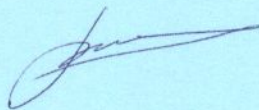


На правах рукописи



**Борисов
Ростислав Русланович**

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

03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Москва – 2020

595,3

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

Научный консультант: **Ковачева Николлина Петкова**

доктор биологических наук, начальник отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Официальные
оппоненты:

Крючков Виктор Николаевич

доктор биологических наук, профессор кафедры гидробиологии и общей экологии ФГБОУ ВО «Астраханский государственный технический университет»

Пронина Галина Иозепошна

доктор биологических наук, заведующая лабораторией иммуно-физиологических исследований гидробионтов ГНУ ВНИИ ирригационного рыбоводства РАН

Синев Артем Юрьевич

доктор биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Ведущая организация: ФГБУН «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук

Защита состоится «20» марта 2020 г. в 11⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 307.004.04 при Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17, телефон: +7 (499) 264-69-83, e-mail: sedova@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО» по адресу: http://vniro.ru/files/disser/2019/borisov_disser.pdf

Автореферат разослан «17» декабря 2019 г.

Учёный секретарь диссертационного
совета, к.б.н.

Sedova Седова Марина Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Десятиногие ракообразные – обширная и очень важная как для морских, так и пресноводных экосистем группа ракообразных [Hill, Lodge, 1995; De Grave et al., 2008; Boudreau, Worm, 2012; Reynolds et al., 2013]. Будучи самыми крупными из нынеживущих членистоногих [Буруковский, 2010] и благодаря превосходным пищевым качествам, десятиногие ракообразные являются важными объектами промысла и аквакультуры. Их совокупный мировой вылов из естественных водоёмов на сегодняшний день составляет более 6 млн т в год [Fishery and Aquaculture ..., 2018]. Однако ресурсы естественных популяций ограничены. Кроме того, антропогенный прессинг, неконтролируемый браконьерский лов, распространение видов-вселенцев и сопутствующих им заболеваний стали причиной катастрофического состояния популяций многих ценных видов. В этой связи активное развитие получила аквакультура десятиногих ракообразных. В 2011–2012 гг. производство продукции методами аквакультуры ракообразных превысило вылов из естественных водоёмов [Fishery and Aquaculture ..., 2018] и продолжает расти. 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 использованием установок с замкнутым циклом водоиспользования (УЗВ) [Жигин, 2011], условия содержания и разведения ракообразных в которых отличаются от естественных, что оказывает существенное влияние на технологический процесс.

Понятие аквакультуры включает в себя не только получение товарной продукции. Отдельным её направлением, приобретающим все большую актуальность, является восстановление естественных популяций с использованием методов получения жизнестойкой молоди в искусственных условиях. 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 молодежи. Развитие этих технологий особенно актуально для России, так как на данный момент большая часть продукции десятиногих ракообразных является результатом вылова их из естественных водоемов. В онтогенезе большинства десятиногих ракообразных можно выделить чёткие этапы. Их продолжительность и характер смены во многом определяют взаимоотношения вида с окружающей средой, другими организмами экосистем, специфику биотехник культивирования и подходов к управлению естественными популяциями с использованием методов аквакультуры.

Актуальность темы исследований определяется тем, что развитие методов культивирования видов в искусственных условиях не только имеет большое практическое значение, но так же позволяет расширить возможности для изучения различных аспектов биологии ракообразных на ранних стадиях онтогенеза.

Степень разработанности темы. Многие виды десятиногих ракообразных являются классическими объектами различных направлений биологических исследований [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: морских и пресноводных 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], при этом наиболее проблемным этапом остаётся период их раннего онтогенеза, включающий выращивание личинок и молоди [New, Valenti (eds), 2000; Wickins, Lee, 2002; New et al. (eds), 2010]. В ведение в аквакультуру новых видов часто тормозится из-за сложности их онтогенеза [Wickins, Lee, 2002; Phillips, 2006]. Несмотря на имеющиеся достижения и накопленный обширный материал, ощущается нехватка аналитических исследований и обобщений, которые могли бы стать основой для выработки теоретических и практических направлений повышения эффективности аквакультуры десятиногих ракообразных. Всесторонние исследования трансформации морфологии и поведения видов в онтогенезе позволят создать новые и модернизировать существующие технологии культивирования, повысят эффективность работ по восстановлению естественных популяций десятиногих ракообразных, расширят 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 маркеры его этапов.

2. Исследовать морфофункциональные изменения конечностей и придатков тела десятиногих ракообразных в постэмбриональном онтогенезе.

3. Выявить характер взаимосвязи пищевого поведения и личностных 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 постларвального онтогенеза. Подробно описана морфология презоза крабидов *Paralithodes camtschaticus* и *Paralithodes platypus*. Показано, 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. 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. Влияние на поведение факторов внешней среды, внутрigrupповые взаимодействия, питание изучены в ходе экспериментов, проведённых в контролируемых условиях. Статистическая обработка данных выполнялась в программе Statistica 6.0 (StatSoft Inc.). Для определения достоверности различий использовали: t-критерий Стьюдента, U-критерий Манна-Уитни, критерий Вилкоксона, критерий Фридмана, точный критерий Фишера.

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 маркерами 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 международных научно-практических конференциях и симпозиумах: «Промысловые беспозвоночные» (Калининград, 2002; Мурманск, 2006; Калининград, 2015); «Холодноводная аквакультура: старт в 21 век» (Москва, 2003); «Зоокультура и биологические ресурсы» (Москва, 2005), «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2004); конференция, посвящённая 60-летию Московской рыбоводно-мелиоративной опытной станции и 25-летию её реорганизации в ГНУ ВНИИР (Москва, 2005); «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Архангельск, 2005; Южно-Сахалинск, 2011); «Современное состояние популяции крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами» (Мурманск, 2006); «Поведение животных» (Москва, 2007, 2012); «Aquaculture Europe» (Istanbul, Turkey, 2007; Rhodes, Greece, 2011); «Freshwater crayfish 17» (Kuopio, Finland, 2008); «Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов» (Москва, 2008); «Ранний онтогенез рыб и промысловых беспозвоночных» (Калининград, 2010), конференции по аквариологии (Москва, 2005, 2006, 2010, 2017); «Lobster Biology and Management» (Bergen, Norway 2011); конференция, посвящённая 90-летию со дня постройки первого научно-исследовательского судна «Персей» (Мурманск, 2012); «Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод» (Борок, 2012); «LARVI'13 – Fish and shellfish larviculture

symposium» (Ghent, Belgium, 2013); «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (Санкт-Петербург, 2013); «Проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса на современном этапе» (Мурманск, 2014); «Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования» (Казань, 2016); «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (Севастополь, 2017); «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, 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, неутомимого инициатора работ по созданию технологий аквакультуры десятиногих ракообразных в России и моего научного консультанта – за её постоянную помощь на всех этапах выполнения работ. 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. Печёнкину, 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. Борисову и Л.И. Борисовой и супруге И.В. Стрюковой за всестороннюю помощь и поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Характеристика объектов исследования и аквакультуры десятиногих ракообразных

Одним из активно растущих секторов аквакультуры в последние два десятилетия является культивирование десятиногих ракообразных. Их доля в общем мировом производстве составляет около 23% [FAO Fishstat Plus, 2019]. При этом на сегодняшний день существуют перспективы для внедрения новых видов десятиногих ракообразных в аквакультуру.

Объектами данного исследования стали 14 видов десятиногих ракообразных, имеющие важное значение в аквакультуре или промысле: широкопалый рак *Astacus astacus* Linnaeus, 1758; длиннопалый рак *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823); американский красный болотный рак *Procambarus clarkii* (Girard, 1852); австралийский красноклешнёвый рак *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868); американский омар *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837; японский мохнаторукий краб *Eriocheir japonica* (De Haan, 1835); волосатый четырёхугольный 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* Voone, 1931. Среди них присутствуют тепловодные и холодноводные, морские, пресноводные и катадромные виды. 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

Диссертационная работа выполнена в отделе аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» в период с 2002 по 2019 гг. Работы по теме диссертации включили в себя: изучение морфологии, поведения и их трансформации в процессе онтогенеза у десятиногих ракообразных; обобщение полученных результатов и выработку практических рекомендаций для целей аквакультуры. Общая схема исследований приведена на рисунке 1.

При проведении исследований применялись методы световой микроскопии, использовались возможности фото- и видеосъёмки, в работу вошли результаты 50 экспериментов.

Экспериментальные, исследовательские и опытно-промышленные работы осуществлялись на базе бассейновых комплексов, расположенных на побережьях Баренцева и Японского морей, а также в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ ВНИРО. Кроме того, часть материалов для морфологических исследований была получена в ходе полевых работ на пресных водоёмах Центральной России.

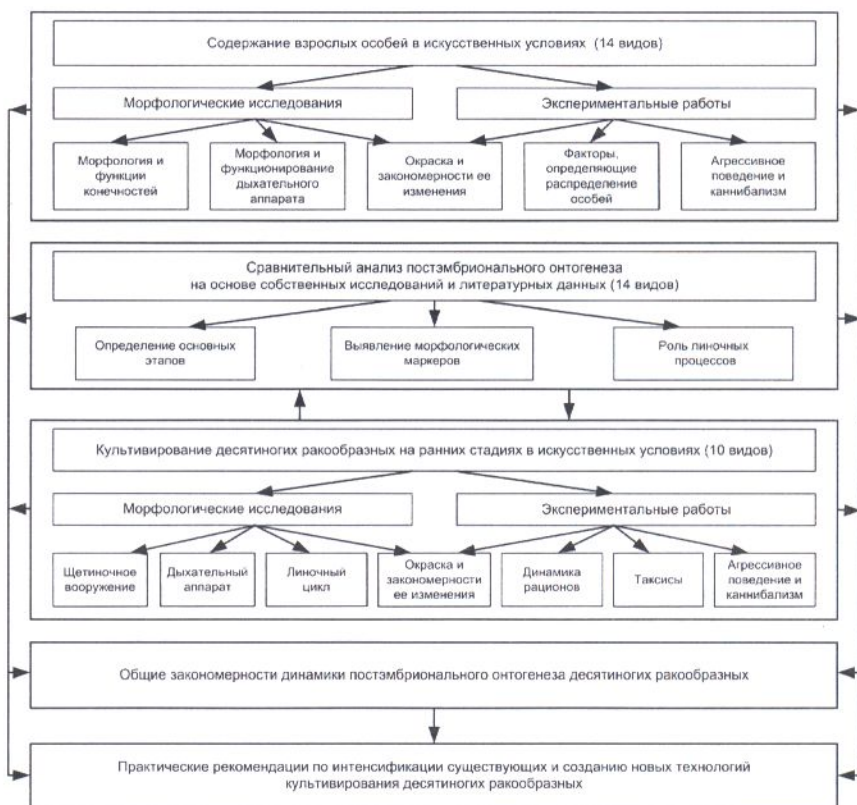


Рисунок 1 – Общая схема исследований

Глава 3. Этапы постэмбрионального онтогенеза изученных видов

В главе представлены результаты анализа раннего постэмбрионального онтогенеза исследованных видов, выполненного на основании собственных и литературных данных. Составлены схемы, иллюстрирующие изменения морфологии и функционирования конечностей в онтогенезе. Выявлены общие для десятиногих ракообразных особенности прохождения ранних этапов постэмбрионального развития.

Для всех изученных видов у особей сразу после выхода из яйца отмечено наличие ряда сходных морфологических черт: существенная часть конечностей и выростов тела (рострум, шипы карапакса) или отсутствует, или развита не

полностью; глаза сидячего типа; покровы тонкие; щетиночное вооружение в той или иной степени недоразвито; особь не питается, а развитие происходит за счёт энергетических резервов, оставшихся от эмбрионального периода (рис. 2).

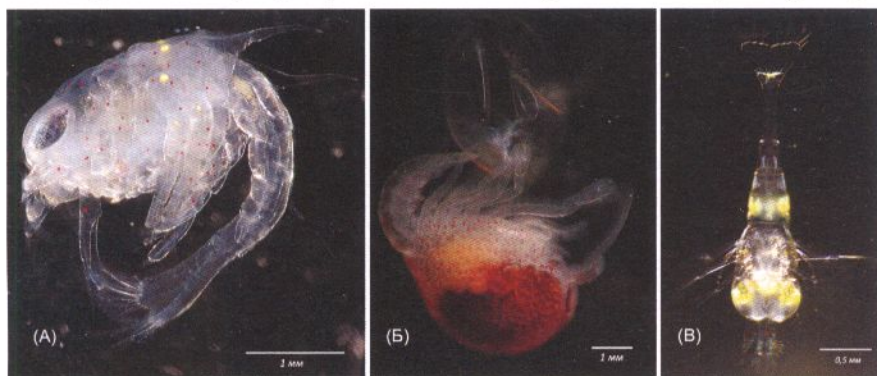


Рисунок 2 – Презоза крабоида *P. camtschaticus* (А); молодь 1 стадии рака *P. leptodactylus* (Б); зоза I креветки *M. rosenbergii* (В)

Например, у презоза крабоидов *P. camtschaticus* и *P. platypus* отсутствуют щетинки и многие выросты тела, а на антеннах I-II и тельсоне имеются полые перистые кутикулярные выросты (рис. 2.А, 3), используемые для локомоции [Борисов, Ковачева, 2003; Борисов и др., 2016]. Продолжительность существования презоза измеряется минутами [Hong, 1988; Борисов, Ковачева, 2003; Korn et al., 2008 и др.], и её часто не рассматривают в качестве отдельной стадии личиночного развития [Williamson, 1982; Konishi, Quintana, 1987]. Однако наличие презоза является характерной чертой как для представителей Anomura, так и Brachyura, присутствует она и у *H. americanus* [Farmer, 1974b; Browne et al., 2009].

У речных раков, развитие которых сильно эмбрионизировано, планктонная личиночная фаза отсутствует (табл. 1). Первая стадия молодки (рис. 2.Б) лишена развитого щетиночного вооружения на большинстве участков тела. Её конечности и рострум развиты не полностью, а в головогруды сохраняется большое количество желтка, за счёт которого продолжается развитие особи.

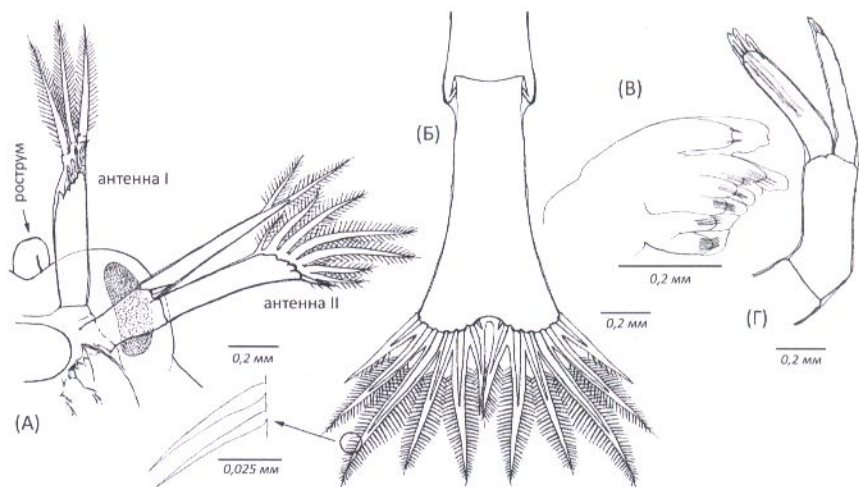


Рисунок 3 – Презоза крабоида *P. camtschaticus*: А – антенны I-II; Б – тельсон;
В – mxII; Г – mxI

Представители Dendrobranchiata обладают полным набором личиночных стадий (табл. 1). Первая стадия науплиуса имеет существенно недоразвитый набор конечностей и сегментов тела, она не питается, а её развитие происходит за счёт запасов питательных веществ [Dall et al., 1990]. У Caridea презоза отсутствует, но для первой стадии зоза характерны: сидячие глаза, укороченный роstrум, отсутствие или неполное развитие части конечностей, небольшая продолжительность стадии. У некоторых видов, в частности у *M. rosenbergii* [Борисов, Кряхова, 2011], развитие происходит за счёт остатков желтка.

Наличие сходных черт в морфологии первых постэмбриональных стадий десятиногих ракообразных не зависит от стадии онтогенеза, на которой особь выходит из яйца (табл. 1). По-видимому, малый размер яйца не располагает к формированию таких морфологических элементов, как крупные выросты и щетинки. В результате за счёт промежуточной фазы появляется возможность преодолеть эти ограничения и сформировать более крупную, с развитым щетиночным вооружением и, значит, более жизнеспособную особь.

Таблица 1 – Основные этапы раннего онтогенеза исследованных видов

Виды	Яйцо	Количество личиночных стадий			Ранняя молодь	Молодь
		Науплиус	Зоза			
Подотряд Pleocyemata						
Инфраотряд 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>		–	Презоза (1)	Зоза (3)	1	
Инфраотряд Brachyura						
<i>Eriocheir japonica</i>		–	Презоза (1)	Зоза (5)	1	1
<i>Erimacrus isenbeckii</i>		–	Презоза (1)	Зоза (5)	1	1
<i>Chionoecetes opilio</i>		–	Презоза (1)	Зоза (2)	1	1
Инфраотряд Caridea						
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>		–	Зоза (около 11)		1	
<i>Pandalus latirostris</i>		–	2		1	1
Инфраотряд Anomura						
<i>Paralithodes camtschaticus</i>		–	Презоза (1)	Зоза (4)	1	1
<i>Paralithodes platypus</i>		–	Презоза (1)	Зоза (4)	1	1
<i>Paralithodes brevipes</i>		–	Презоза (1)	Зоза (3)	1	1
Подотряд Dendrobranchiata						
<i>Penaeus vannamei</i>		5	Протозоза (3)	Мизис (3)	1-2	

– находится на плеоподах самки

– отсутствует или проходит внутри яйца

– момент выхода из яйца

– изменения метаморфического характера

Анализ литературных данных и собственные исследования постэмбрионального онтогенеза десятиногих ракообразных позволили нам подразделить происходящие в морфологии и функционировании придатков тела изменения на два типа. Для первого типа характерны анаморфические изменения: увеличение размера, последовательное развитие сходных по функциям и дополняющих уже существующие и действующие морфологические структуры (конечности и щетинки). Эти изменения способствуют увеличению и совершенствованию существующих возможностей особи. Например, развитие уropод дополняет и улучшает возможности использования хвостового веера в качестве руля и гребной лопасти. Второй тип изменений носит метаморфический характер: наблюдается трансформация морфологии существующих и / или формирование новых придатков тела. При этом у них появляются возможности для выполнения новых функций, или, напротив, происходит редукция и утрата функциональности. Эти изменения чаще всего затрагивают сразу несколько групп конечностей. Например, при редукции экзоподитов торакопод на стадии декаподита происходит

формирование функционирующих плеопод. Как первый, так и второй тип развития невозможен без предварительного развития придатков тела в форме зачатков. Развитие этих зачатков может быть длительным и занимать нескольких стадий. Однако непосредственная трансформация их в рабочий орган происходит в момент линьки и чаще всего связана с появлением или исчезновением щетиночного вооружения. Такие изменения в онтогенезе можно классифицировать как ступенчатые.

В постэмбриональном онтогенезе десятиногих ракообразных периоды, носящие черты метаморфического развития, могут происходить неоднократно (табл. 1). При этом метаморфические изменения в морфологии конечностей сопровождаются изменениями в образе жизни, поведении и физиологии особи. В большинстве случаев отсутствие или существенное недоразвитие щетиночного вооружения на ранних стадиях онтогенеза является свидетельством того, что конечности не функционируют. В случае ротовых конечностей отсутствие щетиночного вооружения свидетельствует о лецитотрофном питании; редукция щетиночного вооружения – о вторичном лецитотрофном питании; существенные модификации щетиночного вооружения и морфологии ротовых конечностей – о смене рациона. Таким образом, в онтогенезе особи динамика изменений в поведении и физиологии оказывается ассоциированной с процессом линьки и имеет резкий ступенчатый характер, а трансформации, происходящие в морфологии групп конечностей, являются маркерами важных этапов онтогенеза вида. Использование этих данных при модификации и разработке технологий культивирования позволит в полной мере учитывать ступенчатую природу динамики основных процессов в раннем онтогенезе десятиногих ракообразных, что создаст условия для интенсификации их аквакультуры.

Глава 4. Постэмбриональные морфофункциональные изменения конечностей и придатков тела десятиногих ракообразных

Морфофункциональные комплексы ротовых конечностей и переопод

Конечности ротового аппарата у десятиногих ракообразных формируют единый комплекс, внутри которого они связаны корреляциями. Выполненное нами сравнение подтвердило, что следствием этого является высокий консерватизм в морфологии и наборе функций, характерных для конечностей ротового комплекса. В филогенезе изменения в морфологии и функционировании одних конечностей сопровождаются скоординированными изменениями других конечностей комплекса. При этом координации сильнее выражены между конечностями, расположенными ближе к ротовому отверстию и ослабевают по мере удаления от него. У десятиногих ракообразных комплекс переопод, в сравнении с комплексом ротовых конечностей, является более мозаичным. Координации между переоподами выражены значительно слабее. 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.

Наиболее богатым и разнообразным щетиночным вооружением обладают конечности ротового комплекса [Schembri, 1982; Lavalli, Factor, 1992; Stemhuis et al., 1998; Johnston, 1999; Garm, Нøeg, 2000; Coelho et al., 2000; Garm, 2004a]. Наши 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. Обычно считается, что основные изменения в морфологии конечностей и их щетиночного вооружения происходят в период личиночного развития. Вместе с тем характерной чертой десятиногих ракообразных является длительный период онтогенеза по окончании личиночного развития. Представители некоторых видов увеличиваются в размере в постларвальный период в 100 и

более раз. Выполненные нами исследования щетиночного вооружения конечностей *P. camtschaticus*, *M. rosenbergii*, *C. quadricarinatus* и *P. vannamei* [Борисов, 2015; Борисов, 2016] продемонстрировали, что его изменения происходят и после окончания личиночного периода. По мере роста особи наблюдалось многократное увеличение числа щетинок, формирование групп на месте отдельных щетинок, уменьшение длины щетинок относительно размера тела (рис. 4).

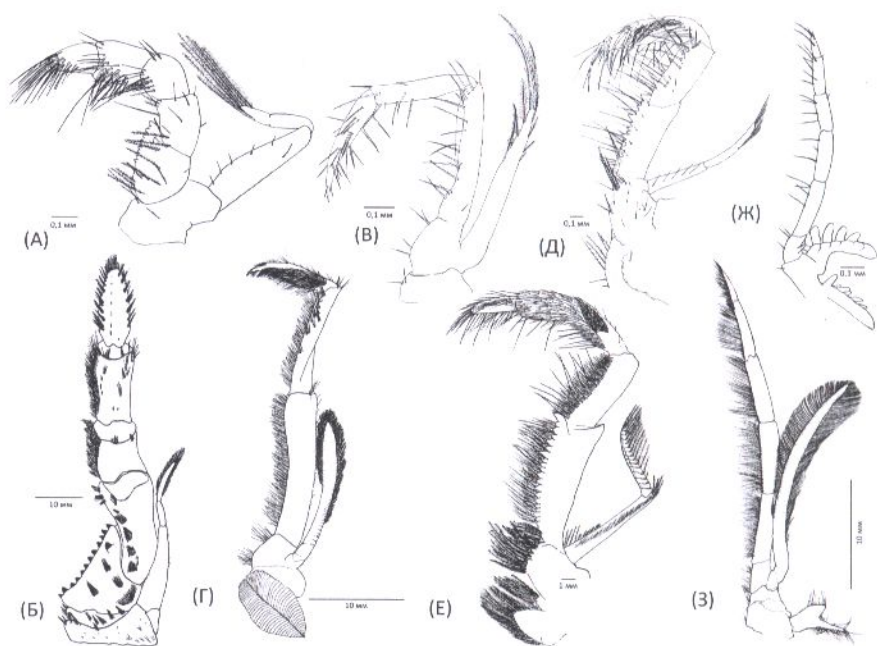


Рисунок 4 – Распределение щетинок на максиллипе III у молоди (А,В,Д,Ж) и взрослых особей (Б,Г,Е,З) *P. camtschaticus* (А,Б) *M. rosenbergii* (В,Г) *C. quadricarinatus* (Д,Е) *P. vannamei* (Ж,З)

Изменение количества и относительного размера щетинок рассмотрено на примере участков ротовых конечностей, специализированных для создания токов воды, манипуляций и механической обработки пищевых объектов (рис. 5).

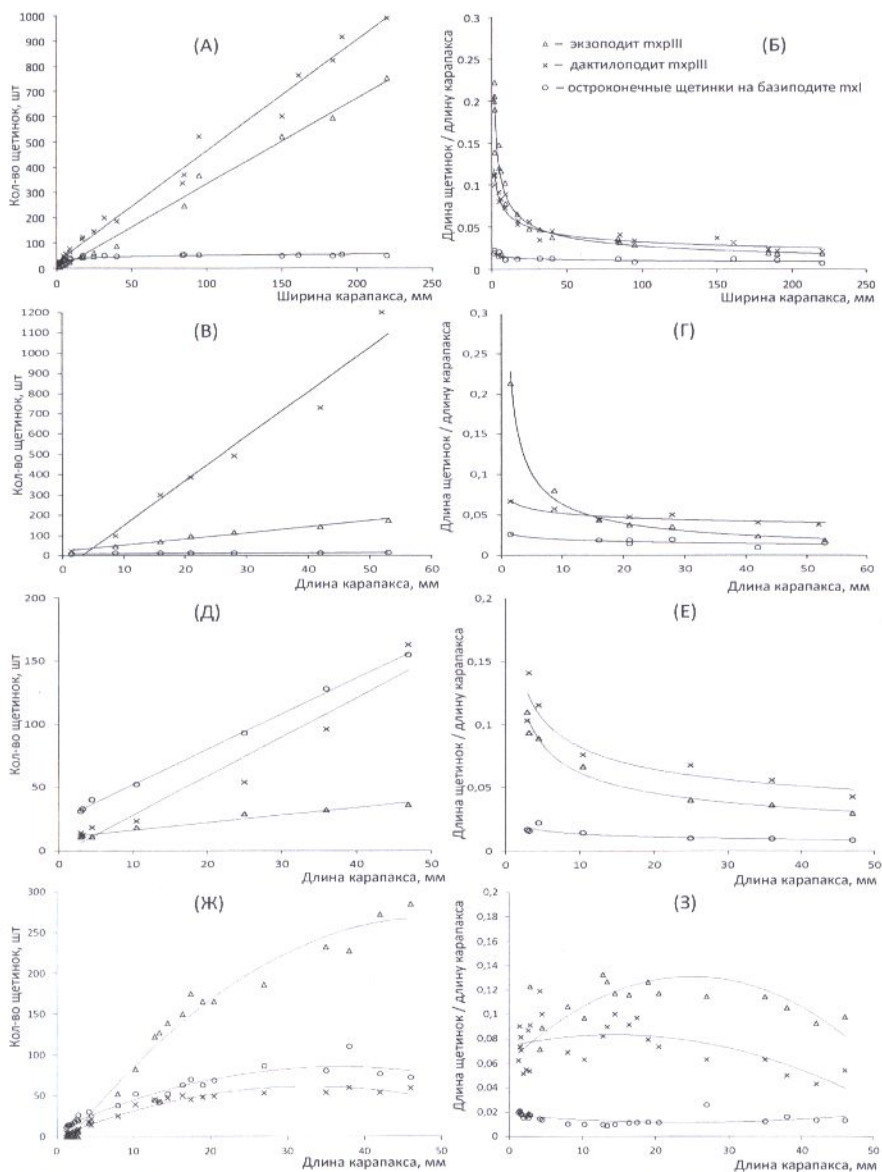


Рисунок 5 – Изменение числа (А,В,Д,Ж) и относительной длины (Б,Г,Е,З) щетинок в постларвальном онтогенезе у *Paralithodes camtschaticus* (А,Б), *Macrobrachium rosenbergii* (В,Г), *Cherax quadricarinatus* (Д,Е), *Penaus vannamei* (Ж,З)

Относительный размер щетинок максимален у ранней молодежи. С ростом особи он быстро уменьшается. В некоторых случаях это можно объяснить наличием у молодежи смешанного фильтрационно-грасперного типа питания. Но, по нашему мнению, тенденция уменьшения размера и увеличения числа щетинок в первую очередь связана с изменением в функционировании щетиночного вооружения. У ранней молодежи в качестве функциональной единицы выступают отдельные щетинки и расположенные на них сетулы и зубчики. По мере увеличения размера особи эффективность функционирования отдельных щетинок снижается, происходит увеличение числа и образование плотных групп щетинок. У собранных в группы щетинок наблюдается тенденция к укорачиванию и/или исчезновению сетул (рис. 6). В случаях, когда особи вида достигают особо крупных размеров, наблюдается уменьшение роли щетиночного вооружения в выполняемых конечностями функциях.

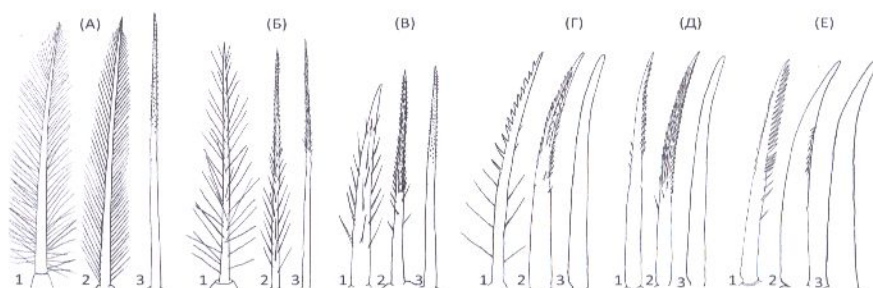


Рисунок 6 – Изменение щетинок в постларвальном онтогенезе у *Paralithodes camtschaticus*:
 А – скафогнатита; Б – щупика mnd; В – дистальной части коксоподита mxI; Г – базальной части
 коксоподита mxI; Д – дактилоподита mxIII; Е – дактилоподита mxII.
 Ширина карапакса особи: 1 – 1,8 мм; 2 – 18 мм; 3 – 190 мм

Несмотря на наличие общей тенденции к увеличению числа и формированию групп щетинок с ростом особи, их организация во многом определяется систематической принадлежностью вида. Например, число рядов перистых щетинок на скафогнатите и экзоподитах максиллипод увеличиваются у представителей одних инфраотрядов и остаётся практически постоянным у представителей других (табл. 2).

Таблица 2 – Число рядов щетинок на участках конечностей, участвующих в создании токов воды

Вид	Экзоподиты		Скафогнатит	
	Молодь	Взрослая особь	Молодь	Взрослая особь
Подотряд Pleocyemata, Инфраотряд 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* ряда
Подотряд Pleocyemata, Инфраотряд 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
Подотряд Pleocyemata, Инфраотряд 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
Подотряд Pleocyemata, Инфраотряд 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 базальной части.

Реже встречается вариант, когда размер щетинок изменяется пропорционально росту тела особи, а их число возрастает незначительно. В качестве примера могут служить остроконечные щетинки на базиподите mxI у большинства изученных видов (рис. 5).

Каждая отдельная щетинка, благодаря вторичному вооружению из сегул и зубчиков, представляет собой сложную морфологическую структуру. По нашим наблюдениям, в результате изменений, происходящих во вторичном вооружении щетинок, они могут трансформироваться из одного типа в другой. Чаще всего это происходит за счёт укорачивания и исчезновения сегул. Наиболее ярко данная тенденция была выражена у *P. camtschaticus* (рис. 6), размеры тела которого на протяжении онтогенеза увеличиваются более чем в 100 раз. Существенные изменения во вторичном вооружении щетинок отмечены нами и у других видов (рис. 7). Полученные результаты продемонстрировали, что существующие классификации щетинок, основанные на их вторичном вооружении, не отражают историю их происхождения и развития, а большая часть типов вторичного вооружения щетинок представляет собой гомологичные образования. Их варианты являются следствием специализации для выполнения различных механических функций, а сами

щетинок – мощным материалом эволюции и естественного отбора у ракообразных.

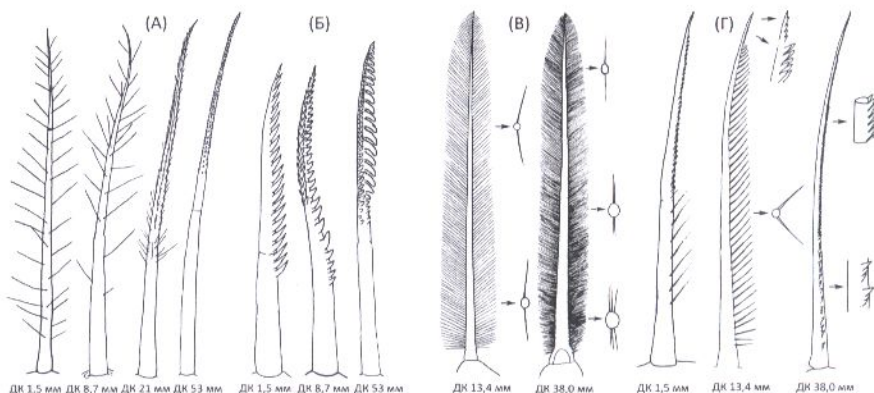


Рисунок 7 – Изменение щетинок в постларвальном онтогенезе у креветок: *Macrobrachium rosenbergii* (А – коксоподита mxrI; Б – дактилоподита mxrIII) и *Penaeus vannamei* (В – экзоподита mxrIII; Г – дактилоподита mxrII)

Собранные нами данные позволяют представить имеющиеся на ротовых конечностях ракообразных функционально-морфологические структуры в виде следующей последовательности: отдельные щетинок и расположенные на них сетулы и зубчики; группы щетинок и расположенные на них сетулы и зубчики; группы щетинок; конечности, лишённые щетинок. У одной особи одновременно могут присутствовать разные типы структур, но по мере роста прослеживается тенденция к их постепенной, последовательной смене. У изученных нами видов переход между отдельными и группами щетинок происходит при размере карапакса особи от 5 до 20 мм и увеличении количества щетинок в 3-4 раза. Количество щетинок, характер их вторичного вооружения с каждой последующей линькой меняется незначительно, но происходящие изменения постепенно накапливаются.

Роль конечностей в функционировании дыхательного аппарата

Дыхательный аппарат десятиногих ракообразных – это единая, согласованно функционирующая система с большим количеством элементов, формируемых в том числе конечностями и их частями. Важную роль в

обеспечении её функционирования играют системы груминга, реализующиеся в виде активного или пассивного варианта очистки жабр. Активный вариант груминга происходит за счёт целенаправленных движений конечностей. При пассивной системе очистка осуществляется за счёт соприкосновения и движения элементов жаберной камеры друг относительно друга, происходящих при движении конечностей, не связанных непосредственно с чисткой жабр. Например, при передвижении особи по дну. По нашим данным, в щетиночном вооружении конечностей, осуществляющих активный груминг, преобладают щетинки зубчатого типа. При пассивной чистке основная роль принадлежит щетинкам композитного типа с характерными пальцевидными сетулами. Ещё одним элементом защиты жаберного аппарата от загрязнения является фильтр на входе дыхательных токов, который чаще всего представлен хохлатыми и хохлато-зубчатыми щетинками. Он хорошо развит у видов с пассивной системой груминга жабр. Его слабое развитие у видов с активными системами груминга свидетельствует о высокой эффективности последних. Проведённые нами исследования продемонстрировали большое разнообразие систем груминга жабр у десятиногих ракообразных. Учитывая различия в наборе конечностей и их частей, участвующих в чистке, можно заключить, что у исследованных нами видов десятиногих ракообразных имеется пять вариантов систем груминга, формирование которых происходило независимо.

Исследование изменений в онтогенезе морфологии дыхательных аппаратов, выполненное нами, показало наличие как постепенных (поступательных), так и резких (ступенчатых) изменений. Более чётко ступенчатые изменения выражены у видов с планктонной личинкой. Например, у *P. camtschaticus* жаберы (рис. 8 А,Б), полностью развитый скафогабит (рис. 8 Д,Е) и модифицированная для чистки жабр пятая пара перепоп (рис. 8 Г) появляются после линьки со стадии зоза IV на стадию глаукотоз. Это можно рассматривать, как ступенчатый переход от одного типа дыхательного аппарата к другому. В дальнейшем развитие дыхательного аппарата продолжается путём изменения количества и размера функциональных элементов (рис. 8 А-В, Е-З).

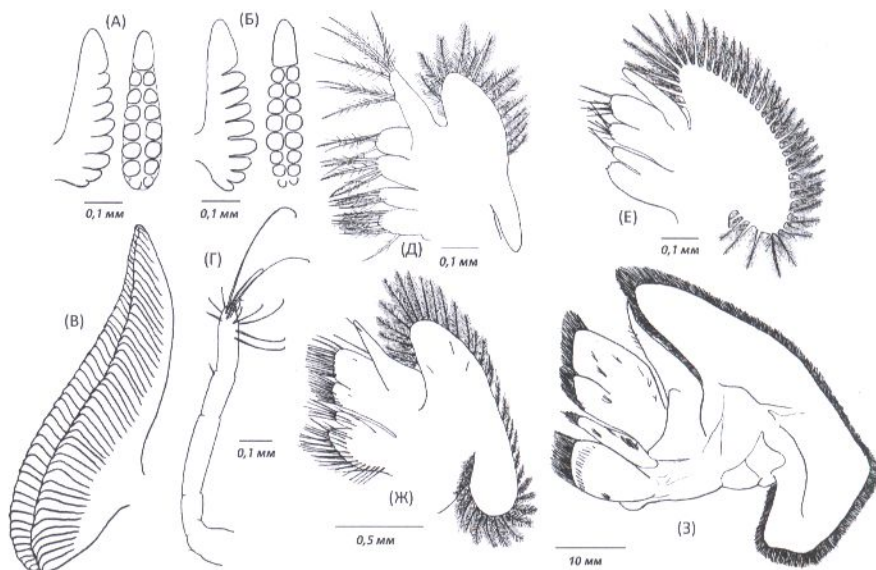


Рисунок 8 – *Paralithodes camtschaticus*: жабра глауктоэ (А), молоди 1 ст. (Б), взрослой особи (В), переопод V глауктоэ (Г), mxII зова IV (Д), глауктоэ (Е), молоди 1 ст. (Ж), взрослой особи (З)

У *P. leptodactylus* планктонная личинка отсутствует, и жаберный аппарат имеется и функционирует сразу после выхода из яйца (рис. 9.А). Однако большая часть щетиночного вооружения, задействованного в пассивном груминге жабр (рис. 9. В, Г), появляется только после первой линьки, когда особь становится способной самостоятельно передвигаться. Последующие изменения заключаются в увеличении количества дыхательных жаберных нитей и щетинок, задействованных в процессе груминга (рис. 9. Б, Д).

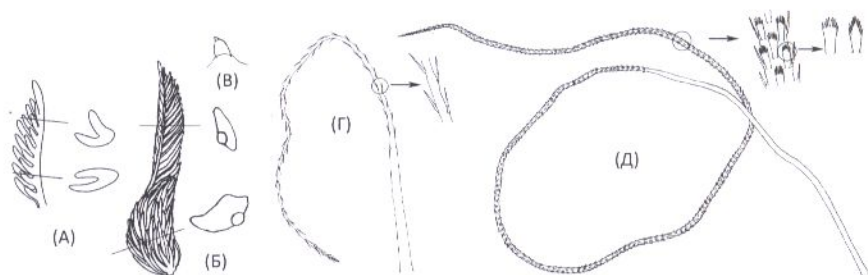


Рисунок 9 – Артробранхии (А, Б) и сетобранхии (В, Г, Д) рака *Pontastacus leptodactylus*. А, В – молодь первой стадии, Г – молодь второй стадии; Б, Д – взрослая особь

Изменения морфологических элементов дыхательных аппаратов по окончании раннего постэмбрионального онтогенеза касаются их количества и размера. Они направлены на обеспечение растущих потребностей особи, но при этом не затрагивают механизмов функционирования дыхательных аппаратов. Хотя эти изменения и происходят ступенчато в процессе линьки особи, в целом они могут быть охарактеризованы как постепенные и поступательные.

Глава 5. Окраска десятиногих ракообразных и её изменение в процессе постэмбрионального онтогенеза

Одной из главных функций окраски является маскировка. При этом многие морские ракообразные имеют красную окраску, которая не кажется хорошим камуфляжем. Так, основным элементом окраски зоэа *P. camtschaticus* и *P. platypus* являются красные хроматофоры (рис. 10). Кроме того, внутренние органы у зоэа *P. platypus* постоянно окрашены в насыщенный красный цвет (рис. 10.В,Г). Связано это с тем, что лучи красного спектра в морской воде очень быстро поглощаются [Показеев и др., 2010; Wozniak, Dera, 2007], и ярко-красная окраска на глубине выглядит серой и является покровительственной [Herring, 1996]. У зоэа *P. camtschaticus*, помимо красных, имелись жёлтые хроматофоры, которые как бы опоясывали личинку (рис. 10.А,Б). В жёлтых хроматофорах находились гранулы пигмента с высокой отражающей способностью, что создавало зеркальный эффект.

Эксперименты показали [Борисов, Чертопруд, 2007; Борисов, Печёнкин, 2017], что у личинок и глаукотоз *P. camtschaticus* пигмент в жёлтых хроматофорах при воздействии яркого света активно распределяется по многочисленным отросткам, а в темноте происходит концентрация гранул пигмента в центре хроматофора (рис. 10, 11).

Процесс диффузии пигмента на свету происходил в несколько раз быстрее, чем его концентрация в темноте. Распределение пигмента в красных хроматофорах у обоих видов также менялось в зависимости от интенсивности освещения, но эти процессы были менее выражены, чем в жёлтых хроматофорах (рис. 11).

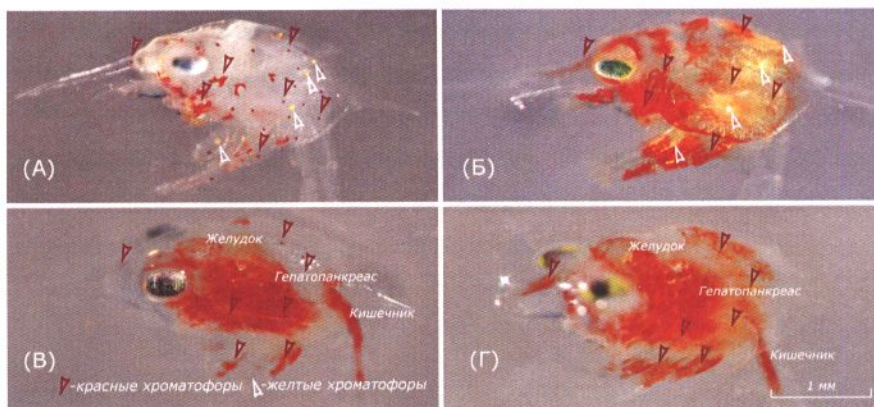


Рисунок 10 – Окраска личинок (зола III) *Paralithodes camtschaticus* (А и Б) и *Paralithodes platypus* (В и Г) с закрытыми (А и В) и раскрытыми (Б и Г) хроматофорами

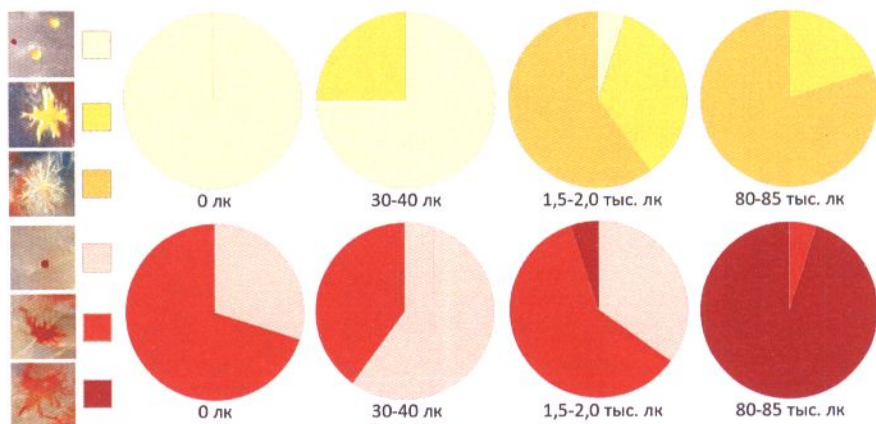


Рисунок 11 – Доля личинок *Paralithodes camtschaticus* на стадии зоза II с различным распределением пигмента в жёлтых и красных хроматофорах в зависимости от интенсивности освещения

Набор и расположение морфологических элементов, участвующих в формировании окраски всех четырёх стадий зоза *P. platypus* и *P. camtschaticus*, оставались неизменными. Они начинали меняться на стадии глаукотоз, когда происходила редукция жёлтых и части красных хроматофоров и появление красных хроматофоров в новых местах. Полная перестройка окраски произошла на первых стадиях молодки: наблюдалось обызвествление покровов,

они становились белыми и непрозрачными. В дальнейшем покровы особей приобретали буровато-красную окраску, которая с некоторыми изменениями сохранялась и у взрослых особей.

Креветки *M. rosenbergii* – обитатели тропического региона, их личинки держатся ближе к поверхности, где высока концентрация пищевых объектов, и подвергаются воздействию сильной солнечной радиации. По-видимому, на самых первых стадиях (рис. 2.В) защиту от воздействия ультрафиолета выполняют жёлтые хроматофоры, которые напоминают хроматофоры личинок *P. camtschaticus*. Затем в формировании окраски основную роль начинают играть красные хроматофоры и окрашенные в синий цвет клетки гиподермы, сочетание которых придаёт личинкам бурю окраску (рис. 12). Высокая скорость изменения насыщенности окраски у личинок *M. rosenbergii* при увеличении интенсивности освещения (рис. 12) свидетельствует о её значении для защиты личинок от ультрафиолетового излучения.

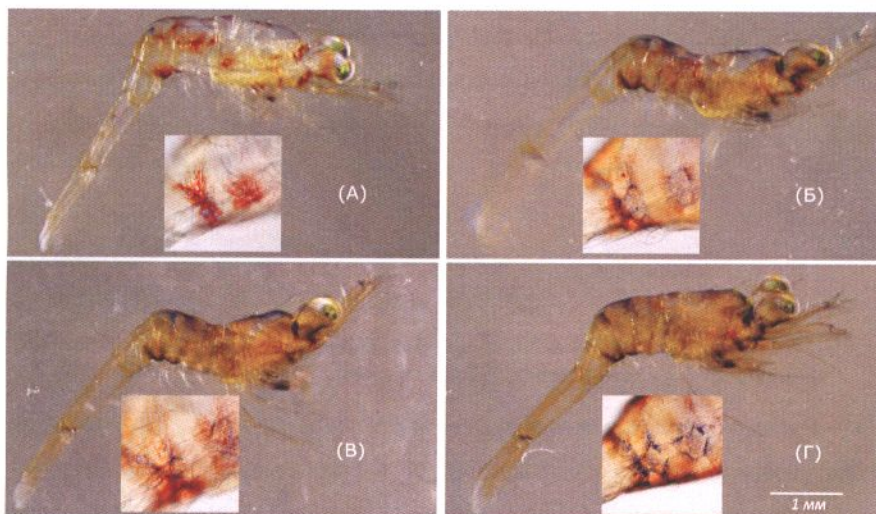


Рисунок 12 – Изменения в окраске зоеа VII *Macrobrachium rosenbergii* после 12 ч пребывания в темноте при освещении 400 лк. Время экспозиции: А – 0 мин; Б – 15 мин; В – 1 ч; Г – 5 ч

Во второй половине личиночного развития *M. rosenbergii* существенную роль в окраске играют зеркальные элементы (рис. 13), располагающиеся на

бранхиостегитах и плеврах абдомена. Зеркальная окраска как средство камуфляжа широко распространена среди рыб [Johnsen, Sosik, 2003]. Обнаруженные нами светоотражающие элементы у личинок *P. camtschaticus* и креветки *M. rosenbergii* могут выполнять аналогичные функции. В целом наблюдаемые в процессе личиночного развития изменения в окраске у креветки *M. rosenbergii* могут быть охарактеризованы как постепенные.

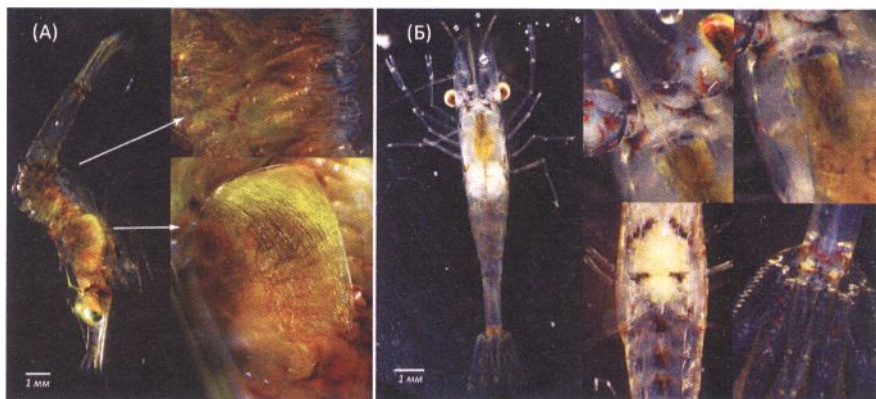


Рисунок 13 – Окраска зоеа XI (А) и молоди второй стадии (Б) креветки *Macrobrachium rosenbergii*

Переход к бентосному существованию у молоди креветки *M. rosenbergii*, так же как и у крабидов *P. camtschaticus* и *P. platypus*, сопровождался существенными изменениями в окраске. Исчезали зеркальные элементы, креветки становились преимущественно прозрачными, появлялась окраска внутренних органов, в частности брюшной нервной цепочки (рис. 13). Позже у молоди наблюдалось формирование криптической окраски, основную роль в которой играли зеленовато-синие полосы, образованные красными хроматофорами и окрашенными в синий цвет клетками гиподермы. По мере роста молодь *M. rosenbergii* постепенно приобретала окраску, характерную для половозрелых особей. При этом увеличивалась роль пигментов, располагающихся непосредственно в кутикуле.

Как продемонстрировали выполненные нами эксперименты, молодь и взрослые особи креветок способны корректировать свою окраску в зависимости от окружения. За счёт перераспределения пигмента в хроматофорах и

проявления окраски в клетках гиподермы в течение минут и часов наблюдались заметные изменения окраски. При сохранении соответствующих условий особи продолжали постепенно менять окраску в соответствии с окружающим их пространством (цвет выростной ёмкости). Эти процессы протекали в течение длительного времени: несколько суток и даже недель (рис. 14). Интенсивность прижизненной окраски особей коррелировала с их цветом после термической обработки (рис. 14). Особи, содержащиеся в черных ёмкостях, после варки имели более яркий и насыщенный красный цвет (рис. 14). Следовательно, в аквакультуре использование ёмкостей чёрного цвета позволяет повысить визуальную привлекательность товарной продукции.



Рисунок 14 – Окраска креветок *Macrobrachium rosenbergii* до и после варки: А – особи, содержащиеся в белой ёмкости; Б – особи из белой ёмкости, пересаженные в чёрную на 11 сут; В – особи из чёрной ёмкости, пересаженные в белую на 11 сут; Г – особи, содержащиеся в чёрной ёмкости

Как продемонстрировали выполненные исследования, переход от планктонных к бентосным фазам развития у десятиногих ракообразных сопровождается существенными изменениями в окраске особей и морфологии

элементов, её формирующих. Для планктонных личинок основным фактором, определяющим интенсивность окраски, является освещённость. Для ведущих бентосный образ жизни стадий на интенсивность окраски влияет сочетание двух факторов: цвет окружающего пространства и освещённость. Изменения окраски в период роста от молоди до половозрелой особи у многих видов связаны с увеличением толщины покровов, их обызвествлением и появлением элементов, связанных с половым диморфизмом. Но даже виды с плотными покровами, например, речные раки, корректируют свою окраску в соответствии с окружающим биотопом. Однако эти изменения происходят медленно и требуют прохождения линьки.

Глава 6. Роль линочных процессов в онтогенезе десятиногих ракообразных

Одной из ключевых особенностей десятиногих ракообразных, обеспечивших их эволюционный успех, является твёрдый экзоскелет. Однако его присутствие налагает ряд ограничений, наиболее важным из которых является то, что рост и изменения в морфологии особи возможны только в процессе линьки. Линьке предшествует длительный процесс подготовки, когда происходит постепенное формирование новых покровов и зачатков морфологических элементов. Линочный цикл и связанные с ним изменения в пищевом поведении хорошо изучены у молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных [Карпевич, Богорад, 1940; Uno, 1971; Lipcius, Herrnkind, 1982; Harpaz et al., 1987; Хмелева и др. 1997]. У личинок, вероятно из-за их небольших размеров и коротких циклов линьки, они исследованы значительно хуже [Minagawa, Murano, 1993; Anger, 2001; Hayd et al., 2008]. В качестве модельного объекта для исследований взаимосвязи пищевого поведения и процессов, связанных с линочным циклом на ранних стадиях онтогенеза, нами был выбран *P. camtschaticus*. Развитие этого вида проходит при низких температурах, и продолжительность межлиночных периодов у него больше, чем у тепловодных видов. Это создаёт возможность для подробного изучения линочных циклов и динамики рационов.

Выполненные нами исследования [Борисов, Кряхова, 2014; Борисов и др., 2015] продемонстрировали, что у личинок *P. camtschaticus* преобладает предлиночный период (D): как на стадии зоза III, так и на стадии зоза IV на его долю приходилось 50-60% от общей продолжительности стадии (рис. 15). Для этого периода характерны аполизис старой кутикулы и формирование новых покровов и морфологических структур (рис. 15). Вторым по продолжительности был межлиночный период (C) – около 30%. Линька (E), ранний (A) и поздний (B) послелиночный периоды в цикле линьки занимают короткие временные промежутки: от нескольких минут (линька) до нескольких часов (поздний послелиночный период).

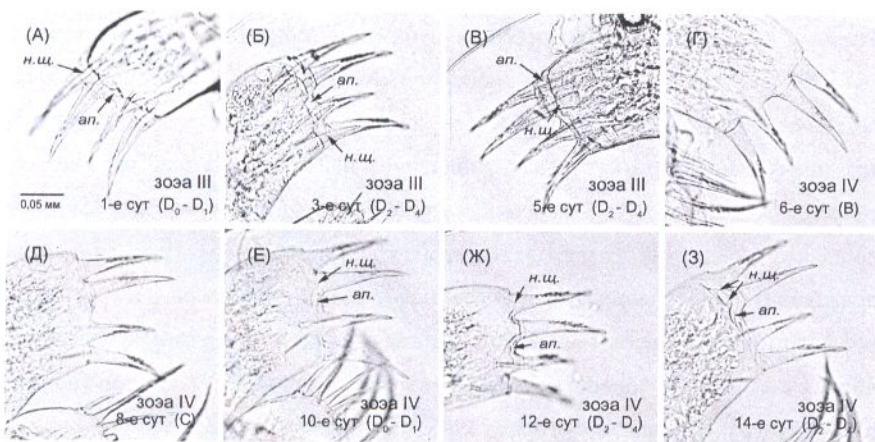


Рисунок 15 – Максиллы зоза III и IV *P. camtschaticus* (ап. – аполизис; с.к. – старая кутикула; с.щ. – старые щетинки; в.э. – впячивание эпидермиса; н.щ. – формирование новых щетинок; н.к. – формирование новой кутикулы). На рисунке указаны сутки с начала наблюдений (14-е сут – массовая линька на стадию глаукотоз), в скобках даны периоды линочного цикла

Преобладание периода D характерно для этапов жизненного цикла, когда особь активно растёт, а также претерпевает существенные морфологические изменения. С ростом особи происходит увеличение межлиночных периодов. У взрослых десятиногих ракообразных большую часть времени между линьками занимает межлиночный период C. У видов, которые проходят в своём развитии терминальную линьку, например у *C. opilio*, этот период является конечным

состоянием взрослых особей. Скорость личочных процессов зависит от толщины покровов и размера особи, с их увеличением общая продолжительность личочных циклов тоже возрастает.

По нашим наблюдениям, динамика потребления корма на протяжении личочного цикла у особей планктонных стадий (рис. 16) отличается большей равномерностью, чем у молоди (рис. 17). То есть, у личинок явление апализиса, происходящее в предличочном периоде, не оказывает существенного влияния на интенсивность потребления корма. Мы связываем это с отсутствием кальцификации покровов и скоротечностью личочных процессов у личинок.

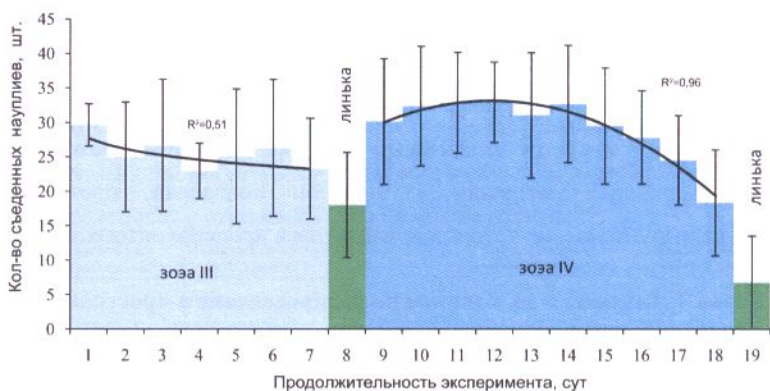


Рисунок 16 – Динамика суточного потребления пищи зоа III и зоа IV *Paralithodes camtschaticus*

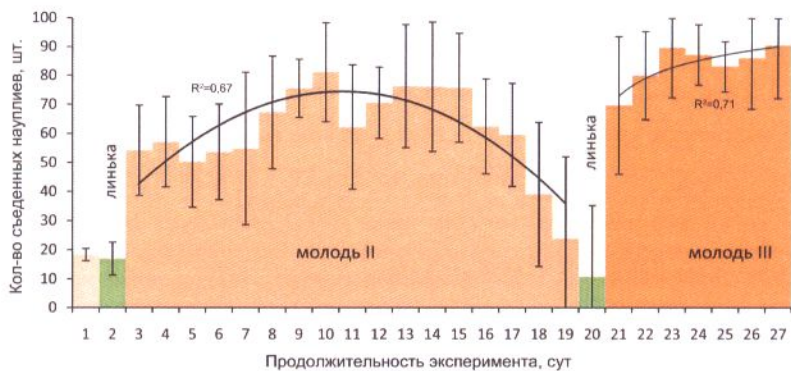


Рисунок 17 – Динамика суточного потребления пищи молодь *Paralithodes camtschaticus*

На ранних стадиях онтогенеза максимальные значения потребления корма наблюдаются в первой половине и в середине личиночного цикла; в конце личиночного цикла происходит плавное снижение потребления корма; в период линьки, а также непосредственно до и после неё, наблюдается прекращение питания; после линьки и затвердевания покровов у особи происходит резкое увеличение рациона. По мере роста особи происходит увеличение количества потребляемой пищи и продолжительности периодов отказа от корма до и после линьки.

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что пищевое поведение коррелирует с основными этапами личиночного цикла. Выраженность взаимосвязей личиночного цикла и питания усиливается с ростом особи и увеличением толщины покровов. В результате в онтогенезе десятиногих ракообразных формируется циклическая цепочка регулярно повторяющихся плавных и резких изменений в пищевом поведении, протяжённость (амплитуда) и соотношение которых изменяются в процессе онтогенеза особи.

Глава 7. Таксисы и их влияние на распределение в пространстве десятиногих ракообразных на различных стадиях онтогенеза

Фото- и геотаксис являются важными элементами поведения, которые играют особую роль на личиночных стадиях развития, когда фактически контролируют вертикальные и горизонтальные миграции и, как следствие, определяют пространственное распределение особей [Thorson, 1964; Sulkin, 1984; Forward et al., 1984; Naylor, 2006; Kunze et al., 2013; Epifanio, Cohen, 2016]. Нами выполнены эксперименты по исследованию фото- и геотаксиса у ранних стадий *P. camtschaticus* от презоза до молоди IV-V стадии в горизонтальных (рис. 18) и вертикальных камерах (рис. 19) [Эпельбаум, Борисов, 2006; Epelbaum et al., 2007; Borisov et al., 2011].

В экспериментах в горизонтальной камере (рис. 18) на всех стадиях зоеа *P. camtschaticus* продемонстрировали положительный фототаксис. Глаукотозы и молодь первых стадий также активно перемещались в направлении источника света, независимо от его интенсивности. У молоди IV-V стадий наблюдался

положительный фототет при малых интенсивностях света и отрицательный – при высоких.

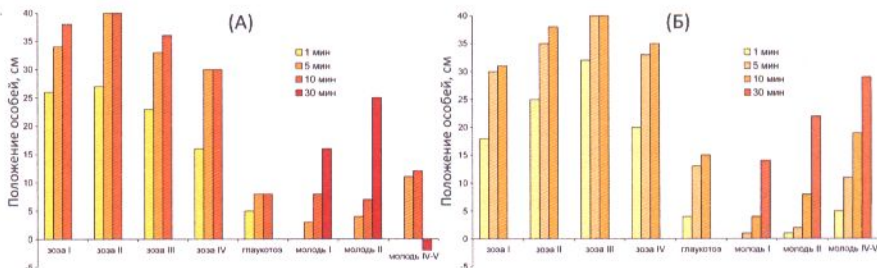


Рисунок 18 – Реакция на свет интенсивностью 2×10^{13} квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$ (А) и 4×10^{10} квант $\text{см}^{-2} \text{сек}^{-1}$ (Б) *Paralithodes camtschaticus* на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза

Эксперименты в вертикальных камерах (рис. 19) показали наличие у личинок отрицательного геотаксиса и преваширования фототаксиса над геотаксисом. На стадии глаукотоз особи сохраняли положительный фототаксис, а геотаксис сменялся с отрицательного на положительный.

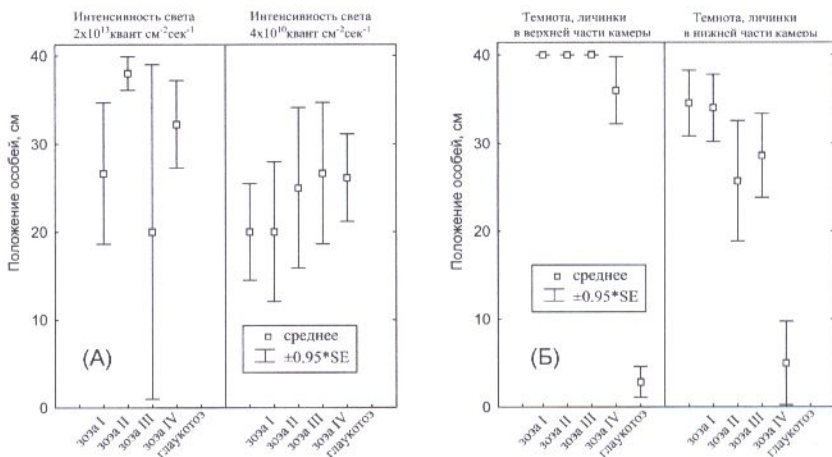


Рисунок 19 – Распределение особей *Paralithodes camtschaticus* на ранних стадиях развития в вертикальной ёмкости при разных вариантах интенсивности света (А) и при отсутствии источников освещения и разных вариантах начального положения особей (Б)

В экспериментах с группами личинок *P. camtschaticus* и *P. platypus* [Борисов и др., 2016] зозаII обоих видов демонстрировали сходное распределение в толще воды при изменении интенсивности освещённости (рис. 20).

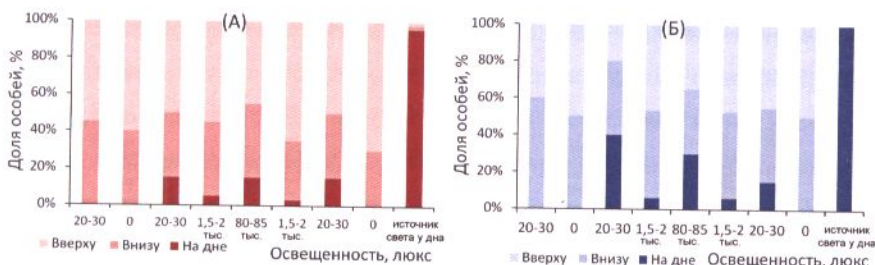


Рисунок 20 – Реакция на свет разной интенсивности зоа II *Paralithodes camtschaticus* (А) и *Paralithodes platypus* (Б) на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза

В период перехода к бентосному существованию важным фактором становятся субстраты для оседания. По нашим данным, у *P. camtschaticus* на стадии глаукотоз наличие специализированного субстрата не является необходимым условием для линьки на стадию молоди. Однако в его отсутствие особь затрачивает дополнительную энергию на плавание и поиск, что является причиной меньшего размера молоди и, возможно, более поздней линьки на стадию молоди. При переходе к бентосному существованию, как показали наши исследования [Борисов и др., 2012], свет продолжает существенно влиять на распределение особей. Глаукотоз в эксперименте выбирали более освещённые субстраты (рис. 21.А), преимущественно занимая их верхние части (рис. 21.Б).

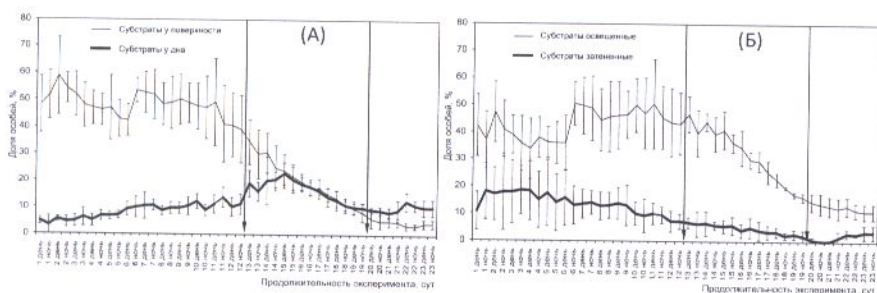


Рисунок 21 –Динамика предпочтения особями *Paralithodes camtschaticus*: освещённых и затенённых субстратов (А); расположенных у дна и у поверхности (Б) субстратов

В дневное время увеличивалась доля плавающих особей, которые перемещались в поисках наиболее освещённых субстратов. Ночью они не

покидали мест занятых ими днём. Таким образом, глаукотоэ *P. camtschaticus* при выборе субстрата ориентируется на его структуру и освещённость. После перехода на стадию молоди происходит миграция на расположенные ближе ко дну участки субстратов.

Активное использование молодью десятиногих ракообразных субстратов со сложной структурой является поведенческим механизмом, помогающим избежать хищников, и позволяет эффективней использовать пространство и кормовые ресурсы толщи воды [Борисов и др., 2014]. В дальнейшем роль субстратов может снижаться, и для крупных видов, таких как *P. camtschaticus*, *P. platypus* и *C. opilio*, такие субстраты уже не могут служить в качестве укрытий. Использование субстратов со сложной структурой в аквакультуре большинства видов десятиногих ракообразных, особенно при культивировании ранних бентосных стадий, позволяет существенно повысить эффективность использования пространства ёмкостей и увеличить продуктивность культивирования.

Глава 8. Агрессивное поведение и каннибализм десятиногих ракообразных в искусственных условиях

Явление каннибализма 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]. Случаи каннибализма отмечены и в естественных популяциях десятиногих ракообразных [Polis, 1981; Claessen et al., 2003]. При содержании в искусственных условиях каннибализм среди десятиногих ракообразных является не просто проблемой, а признается одним из самых значительных ограничений для расширения аквакультуры большинства высокоценных видов [Karplus et al., 1989; O'Neill et al., 1993; New, Valenti, 2000; Holdich, 2002; Jeffs, 2010; Shelley, Lovatelli, 2011; Franke et al., 2013]. Это стало причиной особого внимания, уделённого данному вопросу в наших исследованиях.

Анализируя особенности биологии рассмотренных видов и интенсивность каннибализма, зафиксированную у них в экспериментах, мы выделили следующие предпосылки к возникновению каннибализма у десятиногих ракообразных: всеядность и предпочтение животной пищи; наличие мощных клешней и мандибул; линька, во время которой покровы особи становятся мягкими; высокая агрессивность и территориальное поведение; существенная разница в размерах между молодью и взрослыми особями. От выраженности данных черт во многом зависит вероятность возникновения и интенсивность каннибализма в искусственных условиях у каждого конкретного вида. Вместе с тем у многих видов в отдельные периоды жизненного цикла при контактах между особями наблюдается снижение уровня агрессии и каннибализма. Примерами могут служить репродуктивные линьки у самок креветок и крабидов, забота о потомстве у речных раков, образование скоплений молоди крабидов. К сожалению, при содержании в искусственных условиях часто происходит нарушение механизмов ограничения агрессии.

Мы пришли к заключению, что события, способствующие возникновению каннибализма у десятиногих ракообразных, можно представить в виде следующей последовательности: возрастание активности, увеличение частоты встреч, возникновение агрессивных контактов; появление повреждённых, линяющих и уязвимых особей; гибель особей в результате каннибализма. При этом на каждом этапе имеются факторы, повышающие или понижающие вероятность этих событий, и, как следствие, повышающие или понижающие вероятность возникновения каннибализма (рис. 22).

Одним из основных факторов, влияющих на активность особей, является температура. Снижение ее ниже оптимума, характерного для вида, приводит к уменьшению как двигательной, так и пищевой активности особей, увеличению межличных промежутков и уменьшению случаев линек. Все это способствует сокращению каннибализма. Этот способ применим при транспортировке и кратковременном содержании гидробионтов, но в остальном оказывается не эффективен из-за сопутствующего ему снижения скорости роста.



Рисунок 22 –Схема возникновения и регуляции каннибализма у десятиногих ракообразных в искусственных условиях

Недостаток или неполноценный состав кормов повышает поисковую активность особей, но даже избыточное кормление не решает проблему каннибализма полностью.

Эксперименты по исследованию интенсивности агрессии в группах (рис. 23) показали, что она возрастает в моменты внесения корма, а также в некоторых случаях может различаться в дневное и в ночное время.

Непосредственно активность особей не является причиной каннибализма, а повышает вероятность встреч и возникновения агрессивных контактов между индивидуумами. В условиях аквакультуры этому способствует также увеличение плотности содержания. При этом возрастает доля травмированных особей и случаев каннибализма (рис. 24.А,Б), в группах появляются крупные доминирующие особи, которые подавляют рост остальных (рис. 24.В).

Снижение уровня каннибализма возможно не только путём уменьшения плотности посадки. Как показали эксперименты, модификация пространства за счёт использования структурирующих объем субстратов может значительно

снизить уровень каннибализма (рис. 25). Крайним проявлением такого подхода можно считать индивидуальное содержание.

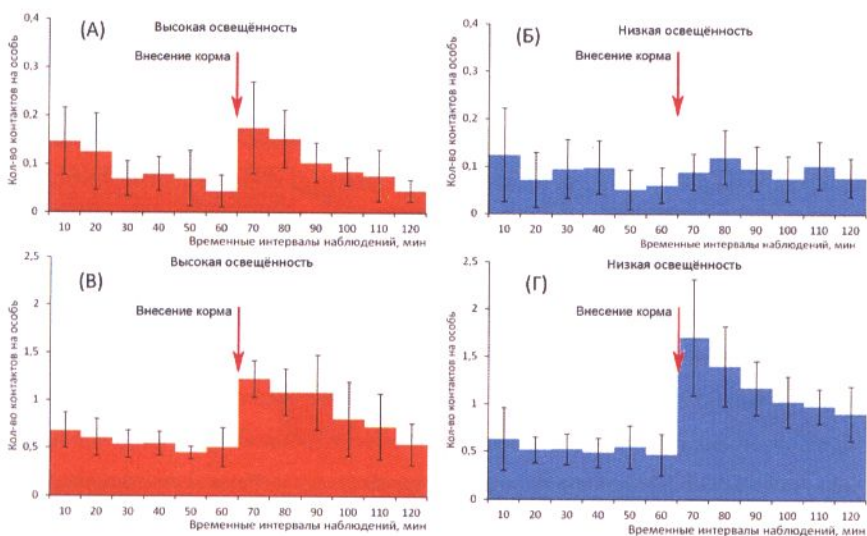


Рисунок 23 –Количество агрессивных контактов (в пересчёте на одну особь) в группах раков *Procamburus clarkii* (А,Б) и креветок *Macrobrachium rosenbergii* (В,Г) до и после внесения корма при высокой (А,В) и низкой (Б,Г) освещённости

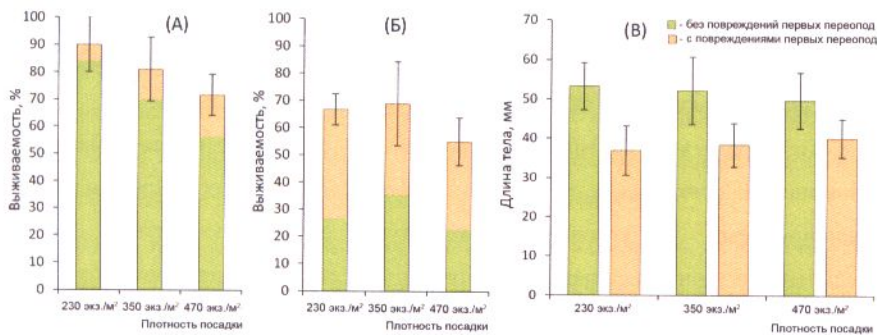


Рисунок 24 –Выживаемость и доля особей с повреждениями у молоди рака *Cherax quadricarinatus* на 30 сут (А) и 60 сут (Б) эксперимента, длина особей без повреждений и с повреждениями первых переопод в конце эксперимента (60 суток) (В)

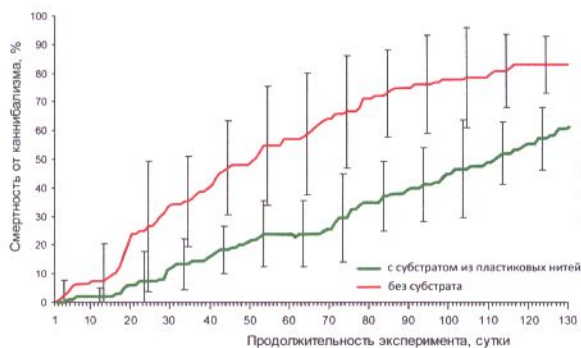


Рисунок 25 – Смертность молоди *Paralithodes camtschaticus* в результате каннибализма в зависимости от наличия или отсутствия структурирующего объема субстрата

Для особей планктонных стадий важным фактором, влияющим на распределение особей, является свет. При культивировании равномерное распределение источников освещения позволяет избежать образования скоплений особей, которые часто являются причиной повышенного уровня каннибализма. Другим способом поддержания равномерного распределения и снижения каннибализма при культивировании планктонных стадий является использование токов воды.

Благодаря прочным покровам у десятиногих ракообразных нанесение серьёзных травм в подавляющем числе случаев возможно, только если особи существенно отличаются по размеру, одна из особей травмирована или находится в процессе линьки. В последнем случае даже крупные особи оказываются очень уязвимы и в период линьки могут быть атакованы и стать жертвами каннибализма со стороны более мелких членов группы.

Как показал опыт проведённых нами практических и экспериментальных работ, у большинства видов, начиная с молоди, случаи каннибализма происходят в период линьки. Таким образом, основным элементом, определяющим интенсивность каннибализма на протяжении онтогенетического развития, является линька. Избежать каннибализма в период линьки позволяет максимальная их синхронизация или изоляция линяющих особей. К сожалению, добиться синхронизации линек возможно в основном на ранних этапах жизненного цикла, а изоляция особей является трудоёмким процессом.

Частично решить проблему позволяет большое количество убежищ и субстратов, дающих возможность укрыться линяющей особи. На ранних стадиях развития, особенно планктонных, особи имеют тонкие покровы, что делает влияние линьки на интенсивность каннибализма менее выраженным.

Таким образом, дискретность динамики развития особи, формируемая за счёт регулярных линочных процессов, находит своё отражение не только в изменении морфологии и пищевого поведения, но и в рисках, связанных с возникновением каннибализма.

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. Результатом этих исследований стала разработка подхода к рассмотрению постэмбрионального онтогенеза морфологии и поведения десятиногих ракообразных как динамического процесса, важнейшими структурирующими элементами которого являются линька, линочный 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. В процессе постэмбрионального развития рост особи сопровождается не только увеличением размера морфологических элементов, но и изменениями в их строении. Мы выделили 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, которые могут быть связаны с утратой или приобретением функций, частичной или полной их редукцией. В последнем случае морфологические изменения сопровождаются сменой поведения и являются маркерами наиболее важных для создания технологий культивирования этапов онтогенеза десятиногих ракообразных.

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 маркером 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 крабиды *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 апализиса в начале предличиночного 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 межлиночном 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 личиных 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 основных работ, опубликованных по теме диссертации

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. 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.
2. 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 (2). – P. 77-88.
3. 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 March. – 2007. – N 40 (1). – P. 33-42.

4. **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.

5. **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.

6. Ковачева, Н. П. Успешный опыт искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на побережье Баренцева моря / Н. П. Ковачева, А. В. Лебедев, И. А. Паршин-Чудин, И. А. Загорский, **Р. Р. Борисов**, Н. В. Кряхова // Рыбное хозяйство. – 2010. – № 6. – С. 70-72.

7. 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.

8. **Борисов, Р. Р.** Роль освещённости и положения субстрата в процессе оседания глаукотоз камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae) / **Р. Р. Борисов**, А. В. Паршин-Чудин, Н. П. Ковачева // Биология моря. – 2012. – Т. 38, № 5. – С. 389-394.

9. Паршин-Чудин, А. В. Влияние уровня солёности на выживаемость камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на ранних стадиях онтогенеза / А. В. Паршин-Чудин, **Р. Р. Борисов**, Н. П. Ковачева [и др.] // Экология. – 2014. – № 2. – С. 154-156.

10. **Борисов, Р. Р.** Динамика потребления пищи и ее связь с личинными процессами у личинок и молоди камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae) / **Р. Р. Борисов**, Н. В. Кряхова // Биология моря. – 2014. – Т. 40, № 2. – С. 124-130.

11. **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.

12. **Борисов, Р. Р.** Личинные процессы и динамика размерно-весовых показателей у личинок камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae) / **Р. Р. Борисов**, Д. С. Печёнкин, Н. В. Кряхова [и др.] // Вопросы рыболовства. – 2015. – Т. 16, №1. – С. 71-78.

13. **Борисов, Р. Р.** Изменение щетиночного вооружения ротовых конечностей у камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae) в процессе онтогенеза / **Р. Р. Борисов** // Биология моря. – 2016. – № 1. – С. 27-33.

14. Ковачева, Н. П. Ранний онтогенез синего и камчатского крабов в искусственных и естественных условиях / Н. П. Ковачева, **Р. Р. Борисов**, Д. С. Печёнкин [и др.] // Рыбное хозяйство. – 2015. – № 5. – С. 68-75.
15. **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.
16. **Борисов, Р. Р.** Формирование окраски и товарный вид гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* / **Р. Р. Борисов**, Д. С. Печёнкин, Н. П. Ковачева // Рыбное хозяйство. – 2016. – №3. – С. 60-66.
17. **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.
18. Ковачева, Н. П. Выживаемость в природе и критерии приёмной ёмкости экосистем для искусственно полученной молоди крабов (Decapoda, Lithodidae) / Н. П. Ковачева, Д. С. Печёнкин, И. Н. Никонова, **Р. Р. Борисов**, Е. С. Чертопруд // Труды ВНИРО. – 2016. – Т. 163. – С. 80-93.
19. 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.
20. **Борисов, Р. Р.** Содержание японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* в искусственных условиях / **Р. Р. Борисов**, Н. П. Ковачева, Н. В. Кряхова [и др.] // Труды ВНИРО. – 2017. – Т. 165. – С. 101-110.
21. Ковачева, Н. П. Развитие, рост и выживаемость искусственно выращенной молоди камчатского краба (Decapoda, Lithodidae) в природе / Н. П. Ковачева, **Р. Р. Борисов**, Д. С. Печёнкин [и др.] // Рыбное хозяйство. – 2017. – № 5. – С. 83-88.
22. Ковачева Н. П. Аквакультура ракообразных: современное состояние и тенденции развития / Н. П. Ковачева, А. В. Жигин, **Р. Р. Борисов** // Рыбное хозяйство. – 2018. – №2. – С. 78-82.
23. **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.
24. **Борисов, Р. Р.** Влияние интенсивности освещения на окраску личинок камчатского *Paralithodes camtschaticus* и синего *Paralithodes platypus* крабов (Decapoda, Lithodidae) / **Р. Р. Борисов**, Д. С. Печёнкин // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, № 10. – С. 1231-1237.

25. Ковачева, Н. П. Выращивание белоногой креветки (*Penaeus vannamei*, Penaeidae, Decapoda) в рециркуляционных установках: первый опыт экспериментального культивирования вида в России / Н. П. Ковачева, **Р. Р. Борисов**, И. Н. Никонова [и др.] // Рыбное хозяйство. – 2018. – №3. – С. 62-69

26. 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.

27. Загорская, Д. С. Визуальная оценка жизнеспособности камчатского краба и краба-стригуна опилио в ходе транспортировки / Д.С. Загорская, И.А. Загорский, Н.П. Ковачева, **Р. Р. Борисов**, Е. С. Чертопруд//Труды ВНИРО. –2018. –Т.172. –С. 184-197.

Патенты:

28. Пат. RU 25823 U1 Российская Федерация, МПК⁷ A01K 61/00 Устройство для культивирования личинок речных раков / Александра Е.Н., **Борисов Р.Р.**, Чистова Л.С. заявитель и правообладатель ГНУ ВНИИР – 2000130598/20, Заявл. 2000.12.07; опубл. 2002.10.27 Бюлл. № 30. – 8 с.

29. Пат. RU 2261594 C1 Российская Федерация, МПК⁷ A01K61/00. Способ воспроизводства ракообразных (камчатский краб) / Ковачева Н.П., Жигин А.В., Эпельбаум А.Б., **Борисов Р.Р.**, Калинин А.В., Паршин-Чудин А.В., Лебедев Р.О.; заявитель и правообладатель ФГУП ВНИРО – 2004115849/12. Заявл. 27.05.2004; Опубл. 10.10.2005. Бюл. № 28. – 6 с.

30. Пат. RU 76547 U1 Российская Федерация, МПК⁷ A01K61/00. 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; Опубл. 27.09.2008. Бюл. № 27. – 9 с.

31. Пат. RU 2365105 C1 Российская Федерация, МПК⁷ A01K61/00. 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; Опубл. 23.03.2009. Бюл. № 24. – 7 с.

32. Пат. RU 114264 U1 Российская Федерация, МПК⁷ A01K61/00. Устройство для содержания молоди ракообразных / Лебедев Р.О., Борисов Р.Р., Паршин-Чудин А.В., Ковачева Н.П.; заявитель и правообладатель ФГУП ВНИРО – 2011141350/13. Заявл. 13.10.2011; Опубл. 20.03.2012. Бюл. № 8. – 10 с.

33. Пат. RU 2520035 C1 Российская Федерация, МПК⁷ A01K61/00. 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 . Опубл. 01.02.2013. Бюл. № 14. – 6 с.

Монографии:

34. 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, **Р. Р. Борисов**, Р. О. Лебедев. – М.: Изд-во ВНИРО, 2005. – 76 с.
35. Kovatcheva, N. P. Early life history stages of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815): biology and culture / N. P. Kovatcheva, A. B. Epelbaum, A. V. Kalinin, **R. R. Borisov**, R. O. Lebedev. – Moscow. VNIRO Publishing, 2006. – 116 p.
36. **Борисов, Р. Р.** Речной рак. Биология, воспроизводство и культивирование / **Р. Р. Борисов**, Н. П. Ковачева, Е.С. Чертопруд. – М.: Изд. ВНИРО, 2011. – 96 с.
37. **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.
38. 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.

Статьи в рецензируемых журналах и сборниках статей:

39. Epelbaum, A. V. Russian study examines behavior of red king crab postlarvae / A. V. Epelbaum, **R. R. Borisov**, A. V. Parshin-Chudin, N. P. Kovatcheva // Global Aquaculture Advocate. – 2007. – N 10 (2). – P. 82-83.
40. **Борисов, Р. Р.** Реакция хроматофоров ранних стадий развития камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на освещённость и температуру / **Р. Р. Борисов**, Е.С. Чертопруд // Труды ВНИРО. – 2007. – Т. 147. – С. 39-45.
41. 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.
42. **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.
43. Ковачева, Н. П. Стратегия кормления ранних стадий камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) в искусственных условиях / Н. П. Ковачева, Н. В. Кряхова, **Р. Р. Борисов** // Труды ВНИРО. – 2015. – Т. 153. – С. 179-188.
44. **Борисов, Р. Р.** Аллометрия щетиночного вооружения ротовых конечностей гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* и австралийского красноклешневого рака *Cherax quadricarinatus* (Decapoda) / **Р. Р. Борисов** // Труды ВНИРО. – 2015. – Т. 155. С. 117-134.

Подписано в печать 10.12.2019 г.
Формат А5
Бумага офсетная. Печать цифровая.
Тираж 100 Экз. Заказ № 209344-12-19
Типография ООО “МДМпринт”
(Печатный салон МДМ)
г. Москва, ФридрихаЭнгельса, д.3-5,с.1
Тел.8-495-256-10-00