

На правых рукописи

ОВСЯННИКОВА ЕКАТЕРИНА ВИКТОРОВНА

**ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА
ГИГАНТСКОЙ ПРЕСНОВОДНОЙ КРЕВЕТКИ
MACROBRACHIUM ROSENBERGII В
ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ**

Специальность 03.00.25 – Гистология, цитология,
клеточная биология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

A handwritten signature in black ink, consisting of several overlapping, vertical strokes that form a stylized, somewhat abstract shape.

Астрахань, 2005

Астрахань, 2005
Работа выполнена в Астраханском государственном
техническом университете

Научный руководитель:
доктор биологических наук

Крючков В.Н.

Официальные оппоненты:
доктор медицинских наук,
профессор
доктор ветеринарных наук,
профессор

Сентюрова Л.Г.

Тимченко Л.Д.

Ведущая организация:
Калмыцкий государственный университет

Защита состоится "24" июня 2005 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.009.01 по защите диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук в Астраханском государственном университете по адресу: 414000, г. Астрахань, пл. Шаумяна, 1. ЕИАГУ.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Астраханского государственного университета

Автореферат разослан 24 мая 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических
наук



Нестеров Ю.В.

2006-4
14673

2174103

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В последнее время промысел рыб и водных беспозвоночных имеет стойкую тенденцию к снижению уловов в результате сокращения запасов из-за перелова и ухудшения экологической обстановки. В то же время спрос на морепродукты возрастает, так как они являются важным источником белка и обладают ценными пищевыми качествами.

В настоящее время в аквакультуру Астраханской области вносятся новые объекты, в том числе гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii*. Условия, в которых она выращивается в Астраханской области значительно отличается от природных. Предварительно были выполнены определенные комплексные работы по внедрению данного вида, разработаны технологии разведения и выращивания, однако, осталось много нерешенных вопросов, в частности ранний онтогенез креветки.

Массовое культивирование креветок сдерживается недостаточной изученностью эмбрионального и раннего постэмбрионального циклов развития креветок, что и определяет актуальность исследования.

Несмотря на кажущуюся полноту информации о культивировании гидробионтов в мире, остается необходимость значительного увеличения фактических знаний в области цитологии и гистологии беспозвоночных в условиях их естественной среды обитания и в условиях культивирования. Усвоение новых объектов в аквакультуру (креветки, улитки, мидии, и т.д.) затрудняется нехваткой знаний об адаптации животных к новым условиям существования (Макрушин, 1991; Rodger, Davies, 2000). Морфологическое строение ракообразных описано в работах многих исследователей (Кобякова, Долгопольский, 1969; Догель, 1981; Полянский, 1985). Эти исследования внесли большой вклад в изучение морфогенеза ракообразных и расширили возможности дальнейшего, более полного изучения гидробионтов.

Нужно отметить, что гистология низших позвоночных и беспозвоночных, разрабатывается в меньшей степени, и обобщающие труды по этим разделам гистологии очень малы (Вельш, Шторх, 1976). В доступной литературе содержатся только общие сведения о гистологическом строении различных тканей, органов и систем ракообразных.

Подробно описана эмбриология высших и низших ракообразных (Иванов, 1937; Вельш, Шторх, 1976; Иванова-Казас, 1979), однако, исследования этих авторов затрагивают лишь эмбриональное развитие. Многие исследователи изучают отдельные системы органов и тканей взрослых особей (Hossain et al., 1991; Fowler, Leonard, 1999; Saravana, Geraldine, 2000).



Менее изучены вопросы органо- и гистогенеза креветки в период постэмбрионального развития, от стадии вылупления до стадии взрослой особи. В основном опубликованные данные посвящены вопросам морфологии и физиологии отдельных органов или систем (Иванова-Казас, 1979; Заварзин, 1985), авторы уделяют внимание лишь отдельным периодам развития особей.

В настоящее время большое научно-практическое значение приобрело изучение вопросов, касающихся исследований раннего онтогенеза гидробионтов в природных и искусственных условиях, что объясняется низкой устойчивостью организма в этот период.

Целью исследования явилось изучение особенностей развития личинок гигантской пресноводной креветки в условиях аквакультуры.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Анализ влияния на раннее постэмбриональное развитие креветок абиотических факторов среды
2. Оценка динамики роста и развития личинок гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* в искусственных условиях.
3. Изучение процессов гисто- и органогенеза гигантской пресноводной креветки в раннем онтогенезе.
4. Выявление критических стадий в развитии каждой системы органов креветки.
5. Изучение аномалий развития личинок гигантской пресноводной креветки, возникающих под действием абиотических факторов.

Научная новизна исследований состоит в том, что подобных комплексных исследований раннего онтогенеза (посталийного) гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* до нашего времени не проводилось. Впервые описан гисто- и органогенез гигантской пресноводной креветки от стадии вылупления до стадии взрослой особи. В работе проанализирована сравнительная динамика развития нормально развивающихся личинок гигантской пресноводной креветки и личинок, имевших отклонения в развитии. Впервые были выявлены ключевые стадии в развитии внутренних органов гигантской креветки, на которых происходят основные органогенетические преобразования. Впервые было обнаружено наличие железистых клеток в жабрах взрослых креветок, не описанные ранее в литературе.

Практическая значимость работы. Установленные оптимальные условия культивирования креветок на ранних стадиях развития, позволяют предупреждать аномалии, связанные с неблагоприятными абиотическими факторами. Выявленные ключевые стадии развития личинок креветок, позволяют оптимизировать условия содержания в этот период времени, когда организм наиболее восприимчив к факторам среды. Систематизация основных форм патологии личинок по времени возникновения и

степени тяжести, позволяет прогнозировать возможные случаи массовой гибели личинок креветок и предупреждать возникновение болезней. Материалы исследования используются в преподавании курсов «Зоология», «Гистология» и «Биология размножения и развития» в Астраханском государственном техническом университете.

Положения, выносимые на защиту.

1. Установлено, что на рост и развитие личинок гигантской пресноводной креветки наибольшее влияние оказывают такие факторы среды как температурный режим, соленость воды, количественное содержание аммонийного азота, нитритов и нитратов.

2. Отмечено гетерохронное развитие систем органов на ранних стадиях развития: интенсивно развивается нервная система, пищеварительная и опорно-двигательная. Более медленно развивалась сердечно-сосудистая, дыхательная, позже всех развивается половая.

3. Отмечено, что популяция выклюнувшихся личинок креветки является гетерогенной, о чем свидетельствуют показатели динамики роста и массы, времени наступлений стадии развития личинок, появлении различных уродств.

4. Наиболее распространенными аномалиями были: нарушение целостности сосудов, с последующим кровоизлиянием, процессы нарушения линьки. Появление аномалий развития связано с воздействием неблагоприятных абиотических факторов, лимитирующих рост и нормальное развитие личинок.

Апробация результатов исследования. Основные результаты исследования были доложены на VI Международной научной конф. «Эколого-биологические проблемы бассейна Каспийского моря» (Астрахань, 2003), на Международной научно-практической конф., посвященной 70-летию юбилею академика Национальной академии наук республики Казахстан, профессора М.Д. Диарова (Атырау, 2003), на Международной очно-заочной научной конф. «Современная наука и проблемы выбора жизненной стратегии человечества» (Тула, 2003), на 6-ой Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пущино, 2002), школе-семинаре по современным проблемам экологии (Краснодар, 2004), на ежегодных научно-технических конференциях профессорско-преподавательского состава АГТУ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов собственных исследований, обсуждения заключения и выводов. Диссертация изложена на 174 страницах, содержит таблицы и 35 рисунков. Список используемой литературы включает 169 источников.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в Астраханском государственном техническом университете на кафедре гидробиологии и общей экологии в 2002-2005 гг. Сбор материала осуществлялся на предприятии ООО НВП «Шримп -- Консалтинг».

Объектом исследования служили личинки гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* на I-XII стадиях развития, а также взрослые половозрелые особи данного вида. Выбор личиночного периода (I-XII стадии развития) основывался на том, что именно в это время происходит дифференцировка всех основных параметров тела.

Личинки креветок содержались в бассейнах 300 и 600 л с замкнутой системой водоснабжения. Вода хорошо аэрировалась, ежедневно определялись гидрохимические показатели.

При выполнении работы был применен комплекс методов исследования: гидрохимические, морфометрические, гистологические, статистические, экспериментальные.

Морфометрические методы. Отбирались личинки гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* на каждой из двенадцати стадий развития и фиксировались в капле канадского бальзама на предметном стекле. При помощи окуляр-микрометра на световом микроскопе определялись основные линейные показатели личинок креветки (общая длина, длина цефалоторакса со стороны спины, длина абдомена, длина тельсона, длина рострума со стороны спины, длина второго сегмента переподов, диаметр глаза и длина уropодов), которые выражались с точностью до 0,5 мм (Правдин, 1966).

Измерение массы тела личинок гигантской пресноводной креветки проводились с помощью электронных весов, в зависимости от стадии развития.

Патологоанатомические методы исследования гигантской пресноводной креветки. Была использована методика вскрытия речного рака, предложенная А. Л. Зеликманом (1969), модифицированная для гигантской пресноводной креветки.

Гистологические исследования. Морфология органов и тканей изучалась с использованием общепринятых гистологических методов (Ромейс, 1953; Елисеев, 1967; Волкова, Елецкий, 1982). Целые личинки и ткани взрослых особей *Macrobrachium rosenbergii* фиксировались в растворе Буэна или 12% нейтральном формалине. Осуществлялась проводка через спирты возрастающей крепости, заливка в парафин-целлоидиновые блоки, окраска гематоксилином-эозином, азаном и железным гематоксилином.

Анализ и фотографирование микропрепаратов осуществлялись на микроскопе «Olympus BH-2».

Гидрохимические методы. С помощью экспресс-метода определялись концентрации аммонийного азота, нитритов и нитратов (Сборник ..., 1986).

Экспериментальные работы были проведены в аквариальных условиях. Изучалось влияние различных факторов внешней среды на жизнедеятельность креветки. Биоматериал для анализа в ходе экспериментов отбирался через 1-3 часа. Было поставлено 6 опытов длительностью до 5 суток. Весь опытный материал сравнивали с контролем.

Статистические методы. Все цифровые данные подвергались статистическому анализу (Бейли, 1962; Лакин, 1990). Полученные результаты обрабатывались на IBM PS/ AT с использованием интегральных пакетов статистической обработки информации STAGR APHICS for Windows V 5.0.

Было проанализировано более 1000 экземпляров личинок (по 30-50 серийных срезов каждой стадии развития), около 350 взрослых особей на гистологический анализ и более 500 личинок при экспериментах.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. УСЛОВИЯ ВЫРАЩИВАНИЯ ГИГАНТСКОЙ ПРЕСНОВОДНОЙ КРЕВЕТКИ *MACROBRACHIUM ROSENBERGII* В УСЛОВИЯХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Температура является основным лимитирующим фактором для роста и развития креветок. Для взрослых половозрелых особей, наиболее благоприятной температурой является 25,5-27⁰С, при которой наблюдается максимальная двигательная и пищевая активность. Температура ниже 22⁰С вызывает угнетенное состояние: отмечается малоподвижность креветок, они практически прекращают питание, увеличиваются случаи каннибализма, нарушается процесс линьки

Оптимальной температурой для выращивания личинок *M. rosenbergii* в искусственных условиях является 28-30⁰С. Температура ниже 27⁰С увеличивала длительность каждой стадии развития на 2-4 суток примерно у 70% особей, и в целом период от выклева до завершения метаморфоза увеличивался на 8-10 суток. Кроме того, при температурах ниже 27⁰С повышалась вероятность появления болезней у личинок (примерно у 25-30% личинок). В отдельных случаях наблюдалась гибель на вторые-третьи сутки у 70% особей.

Повышение температуры до 33-35⁰С действует летально на личинку в возрасте двух, трех и четырех суток (стадии зоза I-II), когда уже в первые сутки после повышения температуры наблюдается гибель у 60-65% осо-

бей. У выживших личинок при этом наблюдается задержка метаморфоза на 2-4 дня.

Сводные данные по оптимальным условиям содержания гигантских пресноводных креветок представлены в таблице 1.

Таблица 1

Показатели качества воды при выращивании креветок

Показатели	Оптимальные и предельные значения показателей при выращивании креветок	Последствия влияния факторов среды на организм креветки
Температура бассейнов, °С	Норма-25,5-27° С. Допустимые значения – 22-25° С и до 27,5- 29° С	Вызывает гибель, различные аномалии в развитии, пассивность поведения и угнетенность питания, увеличиваются случаи каннибализма.
Температура для личинки, °С	Норма-28-30°С Допустимые значения - не ниже 26-26,5°С, не выше 32°С	Вызывает гибель, различные аномалии в развитии, пассивность поведения и угнетенность питания, увеличиваются случаи каннибализма.
Соленость для личинки, ‰	Норма-12-14‰ Допустимые значения - не ниже 8‰, не выше 14‰	Вызывает гибель
Концентрация кислорода, мг/л	Норма-7,0-7,5 Допустимые значения - не ниже 6,0 не выше 8,0	Вызывает кислородное голодание, ведущее к гибели, повышенное количество вызывает пузырьковую болезнь.
Аммонийный азот мг /л	Норма-0,1-0,2 Допустимые значения - не выше 1-1,5	Вызывает отравление, вплоть до гибели
Нитриты, мг/л	Норма-0,1-0,2 Допустимые значения – не выше 0,2-0,5	Вызывает отравление, вплоть до гибели
Нитраты в, мг/л	Норма ≈50 мг/л Допустимые значения не выше 70	Вызывает отравление

Из гидрохимических показателей наибольшее влияние на жизнестойкость креветок оказывает аммонийный азот, нитриты и нитраты. Оптимальное содержание аммиачного азота является 0,1-0,2 мг/л. Концентрация свыше 1,5 мг/л является летальной для 35-40% особей при действии 10 суток и более.

Оптимальное содержание нитритов составляет 0,1-0,2 мг/л, а нитратов порядка 50 мг/л. При содержании нитратов 100 мг/л и выше наблюдается гибель 40-50% личинок в течение 1-2 суток.

Таким образом, исследования выявили оптимальные условия выращивания, при которых личинки креветки способна жить и расти до конца метаморфоза.

2. РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ГИГАНТСКОЙ ПРЕСНОВОДНОЙ КРЕВЕТКИ В ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Для личинок каридных креветок характерны многократные линьки, вызывающие значительные анатомические и морфологические изменения различных придатков тела. В исследовании развития личинок креветки были совмещены две основные классификации. Двенадцать стадий развития личинок гигантской пресноводной креветки (Упо, Кwon, 1969), были разделены на три формы (Супрунович, 1974) по анатомическим признакам: зоэа, мизис и декаподитная

Выявлено, что наиболее характерные анатомические изменения происходят с цефалотораксом, абдоменом и конечностями личинок. Например, до VI стадии развития длина цефалоторакса была меньше длины брюшка в 1,5-2,5 раза. Далее происходит увеличение брюшной части, что связано с появлением на VI стадии развития брюшных ножек. т. е. усложнением поведения животного, изменением характера его движения, переходом к планктонному образу жизни, и к XI стадии брюшко становится длиннее цефалоторакса в 2 раза.

На стадии зоэа I (I стадия развития) личинки гигантской пресноводной креветки имели длину $180,3 \pm 25$ мкм, массу тела $0,15 \pm 0,05$ мг (Рис.1). Глаза диаметром $30 \pm 4,3$ мкм были сращены с карапаксом, глазные стебельки отсутствовали. Брюшко (абдомен) длиной $90,5 \pm 15$ мкм было сжато с боков и в 2 раза тоньше цефалоторакса.

Грудные конечности личинок на этой стадии отличаются примитивностью, они двуветвистые, короткие и толстые (их длина составляла $4,5 \pm 1,1$ мкм). Брюшные ножки отсутствуют. Средняя длина первой пары ходильных ног (периоподы I) составляла $47,7 \pm 11$ мкм, остальные конечности имели размеры 30 ± 5 мкм. Тельсон лопастевидный, не расчленен, и имел вид пластинки, на конце которой имелись мелкие щетинки. На этой стадии выклюнувшаяся личинка имела полный набор сегментов (стерниты и тергиты), развитые головные конечности.

У личинок на стадии зоэа II абсолютный прирост длины тела составлял $19,7$ мкм (длина тела 200 ± 22 мкм). Прирост по массе тела был 60 ± 2 мг (Рис. 1). Намечалось расчленение хвостовой пластинки, образовавшимися параллельными бороздками.

На стадии зоэа III средняя длина тела была 270 ± 30 мкм, абсолютный прирост длины тела составлял 70 мкм. Интенсивный прирост длины свя-

зан с процессом развития пищеварительного тракта, именно на этой стадии наблюдается дифференцировка кишечника на передний, средний и задний отделы. На этой стадии появлялся вполне сегментированный хвостовой веер, который состоял из уропод и тельсона. Происходило четкое разделение уропод на четыре короткие пластинки и одну цельную, большую (верхние лепестки уропод еще не отделились от нижних). Глаза располагались на более удлиненном стебельке (стебелек вытягивался до $2 \pm 0,2$ мкм).

На стадии зоза V происходило удлинение всех уропод (до $75 \pm 14,7$ мкм) и, как следствие, расширение плавательной пластинки, тельсон заужен к заднему краю.

На стадии зоза VI прирост длины тела составлял 37 мкм, прирост массы тела – 0,6 мг. На этой стадии отмечалась практически равная длина цефалоторакса и абдомена, наблюдалось увеличение длины рострума (90 ± 23 мкм). Ходильные ноги (периоподы) утратили экзоподиты и стали одноветвистыми. На VI стадии развития I пара переопод уже состояла из 7 члеников. Длина их была следующей: кокса 3 ± 1 мкм, базиса $-8,7 \pm 1,2$ мкм, исхиума $-10 \pm 0,9$ мкм, меруса $-12,5 \pm 0,6$ мкм, карпуса 13 ± 2 мкм, проподуса $8,7$ и дактилус -10 ± 2 мкм.

На стадии зоза VII прирост длины тела составлял 100 мкм, прирост массы тела был 0,7 мг (Рис.1). Отмечалось увеличение длины пластинок хвостового веера (до 111 ± 20 мкм), что связано с усложнением движения личинки из-за развития брюшных ножек – плеопод. Следствием развития плеопод являлось увеличение размеров абдомена по сравнению с цефалотораксом.



Рис. 1. Зависимость массы тела от стадии развития личинок гигантской пресноводной креветки

Еще через несколько линек мизидная форма (соответствует стадии зоа VI-VII) сменяется ювенильной формой – декаподитной (соответствует стадии зоа VIII-XII стадии).

На VIII стадии развития брюшные ножки были двуветвистые: первый сегмент имел ширину $0,5 \pm 0,02$ мкм, длину $2,0 \pm 0,5$ мкм, второй сегмент имел длину $4,5 \pm 0,3$ мкм, ширину $0,4 \pm 0,02$ мкм.

На IX стадии развития длина тела составляла $558,7 \pm 35$ мкм, и абсолютный прирост равнялся 34 мкм, при массе тела $4,8 \pm 1$ мг. Глазной стебелек имел длину $4,5 \pm 0,5$ мкм. Сегменты брюшных ножек увеличивались: первый сегмент имел длину $6 \pm 0,8$ мкм, второй сегмент $8,5 \pm 1,3$ мкм. Рострум постепенно вытягивался (до $225,1 \pm 71,4$ мкм) и к XII стадии составлял около 30 % от длины тела, на нем наблюдалось 10 - 14 зубьев. Диаметр глаз по отношению к длине тела закономерно уменьшался (к XII стадии это отношение составляет $9 \pm 1\%$), он становится похожим на глаз взрослых особей. У взрослой креветки отмечается отрицательный фототаксис, у личинок фототаксис положительный.

Таким образом, основные морфологические изменения отмечаются у личинок стадии зоа I, зоа VI, зоа XI. Наблюдаются изменения цефалоторакса, абдомена, глаз, грудных и брюшных ножек.

3. ОРГАНО- И ГИСТОГЕНЕЗ ГИГАНТСКОЙ ПРЭСНОВОДНОЙ КРЕВЕТКИ В ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ РАЗВИТИЯ

В процессе развития личинок от стадии вылупления до дефинитивного организма отмечается формирование и усложнение всех систем органов.

Нервная система развивается одна из первых, и в процессе развития претерпевает ряд изменений. После перемещения ганглиев головного мозга в верхнюю часть цефалоторакса наблюдается увеличение площади головного мозга и зрительных долей (от $1,3 \pm 0,3$ мкм до 18 ± 1 мкм).

Формирование нервных ганглиев начинается с выделения из состава эктодермы специальных клеток - нейробластов. Кроме нейробластов, определяются более мелкие материнские ганглиозные клетки, делящиеся несколько раз, получившиеся, при этом, дочерние клетки становятся нейронами (Dohle, 1971). Нейробласты формируют нейроны только у взрослых креветок, в то время как у личинок отмечается лишь их миграция по брюшной нервной цепочке.

Каждый ганглий центральной нервной системы креветок отделен от гемолимфы клетками периневральной глии, окруженной соединительнотканной капсулой. По своей организации ганглии нервной системы гигантской пресноводной креветки характеризуются периферическим расположением тел нервных клеток - перикарионов – и центральным положением

их отростков. Перикарионы имеют различные формы: у взрослой особи – это каплевидные или округлые образования с крупным ядром.

Отмечено изменение размеров центральной части нервных ганглиев, состоящих из отростков нервных клеток, по мере роста креветок с возрастом их размеры увеличиваются. Количество мигрирующих нейробластов уменьшается от стадии к стадии. Например, площадь отростков нервных клеток ганглия грудной части у личинок XII стадии развития увеличивается по сравнению с общей площадью, занимаемой телами нервных клеток в 4 раза.

Брюшной нервной ствол тянется вдоль брюшного отдела креветки над грудными и брюшными ножками до анального отверстия. Он характеризуется большим количеством нейробластов, мигрирующих в нервных волокнах. Ганглии брюшной нервной цепочки формируются на брюшной стороне между зачатками конечностей, которые они впоследствии иннервируют. Ганглии брюшной нервной цепочки закладываются в той же последовательности, что и сами сегменты, т.е. спереди назад, поэтому отмечается активная миграция нейробластов по брюшной цепочки в каудальном направлении. Морфологические характеристики параметров брюшного нервного ствола представлены в таблице 2.

Таблица 2

Параметры нервных ганглиев брюшной нервной цепочки по стадиям развития

Стадии развития личинок	Параметры ганглиев грудной части, мкм		Параметры ганглиев абдоминальной части, мкм	
	Длина, мкм	Ширина, мкм	Длина, мкм	Ширина, мкм
I	1,5±0,3	0,7±0,2	Отсутствуют брюшные ножки	
II	2,2±0,2	1,5±0,3		
III	4±0,2	1,7±0,2		
IV	5,1±0,6	2,2±0,2		
V	8±0,2	3,2±0,3		
VI	8,8±0,4	3,5±0,3	6±0,4	3,2±0,3
VII	11±0,5	4,4±0,5	6,6±0,3	4,1±0,4
VIII	13,2±0,6	6,6±0,6	6,8±0,2	4,5±0,3
IX	15±1	11±0,8	7±0,2	6±0,3
X	16,1±0,1	11,4±0,4	7±0,1	8±1,1
XI	9,4±0,3	9,2±0,3	7,2±0,4	8,2±0,1
XII	8±1	7,5±0,2	7,3±0,2	8,4±0,2
Взрослая особь	6,3±0,5	5,7±1,3	7±0,4	8±0,3
CV	6,6%	10,4%	5%	7,9%

Как видно из таблицы, наблюдается увеличение длины и ширины ганглиев грудной части брюшного нервного ствола вплоть до стадии зоза X, но при переходе во взрослое состояние размеры уменьшаются, и у взрослой особи ганглии составляют в длину $6,3 \pm 0,5$ мкм, ширину $5,7 \pm 1,3$ мкм. Размеры ганглиев брюшной части закономерно увеличиваются от стадии к стадии, так как, начиная со стадии зоза VI, наблюдается развитие брюшных ножек и происходит усложнение движения животного в водной толще.

Сердце в процессе развития имело различную форму: от чуть расширенной трубки на стадии зоза I до пятиконечного мешка у взрослой особи (таблица 3). Сердце у выклюнувшейся личинки (стадия зоза I) уже имеет три оболочки: перикард, миокард, представленный кардиомиоцитами и эндокард представленный эндотелиоцитами. В стенках сердца имеются три пары остий: дорсальные, латеральные и вентральные. Остии образуются из складок эндокарда, наружная оболочка остия представлена соединительной тканью, далее следует слой эндотелиоцитов, лежащих на базальной мембране. Сокращению остиев способствуют так называемые мышечные струны – это группы параллельно расположенных мышечных волокон. Мышечные струны прикрепляются к слою соединительной ткани, расположенной в основании эпителиоцитов остия.

Таблица 3
Параметры сердца личинки пресноводной креветки по стадиям развития

Стадия развития	Толщина около-сердечного пространства, мкм	Длина сердца, мкм	Ширина расширенной части сердца, мкм	Ширина узкой части сердца, мкм
I	$0,5 \pm 0,01$	$8,5 \pm 0,3$	$6,3 \pm 1$	-
II	$0,8 \pm 0,1$	$9 \pm 0,4$	$11 \pm 0,6$	-
III	$1 \pm 0,1$	$14,6 \pm 1,2$	$13,2 \pm 0,8$	$7 \pm 0,3$
IV	$1,1 \pm 0,2$	$16,2 \pm 0,5$	$14,5 \pm 0,5$	$7,6 \pm 0,2$
V	$1,21 \pm 0,2$	$17,6 \pm 1,3$	$15,2 \pm 0,4$	$8,2 \pm 1$
VI	$1,3 \pm 0,3$	$26 \pm 1,2$	$20,1 \pm 1,1$	$11 \pm 0,6$
VII	$1,4 \pm 0,2$	$29 \pm 1,8$	$23,5 \pm 1,8$	$15 \pm 1,4$
VIII	$1,5 \pm 0,3$	$32,1 \pm 1,5$	$27,9 \pm 1,3$	$17 \pm 0,8$
IX	$1,8 \pm 0,2$	$35 \pm 1,3$	$30 \pm 1,2$	$18,7 \pm 1,3$
X	$2,2 \pm 0,2$	$37 \pm 1,8$	$32 \pm 2,2$	$20 \pm 1,2$
XI	$2,35 \pm 0,3$	$43,5 \pm 1,5$	$35 \pm 1,5$	$21,3 \pm 0,9$
XII	$2,5 \pm 0,35$	$47 \pm 2,1$	$40 \pm 2,2$	$27 \pm 1,4$
CV	16%	7,6%	6,3%	6,9%

Органами дыхания креветок являются жабры, которые по особенностям строения относятся к филлобранхиям. Филлобранхии креветки подобны стебельку, на котором двумя рядами расположены плоские листочки (ламеллы), напоминающие листочки дерева, собранные у основания,

покрытые кутикулой. Количество ламелл не одинаково, оно может колебаться от 35 ± 5 до 78 ± 9 штук в зависимости от возраста креветки. Ламеллы до стадии зоза X имеют пальцевидное строение, по мере увеличения дыхательной функции, увеличивается их количество и они приобретают вид «спичек» (таблица 4). У взрослой гигантской пресноводной креветки обнаружены железистые клетки. Они располагаются около кровеносных сосудов жаберного стебелька. Эти клетки крупные, имеют диаметр $6 \pm 1,1$ мкм. Ядра располагаются в базальной части клетки. имеются крупные вакуоли. В литературе такие клетки не описаны, предполагается, что они являются разновидностями хлоридных клеток рыб, отвечающих за вводно-солевой баланс в организме личинок креветки. Считаем, что переход из солоноватой среды (12-14‰) в пресную воду должен регулироваться на структурном уровне.

Таблица 4

Изменения размеров жаберных лепестков в процессе онтогенеза креветок

Стадия развития	Длина жаберных лепестков, мкм	Ширина жаберных лепестков, мкм	Форма жаберных лепестков
I	$1,3 \pm 0,3$		Пальцевидная
II	$2,5 \pm 0,3$	$0,95 \pm 0,2$	Пальцевидная
III	$3 \pm 0,5$	$1,2 \pm 0,32$	Пальцевидная
IV	$4,6 \pm 0,4$	$1,3 \pm 0,3$	Пальцевидная
V	$5,2 \pm 0,4$	$1,35 \pm 0,1$	Пальцевидная
VI	$6,6 \pm 0,3$	$1,4 \pm 0,3$	Пальцевидная
VII	$6,6 \pm 0,25$	$1,6 \pm 0,3$	Пальцевидная
VIII	$6,85 \pm 0,23$	$1,7 \pm 0,3$	Пальцевидная
IX	$7,1 \pm 0,4$	$1,75 \pm 0,2$	Пальцевидная
X	$7,51 \pm 0,5$	$2 \pm 0,3$	Пальцевидная
XI	$8,3 \pm 0,5$	$2 \pm 0,3$	Переходная
XII	$11 \pm 1,2$	$2,2 \pm 0,4$	Переходная
Взрослая особь	$45 \pm 2,5$	$3,5 \pm 1,1$	Трубочка с расширенными концами
CV	10%	25,2%	

На ранних стадиях развития *пищеварительной системы* наблюдаются физиологические атрезии: ротовое отверстие сужено, отсутствует соединение между глоткой и желудком, отсутствует дифференцировка передней кишки, закрыто анальное отверстие.

Функцию пищеварения на стадии I выполняет желточный мешок, который впоследствии формирует лопасти печени. На стадии зоза III первым обособляется желудок и делится на две части: в кардиальной части постепенно образуются кутикулярные «зубы». Функцию «зубов» до стадии зоза VIII выполняют хитиновые стенки кардиального желудка; в пилорической части развиваются фильтр, пресс и отстойник.

Характерной особенностью передней кишки является наличие *кутикулы*, выстилающей кишку изнутри. Кутикула образована слизистым секретом высоких призматических эпителиальных клеток. У взрослой особи кутикула пищеварительной системы приобретает трёхслойную структуру, полностью сформированы кутикулярные «зубы».

Особенность пилорической части желудка заключается в строгой сортировке поступающей из кардиального отдела пищи: фильтр, по сути, является транспортным узлом для жидкой и полужидкой пищи, которая, проходя через фильтр, попадает в печень, обрабатывается там ферментами, всасывается и запасается, и по печеночным протокам направляется в среднюю кишку, где также всасывается. Твердая пища, не поддающаяся перевариванию, переходит из отстойника и пресса сразу в заднюю кишку, минуя среднюю кишку.

В средней кишке образуются эпителиальные кишечные ворсинки, они начинают формироваться на стадии зоза II (таблица 5).

Таблица 5

Параметры средней кишки личинок креветки по стадиям развития

Стадии развития	Длина средней кишки	Ширина средней кишки	Высота клеток средней кишки
I	6,5±0,3	3±0,4	-
II	11±0,6	4,8±1,2	0,5±0,02
III	12,8±0,3	8±0,2	0,8±0,05
IV	13,2±0,2	8,3±0,4	1,1±0,2
V	14,2±0,8	8,7±0,3	1,3±0,3
VI	15±1	8,7±0,3	2±0,4
VII	17±0,3	8,8±0,2	2,2±0,2
VIII	17±0,4	13,2±0,5	2,5±0,3
IX	17,2±0,2	13,3±0,4	2,7±0,3
X	17,3±0,3	13,2±0,4	3,1±0,4
XI	17,6±0,5	13,2±0,6	3,5±0,1
XII	22±1,2	13,2±0,4	3,7±1
CV	13,9%	18,1%	19,3%

Из таблицы видно, что высота клеток средней кишки постепенно увеличивается, что связано с постоянно увеличивающейся нагрузкой на пищеварительную систему по мере увеличения массы животного.

Структурной основой *печени* креветки является печеночная трубочка. Наблюдается активное развитие печеночных трубочек, выстланных четырьмя видами клеток, соотношение которых меняется в зависимости от стадии развития креветки. Проксимальная зона представлена всасывающими клетками, которые накапливают жир и гликоген. Содержимое всасывающих клеток может изменяться, так как в процессе линьки креветки не питаются, то в это время активно расходуются резервные питательные вещества; непосредственно перед линькой, количество жира и гликогена максимально.

Второй тип клеток печеночных трубочек - фибриллярные клетки, которые синтезируют пищеварительные ферменты и накапливают их в надъядерной вакуоле.

Третий тип клеток - пузырьвидные клетки, характеризующиеся крупной вакуолью.

Дистальные концы печеночных трубочек состоят из эмбриональных клеток с округлыми ядрами. Чем меньше стадия развития личинок, тем больше встречаются в печеночных трубочках эмбриональные клетки. Максимальное количество эмбриональных клеток отмечено на стадии зоза II около 90% от всех клеток. На IV стадии развития эмбриональные клетки занимают 70% от всей массы печеночных клеток, пузырьвидные - немногочисленны, фибриллярные и всасывающие составляют 20-22% от количества всех клеток.

Клетки, выстилающие полость задней кишки в процессе онтогенеза претерпели ряд изменений: произошел переход от плоского эпителия к призматическому. У личинок I-II стадий развития клетки задней кишки плоские с крупными свальными ядрами; у личинок V-VI стадий развития клетки задней кишки становятся кубическими, высотой $1,7 \pm 0,3$ мкм; у взрослой особи слизистая задней кишки представлена высокими призматическими клетками высотой до $3,5 \pm 0,5$ мкм с округлыми ядрами и 2-6 ядрышками.

Остаются спорными вопросы о принадлежности желудка к передней или средней кишке и о происхождении средней кишки. Одни авторы относят желудок к передней части желудочно-кишечного тракта. С.Г. Абрикосов и др. (1949) и О.М. Иванова-Казас (1979) считают, что за счет стомодеума развиваются пищевод и жевательный желудок. За счет проктодеума развивается только задняя часть кишки (*rectum*).

Другие авторы относят желудок к среднему отделу пищеварительного тракта. По мнению В.А. Догеля (1981) желудок и часть кишечника, пищеварительные железы относятся к среднему отделу; передний отдел состоит из челюстного аппарата, глотки и пищевода. К заднему отделу относится задний отдел кишечника и анальное отверстие.

Согласно нашим исследованиям гистогенеза пищеварительной системы было установлено, что желудок относится к переднему отделу пищеварительного тракта.

О.М. Иванова-Казас (1979) считает мало обоснованным утверждение, что средняя кишка имеет эктодермальное происхождение. W. Budrifthbrock (1956) выяснил, что очень длинный проктодеум не участвует непосредственно в процессах пищеварения, а служит только для выведения экскрементов. Однако наши исследования показали, что, участок средней кишки, не имея кутикулярной выстилки, участвует в процессах всасывания, запаса и хранения питательных веществ.

Опорно-мышечный аппарат развивается одним из первых: по мере усложнения поведения животных, усложняется мышечная система. Личинка вылупляется на стадии, когда мышечная система представлена мышечными трубочками. Мышечная трубочка характеризуется появлением и увеличением в саркоплазме количества миофибрилл, количество ядер колеблется от 5 до 8, некоторые из них продолжали занимать центральное положение. Пучки миофибрилл ориентированы вдоль длинной оси мышечной трубочки, мышцы неоднородны по морфологическим признакам.

После стадии зоза X мышечные трубочки формируют мышечное волокно, которое уже имеет исчерченность. Процесс преобразования мышечных трубочек в зрелые мышечные волокна сопровождался их ростом в длину и толщину, увеличением количества миофибрилл и ядер. Особенностью мышечной системы брюшка является чередование косых и поперечных (сгибают тело) мышечных волокон. Такая сегментированность наблюдается у личинок всех стадий развития вплоть до взрослой особи.

Органы экскреции играют основную роль в регулировании процессов линьки, созревания половых продуктов и представлены так называемыми Y-органами (видоизменёнными максиллярными железами). Эти органы представлены эпителиальными железистыми клетками с нейросекретирующими функциями.

У креветок *органы выделения* состоят из целомического мешочка, имеющего небольшие размеры, у стенок которого проходит крупный кровеносный сосуд, по системе лакун гемолимфа, содержащаяся в нем, растекается по всей почке. Стенки канальцев и лакун окружает рыхлая волокнистая соединительная ткань. На внутренней стороне полости целомического мешка подоциты образуют сплетение мочевых канальцев, выстланных крупными кубическими клетками. Мочевой пузырь находится под головным мозгом над канальцами железы, который представляет собой небольшой мышечный мешок. Выделительная пора располагается на нижней стороне коксоподита антенны.

Половая система не прослеживается до стадии зоза XII. Яичники неполовозрелых и половозрелых особей имеют большой клеточный резервный фонд, представленный оогониями и ооцитами I порядка. Наблюдается три стадии зрелости яичников у самок, четыре – у семенников.

При выполнении данной работы впервые были выявлены ключевые стадии в развитии внутренних органов гигантской креветки, на которых происходят основные органогенетические преобразования. На стадии зоза I (стадия вылупления) отмечено интенсивное развитие нервной системы – начинается активная миграция нейробластов вдоль брюшной нервной цепочки. Формируется пищеварительная система – происходит смена эндогенного питания, осуществляемого за счёт желточного мешка, на экзогенное питание. Открывается анальное отверстие и начинает формироваться средняя кишка и печень, что указывает на переход на активное питание и полную дифференцировку кишечника. В области желточного мешка наблюдается сближение передней и задней кишки, с образованием средней кишки и протоков печени, т.е. кишечный тракт уже может выполнять свои функции.

Другими важными стадиями являются стадии зоза V-VI. В этот период развития личинки отмечается появление нервных валиков в области плеопод, то есть происходит процесс формирования нервных ганглиев из большого количества мигрирующих нейробластов. На стадии зоза V появляются конективы и коммисуры, соединяющие ганглии брюшной нервной цепочки. В связи с чем, наблюдается усложнение поведения животных. До пятой стадии личинки склонны к стайному поведению, затем они рассеиваются. На этих стадиях происходят изменения в ганглиозном отделе глаза: отмечается появление двух видов клеток в простых глазках (омматидиях) бокаловидных и округлых, тогда как на более ранних стадиях развития отмечаются округлые клетки.

На стадиях зоза V-VI отмечается морфологические изменения сердца, оно расширяется в средней части, приобретая форму чечевицы. При этом отмечается увеличение всей площади сердца, что вероятно связано с общим увеличением нагрузки на сердце, в связи с более активным образом жизни.

4. ХАРАКТЕРИСТИКА АНОМАЛИЙ РАЗВИТИЯ ГИГАНТСКИХ ПРЭСНОВОДНЫХ КРЕВЕТОК ПРИ ВЛИЯНИИ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Появление аномалий напрямую связано с условиями среды, в которых пребывает самка и, в дальнейшем, ее потомство. Период от вылупления до начала активного (экзогенного) питания довольно своеобразен. В нем происходит смена зародышевых приспособлений и функций на дефи-

нитивные. В этот период развития интенсивно проходили процессы формообразования и дифференцировки, что приводило к возникновению в неблагоприятных условиях особых нарушений строения (Детлаф и др., 1981).

Основное количество аномалий наблюдается на ранних стадиях развития (от икринки до стадии зоза III). Чем больше стадий развития, тем реже встречаются патологические изменения личинок креветки, так как аномальные личинки погибают на более ранних стадиях.

Самыми распространенными аномалиями были нарушения целостности сосудов, с последующими кровоизлияниями, нарушения процессов линьки, деформации наружных покровов (таблица 6).

У личинок гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium gosenbergii* на ранних стадиях развития могут быть выявлены следующие патологические изменения.

Таблица 6

Аномалий развития личинок гигантской пресноводной креветки

Степень тяжести аномалий	Виды аномалий	Частота встречаемости, %
I (минимальная)	1. Изгибы туловищного отдела	2,5
	2. Искривление рострума	1,5
	3 Недоразвитие частей хвостового веера	3,5
II (средняя)	1.Кровоизлияния	55
	2.Деформация желточного мешка	25
III (максимальная)	1.Процесс нарушения линьки	35
	2.Кровоизлияния у личинок стадии зоза I-III	65

Деформация желточного мешка: к моменту выклева происходит деформация желточного мешка, приводящая к изменению профиля скелета. Деформация желточного мешка, вернее уменьшение его объема, оказало отрицательное влияние на развитие личинок в период эндогенного питания, так как желточный мешок в этот период является источником питания.

Искривление туловищного отдела Внешние проявления изменений опорно-двигательного аппарата проявлялись в появлении у личинок стадии зоза I-V различных изгибов туловищного отдела; чаще всего личинки креветки имели S-образный изгиб туловищной части в дорсо-вентральном направлении.

Деформация рострума. Еще одной характерной патологией являлось искривление рострума в дорсо-вентральном направлении и недоразвитие его длины и количества зубцов на нем (нормальное количество зубцов у взрослой особи – 10-14).

Деформация хвостового отдела. Часто наблюдается недоразвитие частей хвостового веера, отсутствует одна или несколько пластинок урпод и, как следствие, является нарушение движения личинки, у которых хвостовой веер на этом этапе жизни является направляющим «рулем» при движении в толще воды.

Недоразвитие головных конечностей. Головные конечности (антенны и антеннулы) часто бывают недоразвиты, в основном у личинок стадии зоза I-IV. Наблюдается редукция экзоподитов и замедление роста усиков у личинок. Такая патология ведет к нарушению работы органов ориентации и равновесия, хеморецепторов, которые находятся в основании антеннул и нарушается движение личинки в водной толще.

Нарушения процесса линьки. Одной из аномалий в развитии личинок креветки является нарушение процесса сбрасывания старого карапакса и замена его на новый в процессе линьки. У личинок различных стадий развития (зоза I-XII) наблюдается задержка в линьке: старый карапакс не дает возможность образованию нового. Длина и масса личинки увеличивается к следующей линьке, но старый несброшенный карапакс препятствует этому, в связи с чем креветки гибнут.

Нарушение целостности сосудов. Неблагоприятные факторы сказываются на развитии и функционировании внутренних органов. В частности наблюдаются многочисленные кровоизлияния в области глазных стебельков, конечностей и перикардальной полости.

Следствием кровоизлияния в области глазных стебельков является нарушение развития сосудистой системы. В глазных стебельках располагается X-орган терминальных ганглиев, нейросекретирующие клетки которого выделяют секрет, тормозящий линьку. При кровоизлияниях нарушается нейросекретирующая функция этого органа, что приводит к значительной патологии. Кровоизлияния в области перикардия приводит к остановке сердечных сокращений и приводит к гибели личинок.

Деформация конечностей грудного и брюшного отделов. Конечности с врожденными аномалиями затрудняют перемещение личинки в водной толще, также могут привести к гибели личинок при тяжелых степенях поражения

На основе выявленных нарушений развития составлена классификация аномалий по степени тяжести

При 1 степени тяжести (минимальной) - личинка способна жить, и расти в течение 10 суток. Такие нарушения устраняются при очередной линьке, когда сбрасывается весь экзувий, новый вырастает без видимых

отклонений. К ним относятся внешние изменения форм и пропорций тела: S-образный изгиб туловищной части в дорсо-вентральном направлении, искривление рострума, недоразвитие частей хвостового веера, отсутствует одна или несколько пластинок уропод.

Такие патологии часто связаны с неблагоприятными условиями содержания самок и их потомства – колебаниями температуры, несбалансированность питания и ухудшениями гидрохимических показателей воды.

При 2 *степень тяжести (средней)* - личинка гибнет в течение 72-144 часов. К этому типу нарушений относятся деформация желточного мешка, нарушение целостности сосудов с последующим кровоизлиянием в области глазных стебельков, конечностей и района перикарда. У личинок стадии зоа X - XII развития после появления кровоизлияний наблюдается гибель 14% особей

При 3 *степень тяжести (максимальной)* - личинка гибнет в течение 24-48 часов. К таким нарушениям относится нарушение целостности сосудов с последующим кровоизлиянием у личинок стадии зоа I, процессы нарушения линьки креветок. Эта аномалия связана в основном с несбалансированностью питания самок и личинок, когда наблюдается недостаток витаминов, кальция и живого корма.

Представленная классификация позволила систематизировать аномалии развития и причины, вызывающие их, а также степень тяжести и последствия этих нарушений.

В данной работе были обобщены эколого-морфологические данные выращиваемых личинок гигантской пресноводной креветки в искусственных условиях от стадии икры до взрослого состояния. На этих стадиях развития были установлены особенности формирования всех систем органов креветки (центральной нервной системы и органов чувств, сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной, опорно-двигательной, выделительной, эндокринной и половой систем). От стадии к стадии наблюдалась динамика роста и массы тела личинок, грудного, брюшного, хвостового отделов и развитие конечностей.

Выводы

1. Установлено, что на рост и развитие личинок гигантской пресноводной креветки наибольшее влияние оказывают такие факторы среды, как температурный режим, соленость воды, содержание аммонийного азота, нитритов и нитратов. Оптимальными для развития личинок креветки от стадии вылупления до молодой взрослой особи являются температура 28-30⁰С, соленость 12‰, содержание аммонийного азота 0,1 мг/л, нитритов 0,1 мг/л, нитратов 50 мг/л.
2. Отмечено, что популяция выклюнувшихся личинок креветки является гетерогенной, о чем свидетельствуют показатели динамики

роста и массы, времени наступлений стадии развития личинок, появлении различных уродств.

3. Выявлено, что у нормально развивающихся личинок креветки наибольший прирост по длине происходил на стадиях зоза III, VII, XI, XII, составляя соответственно 70, 100, 229 и 132 мкм. Увеличение прироста по массе было выявлено на стадиях зоза IX, XI, XII и составляло 1,2, 1,0 и 1,4 мг.
4. Отмечено гетерохронное развитие систем органов на ранних стадиях развития. На стадиях зоза I-III, зоза V-VI интенсивно развиваются нервная, пищеварительная и опорно-двигательная системы. Развитие этих систем связано с усложнением поведения животного и интенсивным питанием. Более медленно развивалась сердечно-сосудистая, дыхательная, выделительная, позже всех развивается половая система.
5. Отмечается уменьшение от стадии к стадии количества нейробластов в ганглиях и увеличение площади нервных волокон. Зрелые нейроны появляются только у взрослых особей.
6. Выявлено, что средняя кишка имеет энтодермальное происхождение, о чем свидетельствуют отсутствие кутикулярной выстилки, которая характерна для передней и задней кишок, а также наличие перитрофической оболочки
7. Наиболее распространенными аномалиями личинок креветок были нарушение целостности сосудов с последующим кровоизлиянием, процессы нарушения линьки. Появление аномалий развития связано с воздействием неблагоприятных абиотических факторов, лимитирующих рост и нормальное развитие личинок. Нестабильность температурного режима приводила к процессам нарушения линьки, кровоизлияниям у личинок стадии зоза I-III вплоть до летального исхода в течение 24-48 часов.

Список публикаций по теме диссертации

1. Овсянникова Е.В., Крючков В.Н. Изменения морфометрических показателей у личинок гигантской пресноводной креветки (*Macrobrachium rosenbergii*) при искусственном кормлении // Материалы VI Международной научной конф. «Эколого-биологические проблемы бассейна Каспийского моря», 15-16 окт., 2003.- Астрахань, Изд-во АГУ, 2003.-С. 187-188.
2. Овсянникова Е.В. Морфометрические показатели гигантской пресноводной креветки (*Macrobrachium rosenbergii*) в раннем онтогенезе // Материалы Международной очно – заочной научной конф., посвященной памяти С.Н. Самарцева «Современная наука

- и проблемы выбора жизненной стратегии человечества»- Тула: Изд-во ТулГУ,2003.- С.368-370.
3. Овсянникова Е.В., Крючков В.Н., Хорошко А.И. Развитие гигантской пресноводной креветки (*Macrobrachium rosenbergii*) в личиночный период.// Актуальные проблемы современной науки. Естественные науки, часть 11: Экология: Труды Международной конф. Молодых ученых и студентов – Самара: Изд-во Сам ГТУ, 2003- С. 93-95.
 4. Овсянникова Е.В. Изменения морфометрических показателей гигантской пресноводной креветки (*Macrobrachium rosenbergii*) в раннем онтогенезе// Экология и нефтегазовый комплекс: Материалы Международная научно-практическая конф., посвященная 70-летию юбилею академика Национальной академии наук республики Казахстан, д.г.- м. н., профессора М.Д. Диарова,10 октября 2003г., Атырау. – Атырау: АИНИГ,2004.- С.151-153.
 5. : Овсянникова Е.В., Крючков В.Н. Влияние абиотических факторов на рост и выживание личинок гигантской пресноводной креветки (*Macrobrachium rosenbergii*) в условиях ее товарного выращивания //Вестник АГТУ, Астрахань: АГТУ,2004,2(21)(июль-август), С.180-185
 6. Овсянникова Е.В. Нервная система взрослой гигантской креветки *Macrobrachium rosenbergii*//Морфология. Том 126/4, Санкт-Петербург, Эскулап,2004.-С.93-94
 7. Овсянникова Е.В. Особенности строения органов и тканей взрослой неполовозрелой гигантской пресноводной креветки (*Macrobrachium rosenbergii*) в условиях аквакультуры //Актуальные проблемы современной науки: труды 5-й Международной конференции молодых ученых и студентов. Естественные науки. 4. 13.: Экология. – Самара: Изд-во СамГТУ. 2004.-С.101-104.
 8. Овсянникова Е.В. Сравнительная характеристика нервной системы гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* в онтогенезе// Экологические и социально-экономические аспекты устойчивого развития региона Нижней Волги.- М.: Изд-во «Современные тетради», 2005.-С.192-198.

№ 12718

РНБ Русский фонд

2006-4

14673

Тип. АГТУ. Зак. 315. Тир. 100.
23.05.05