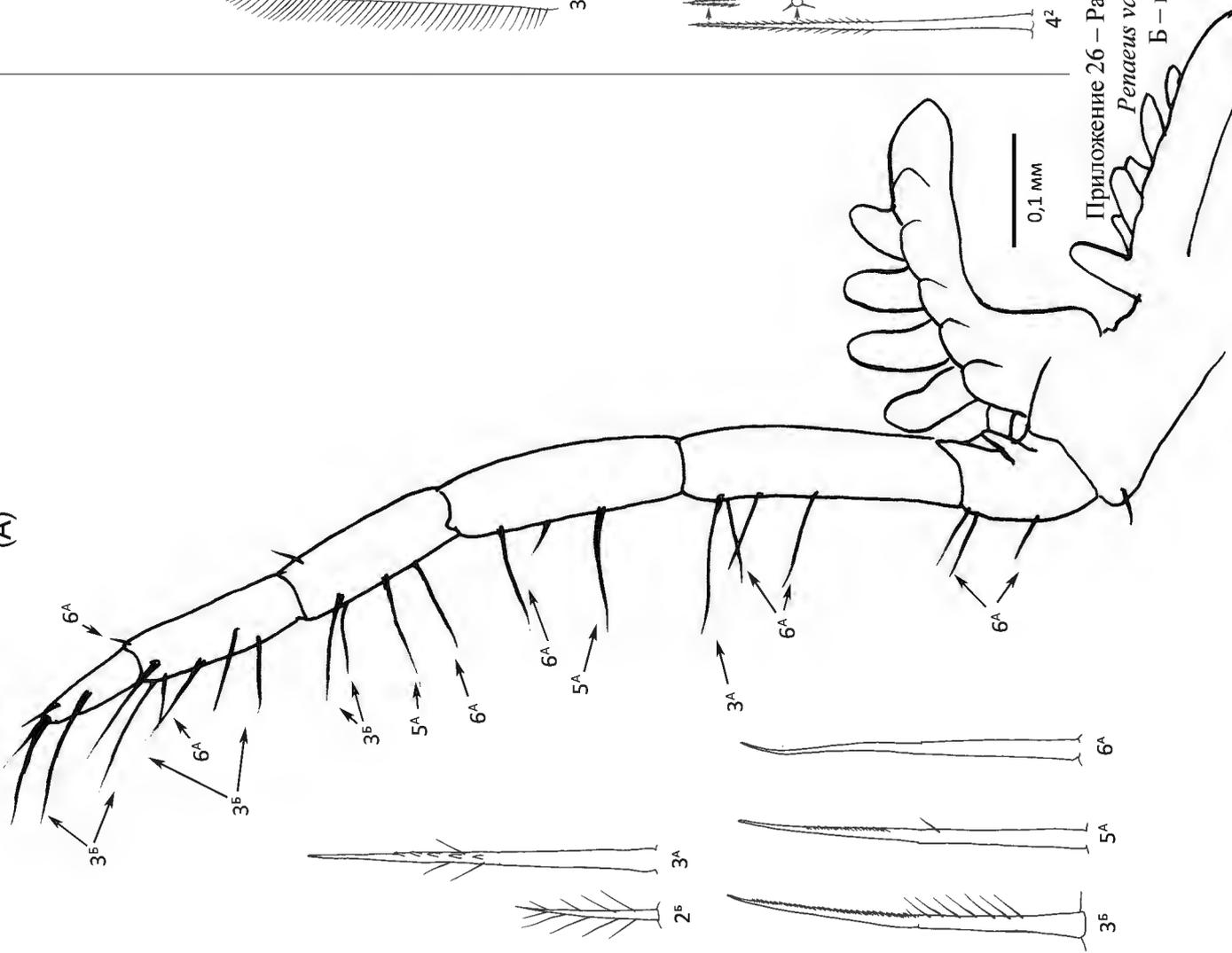
Приложение 24 – Распределение щетинок на максилле II *Cherax quadricarinatus*: А – молодь (ЛК 3,2 мм); Б – взрослая особь (ЛК 47 мм)



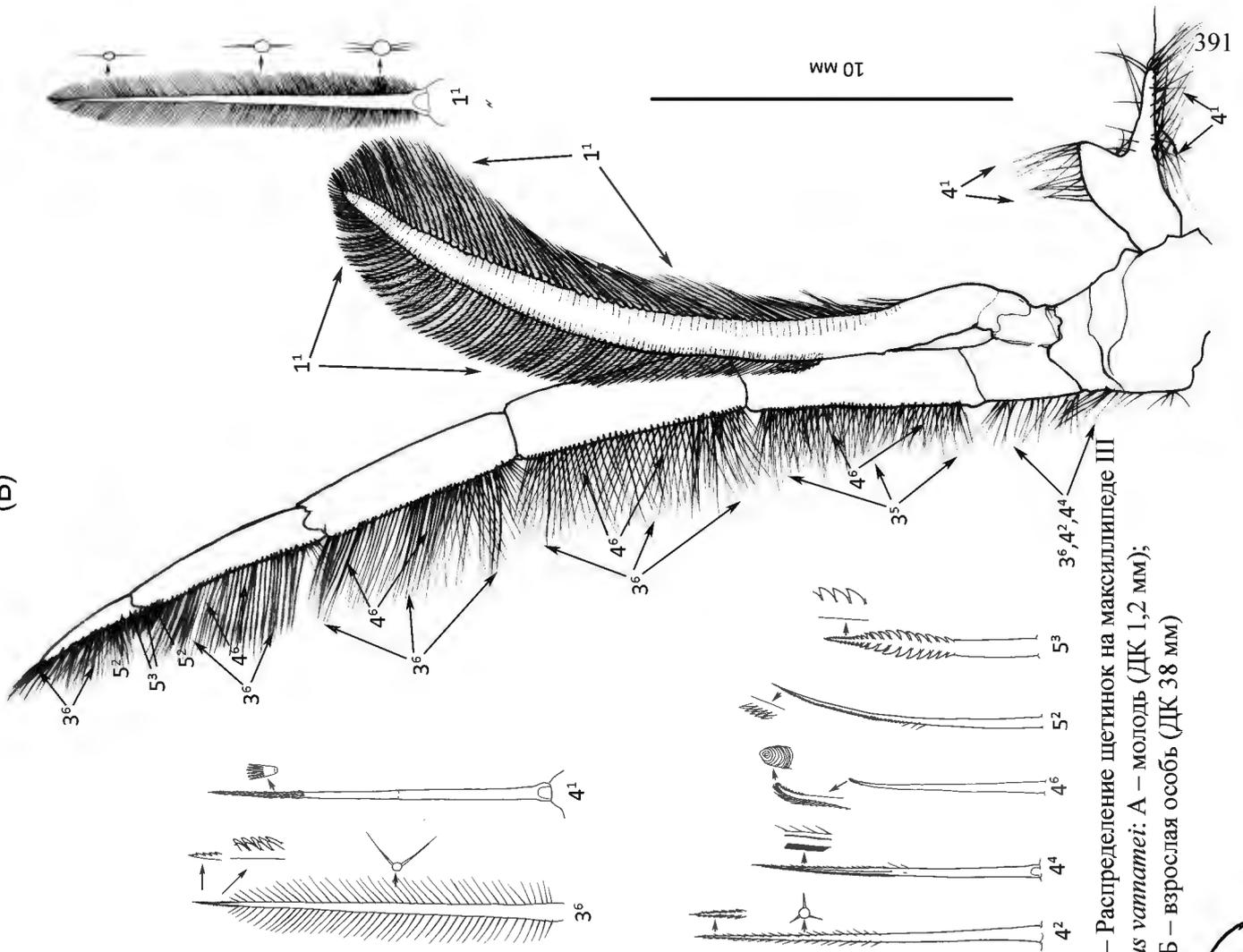
Приложение 25 – Распределение щетинок на максилле I (А, Б) и мандибуле (В, Г) *Cherax quadricarinatus*:

А, В – молодец (ДК 3.2 мм); Б, Г – взрослая особь (ДК 47 мм)

(A)

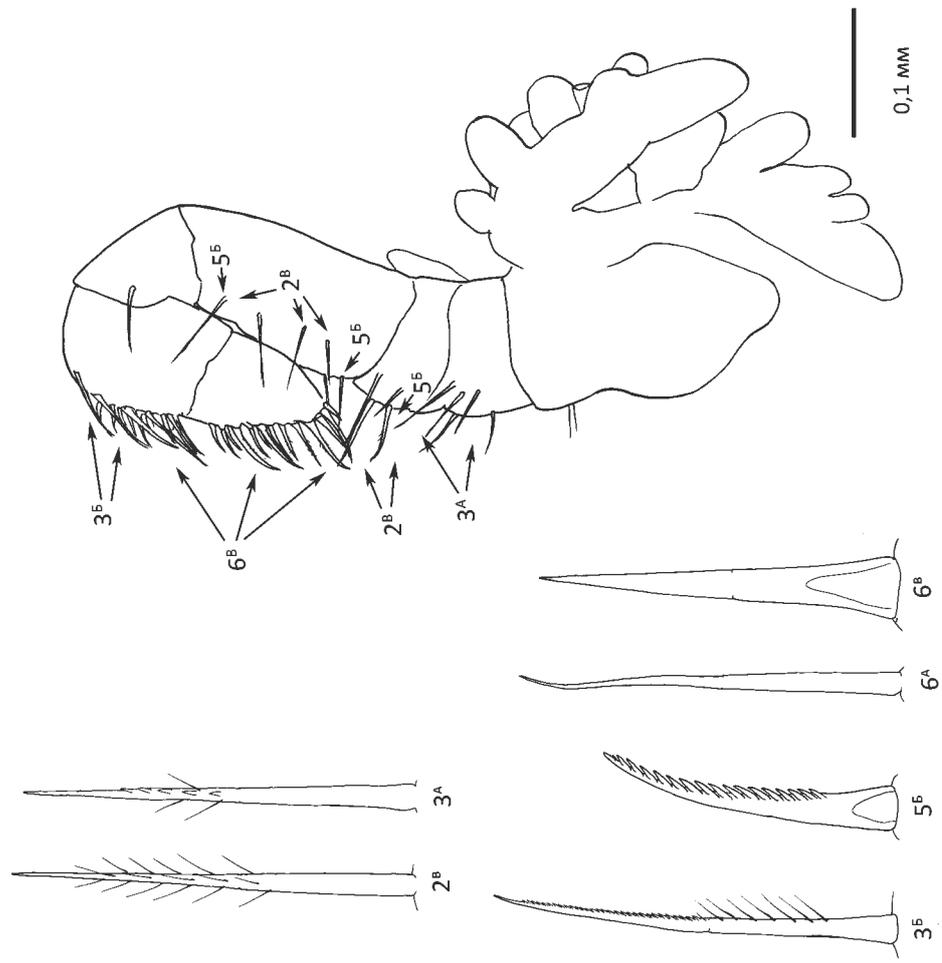


(B)

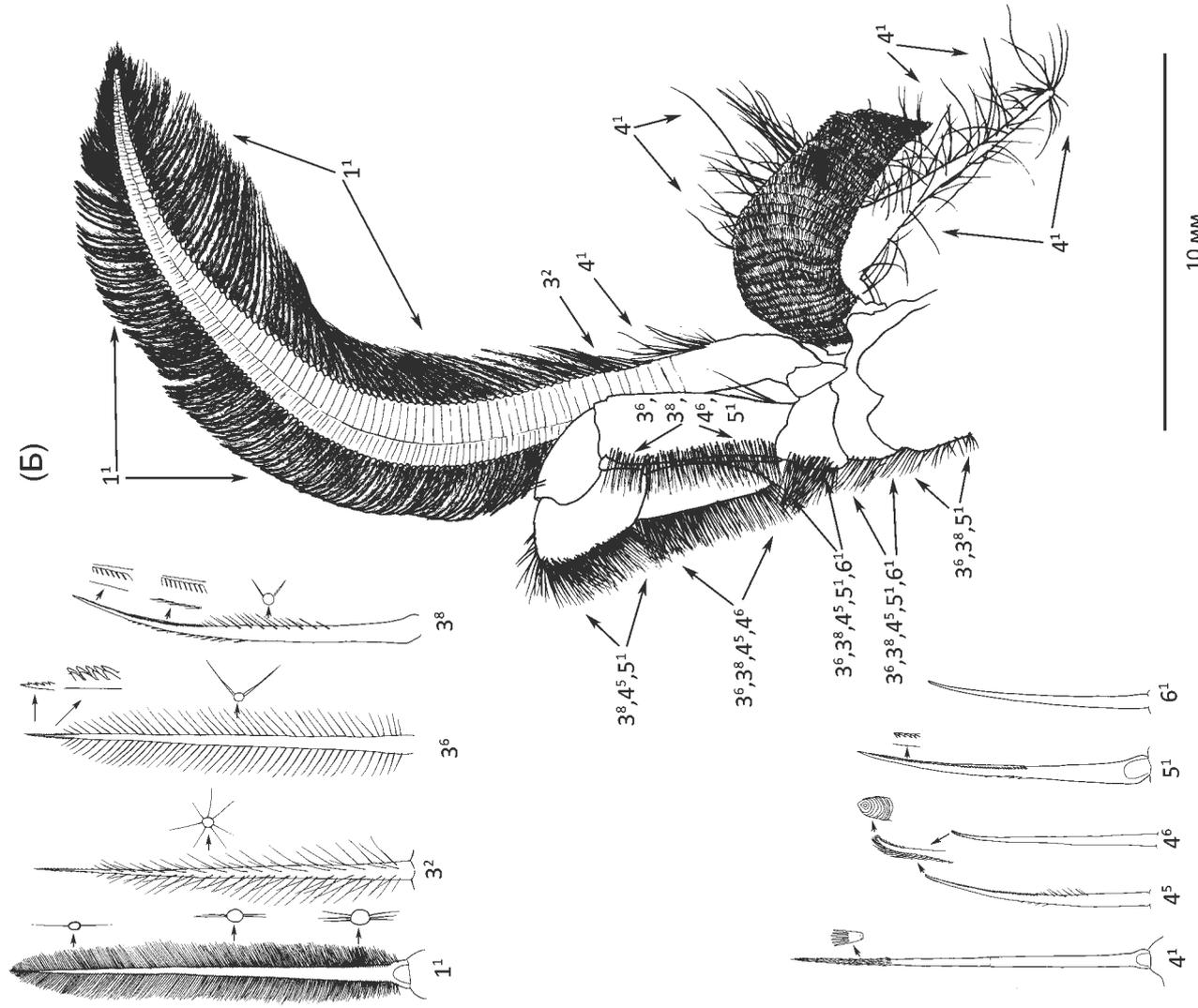


Приложение 26 – Распределение щетинок на максиллипеде III
Pelecus varipatus: А – молодь (ДК 1,2 мм);
 Б – взрослая особь (ДК 38 мм)

(A)

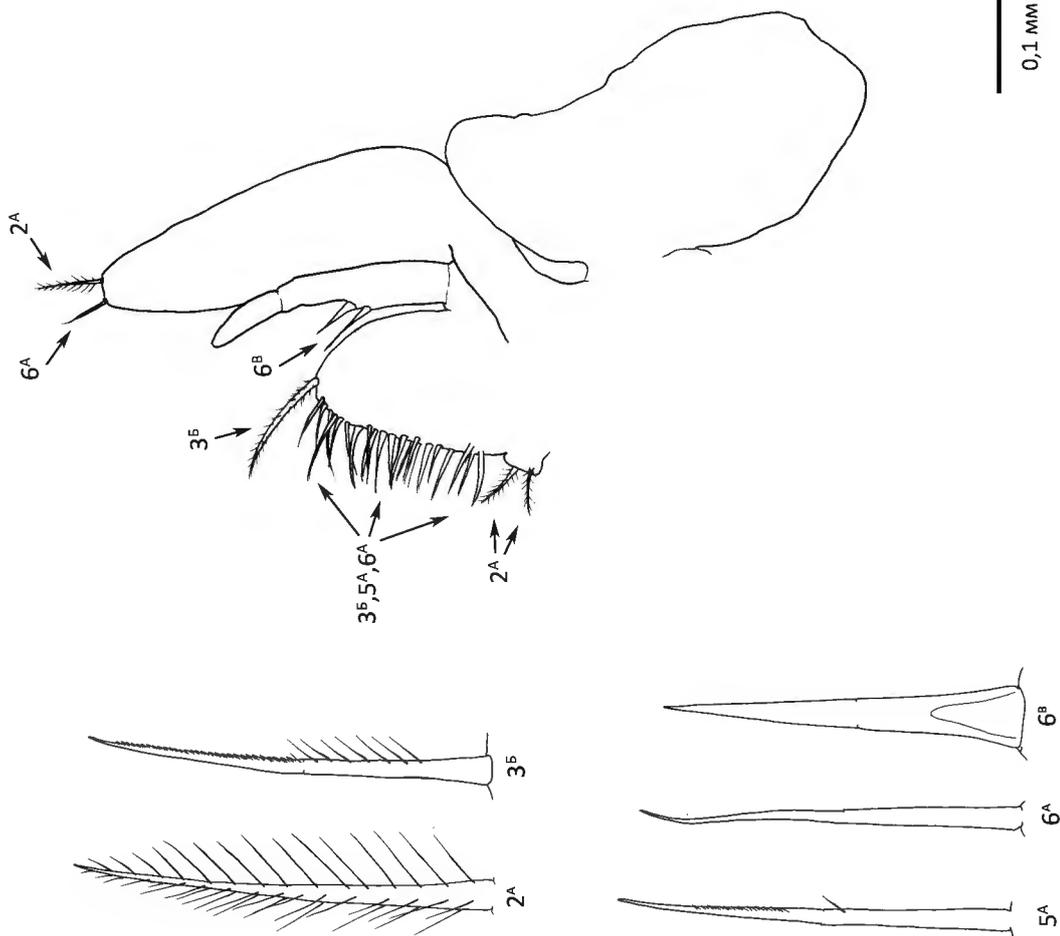


(Б)

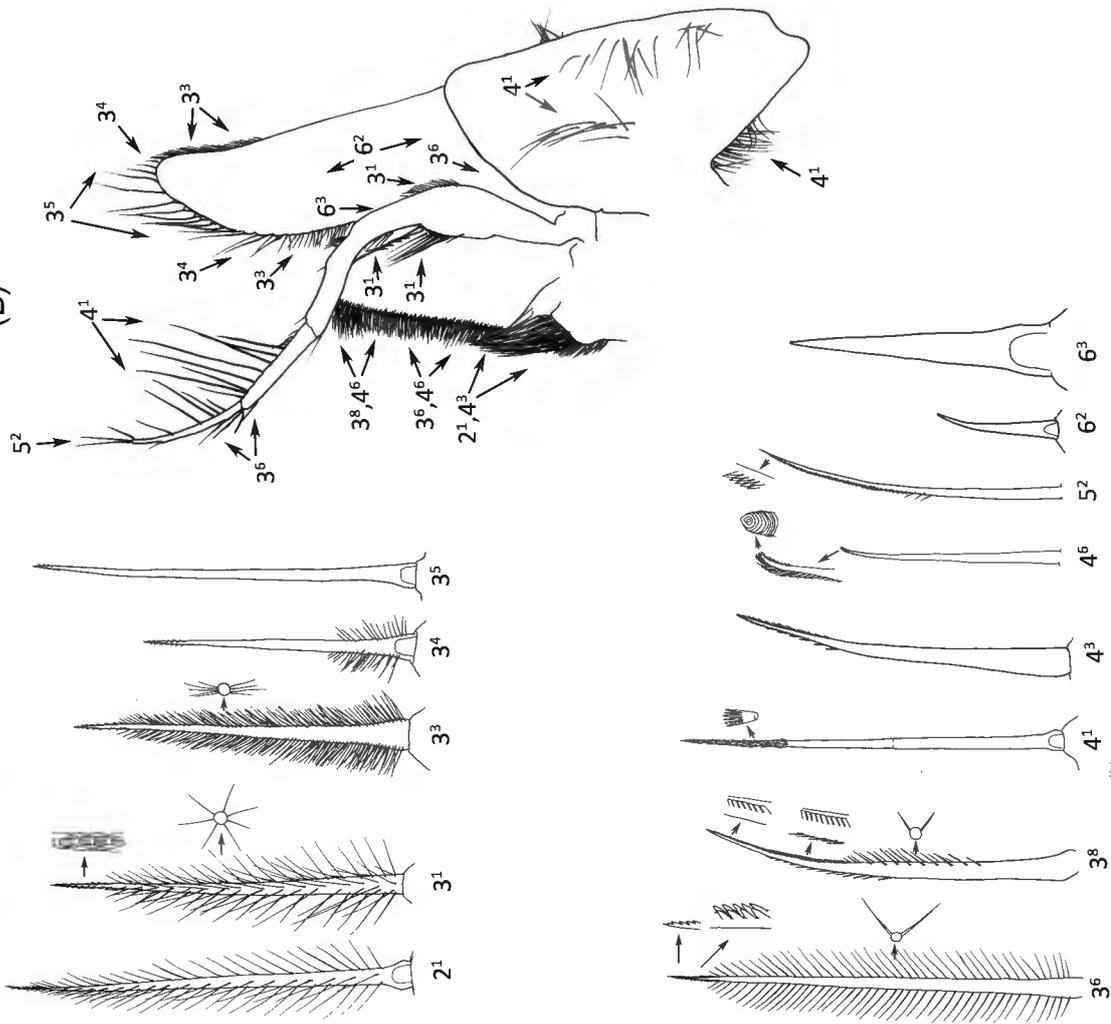


Приложение 27 — Распределение щетинок на максиллипеде II *Repais vattaei*: А — молодь (ДК 1,2 мм); Б — взрослая особь (ДК 38 мм)

(A)



(B)



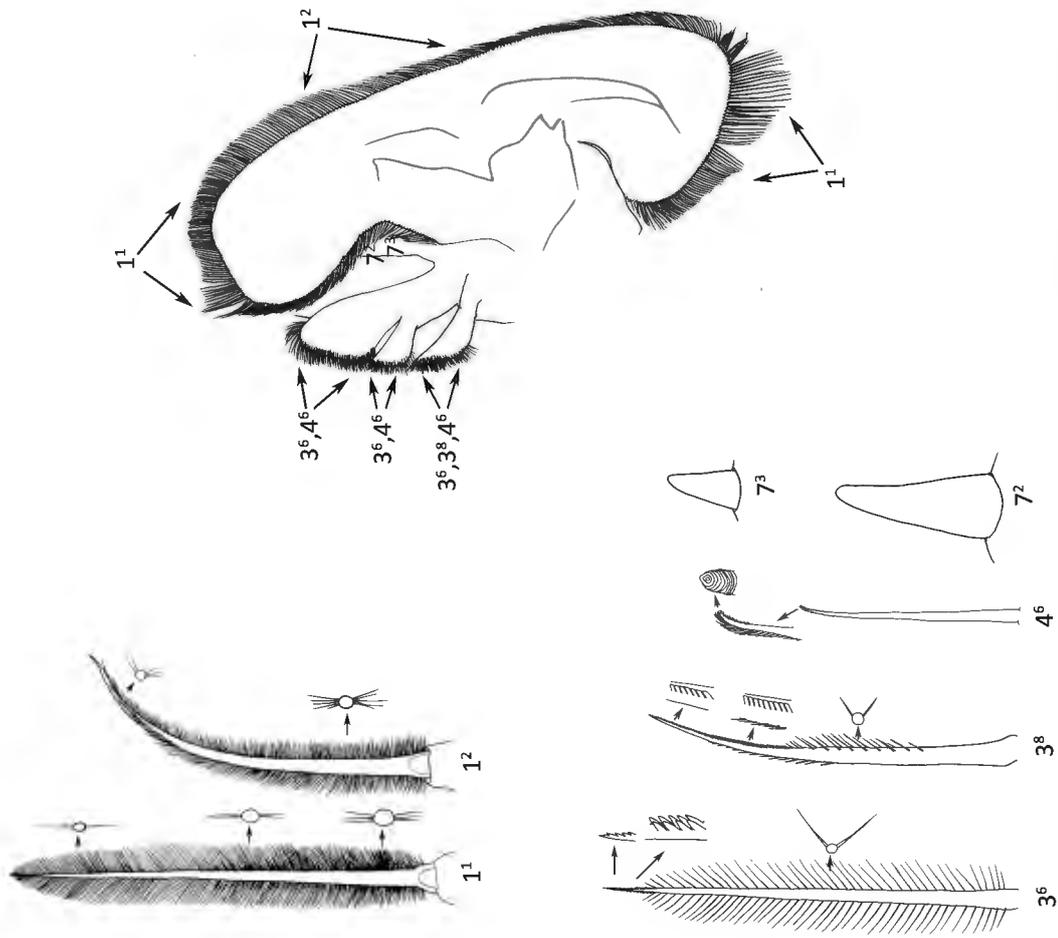
Приложение 28 — Распределение щетинок на максиллипеде I *Reanaeus vavpataei*: А — молодь (ДК 1,2 мм); Б — взрослая особь (ДК 38 мм)

10 мм

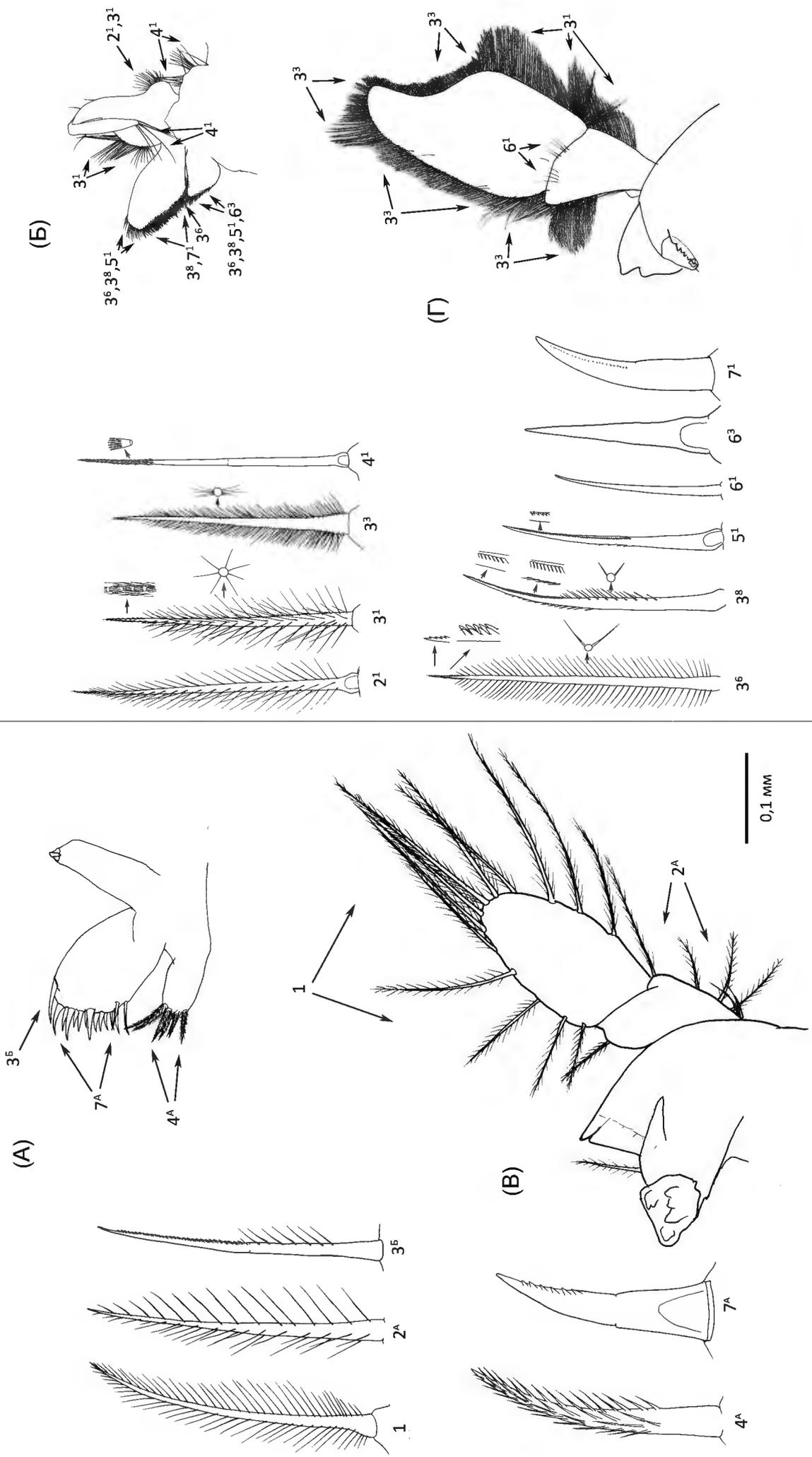
(A)



(Б)



Приложение 29 – Распределение щетинок на максилле II *Pelaeus vatataei*: А – молодь (ДК 1,2 мм); Б – взрослая особь (ДК 38 мм)



Приложение 30 — Распределение щетинок на максилле I (А, Б) и мандибуле (В, Г) *Ranaeus vattaei*:
 А, В — молодой (ДК 1,2 мм); Б, Г — взрослая особь (ДК 38 мм)

10 мм