

УДК 591.4:595.384

Аллометрия щетиночного вооружения ротовых конечностей гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* и австралийского красноклешневого рака *Cherax quadricarinatus* (Decapoda)

Р.Р. Борисов

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
(ФГУП «ВНИРО», г. Москва)
e-mail: borisovrr@vniro.ru

Исследовано щетиночное вооружение ротовых конечностей молоди и взрослых особей креветки *Macrobrachium rosenbergii* и рака *Cherax quadricarinatus*, важных объектов мировой пресноводной аквакультуры. Выделены основные типы щетинок и определено их расположение на ротовых конечностях. Предлагается интерпретация структур, расположенных на поверхности щетинок по интенсивности и направлению механического воздействия. Щетинки, испытывающие различную по интенсивности механическую нагрузку, отличаются структурами, которые они несут на своей поверхности. Наблюдается определённая последовательность типов структур на поверхности щетинок, которая положительно коррелирует с величиной механического воздействия: длинные тонкие сетулы; короткие сетулы; зубчики; отсутствие внешних элементов на укороченных толстых щетинках. Наличие зубчиков, сгруппированных и упорядоченных коротких сетул свидетельствует о том, что механическому воздействию подвергается преимущественно одна из сторон щетинок. Установлено, что существенное изменение размера тела в процессе роста накладывает отпечаток на щетиночное вооружение конечностей. Наблюдается тенденция к укорачиванию и/или исчезновению сетул. Уменьшается длина щетинок относительно размера тела особи. Происходит увеличение числа и образование плотных групп большинства типов щетинок. По мере увеличения размера особи эффективность функционирования отдельных щетинок снижается, и у крупных особей в качестве функциональных единиц следует рассматривать группы щетинок.

Ключевые слова: аквакультура, аллометрия, морфология, щетинки, *Macrobrachium rosenbergii*, *Cherax quadricarinatus*.

ВВЕДЕНИЕ

Десятиногие ракообразные — важные объекты промысла и искусственного культивирования. Крупные размеры взрослых особей многих видов десятиногих ракообразных обеспечивают их особую актуальность в качестве объектов аквакультуры. К таким ви-

дам относятся гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879) и австралийский красноклешневый рак *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1868), которые широко распространены в мире в качестве объектов пресноводной аквакультуры [Ковачева, 2008; Борисов и др., 2013]. Про-

ведение тщательных исследований морфологии, физиологии и их изменений в онтогенезе является необходимым условием для создания и совершенствования технологий искусственного культивирования гидробионтов. Одной из ключевых особенностей десятиногих ракообразных, определяющих специфику технологий их культивирования, является наличие кутикулы, выполняющей функцию экзоскелета. Такие свойства кутикулы, как прочность и гибкость, позволили сформировать разнообразные специфические образования от крупных зубцов до тонких волосков. У ракообразных наиболее распространённой группой таких структур являются щетинки — удлинённые выросты кутикулы, чаще всего имеющие подвижное сочленение в основании [Garm, 2004]. Щетинки имеют разнообразное строение и выполняют множество функций: от механической очистки поверхности тела и обеспечения движения воды до хемо- и механорецепции. Расположение и строение щетинок (хетотаксия) на теле членистоногих является важным систематическим признаком.

У десятиногих ракообразных имеется шесть пар ротовых конечностей (мандибулы, максиллы, максиллы и три пары максиллипед), они образуют единый функциональный комплекс по захвату, манипуляциям и механической обработке пищевых объектов. Именно на ротовых конечностях располагаются наиболее многочисленные и разнообразные щетинки [Garm, 2004a]. Морфологическое строение и характер расположения щетинок во многом определяются функциями, выполняемыми ротовыми конечностями. Исследования ротового аппарата и его изменений в онтогенезе могут быть использованы для совершенствования кормов и методов кормления десятиногих ракообразных в аквакультуре.

Общий план строения молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных отличается незначительно, тогда как их размеры в процессе роста могут увеличиться в 50–100 и более раз. На сегодняшний день выполнено достаточно большое число исследований щетинок взрослых особей десятиногих ракообразных [Tomas, 1970; Martin, Abele, 1988; Wood, 1994; Johnston, 1999; Garm, Høeg, 2003; Salininho, Johnston, 2003; Horn, Buckup,

2004; Garm, 2004a; Garm, 2004b; Garm et al., 2004], имеются работы, посвящённые исследованию щетинок у личинок и молоди [Factor, 1978; Pohle, Telford, 1981; Abrunhosa et al., 2006; Queiroz et al., 2011; Vieira et al., 2013]. Однако закономерности изменения щетиночного вооружения в процессе роста особи затрагиваются лишь в нескольких работах [Борисов, 2006; Lavalli, Factor, 1992; Loya-Javellana et al., 1994; Cox et al., 2008].

Взрослые особи *M. rosenbergii* и *C. quadricarinatus* существенно отличаются друг от друга по морфологии и образу жизни, но имеют близкие размерно-весовые показатели. Исследование изменений щетиночного вооружения в индивидуальном развитии этих видов позволит лучше понять принципы функционирования щетиночного вооружения, установить взаимосвязь характера щетиночного вооружения с размером особи, получить новые данные о происхождении и гомологии разных типов щетинок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы особи креветки *M. rosenbergii* и рака *C. quadricarinatus*, выращенные в аквариальной лаборатории марикультуры беспозвоночных Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

Креветка *M. rosenbergii* в онтогенезе проходит 11 планктонных личиночных стадий [Ковачева, 2008]. У рака *C. quadricarinatus* планктонная личинка отсутствует, но развитие первых двух стадий молоди происходит за счёт лецитотрофного питания [Борисов и др., 2013]. В этот период молодь удерживается за плеоподы самки и остаётся практически неподвижна, а щетиночное вооружение хорошо развито только на частях тела, связанных с дыханием. На третьей стадии молодь рака становится похожа на взрослых особей и начинает вести активную самостоятельную жизнь.

Исследовано щетиночное вооружение ротовых конечностей молоди и взрослых особей. Для обоих видов исследования были начаты с ранних стадий молоди, имеющих общий план строения, соответствующий взрослым особям: первая стадия у *M. rosenbergii* и третья стадия

у *C. quadricarinatus*. В качестве показателя размера особи использовалась длина карапакса (ДК), измеренная без учёта длины рострума. Данный параметр в наименьшей степени подвержен ошибкам при измерении и хорошо коррелирует с изменением массы особи. У *M. rosenbergii* изучены строение и распределение щетинок на ротовых конечностях первой стадии молоди с ДК 1,5 мм, молоди с ДК 8,7 мм, молоди с ДК 21 мм и половозрелого самца с ДК 53 мм, а у *C. quadricarinatus* третьей стадии молоди с ДК 3,2 мм, молоди с ДК 10,5 мм, молоди с ДК 25 мм и половозрелого самца с ДК 47 мм.

На щетинках располагаются два основных типа структур: сетулы и зубчики [Garm, 2004]. Зубчики — небольшие, плоские, с гладким краем, они не имеют подвижного сочленения со стволов щетинки. Они твёрдые, то есть просвет внутри них отсутствует, и чаще всего расположены в виде двух параллельных рядов. Сетулы имеют разнообразный вид: от длинных тонких уплощённых нитей до коротких с зубчатым или ровным краем пластинок, и чаще всего имеют подвижное сочленение со стволов щетинки.

Для описания и классификации щетинок использовалась система, предложенная Гармом [Garm, 2004 a; Garm, Watling, 2013], включающая семь основных типов щетинок:

1 — Перистые (plumose). Длинные сетулы, расположенные двумя рядами друг напротив друга вдоль всего стержня щетинки. Это единственный тип щетинок, у которого сочленение с кутикулой тела находится на возвышении, что обеспечивает щетинкам большую гибкость. Длинный стержень щетинки может иметь дополнительные перегибы. Пора на конце щетинки отсутствует;

2 — Хохлатые (rappose). На длинном тонком стержне случайным образом или в несколько рядов располагаются тонкие сетулы. К концу щетинки сетулы чаще всего укорачиваются и могут заменяться короткими сетулами с зубчатым краем. Пора на конце щетинки отсутствует;

3 — Хохлато-зубчатые (raposerrate). Похожи на хохлатые щетинки. В дистальной части сетулы укорачиваются и переходят в два ряда зубчиков. В области зубчиков могут при-

существовать короткие сетулы с зубчатым краем. Щетинки могут иметь терминальную пору;

4 — Композитные (composite). Дистально от кольцевого перехвата несут мелкие сетулы с гладким (в форме листа) или пильчатым краем. Проксимальный отдел стержня щетинки голый. Могут иметь терминальную пору;

5 — Зубчатые (serrate). На дистальной части щетинки располагаются два ряда зубчиков, а также могут присутствовать мелкие сетулы с гладким или пильчатым краем. Проксимальный отдел стержня щетинки голый. Могут иметь терминальную или субтерминальную пору;

6 — Простые (simple). Поверхность щетинок гладкая, сетулы и зубцы отсутствуют, а на конце может присутствовать терминальная пора;

7 — Остроконечные (cuspidate). Имеют широкое основание, которое постепенно сужается и оканчивается закруглённым кончиком (отношение длины к ширине менее 8). В большинстве случаев поверхность гладкая, но иногда имеются небольшие зубцы или сетулы. Подвижность остроконечных щетинок ограничена, и в некоторых случаях они соединены с кутикулой тела неподвижно. Могут иметь субтерминальную пору.

У *M. rosenbergii* и *C. quadricarinatus* среди описанных выше типов щетинок выделено несколько подтипов. В некоторых случаях щетинки имели признаки, характеризующие их как промежуточные между разными типами щетинок. В таких случаях мы отнесли их к тому типу, признаки которого были выражены у них наиболее явственно.

У особей *M. rosenbergii* и *C. quadricarinatus* разного размера на трёх участках ротовых конечностей определены число и максимальная длина щетинок. Расположенные на них щетинки относятся к разным типам и отличаются по выполняемым функциям: дактилоподит максиллипедов III — груминг и манипуляция с пищевыми объектами; экзоподит максиллипедов III — вододвигательная (создание токов воды); дистальная часть базиподитов максиллул — механическая обработка пищи.

Рисунки конечностей выполнены по изображениям, полученным с помощью микроскопа Nikon E200 (увеличение $\times 40-100$),

оснащённого модулем для фотографии на основе камеры Nikon D90, а для крупных особей с помощью планшетного сканера Epson Perfection 4990. Исследование щетинок проводили с помощью микроскопа Nikon E200 (увеличение $\times 200$ –400).

РЕЗУЛЬТАТЫ

У молоди *M. rosenbergii* на ротовых конечностях обнаружены все типы щетинок (рис. 1, А), за исключением хохлато-зубчатых. У взрослых особей *M. rosenbergii* отсутствовали хохлатые и хохлато-зубчатые щетинки. У взрослых особей наибольшим разнообразием отличаются варианты зубчатых щетинок (рис. 1, Б). Зубчатые и простые щетинки составляли большую часть щетиночного вооружения ротовых конечностей взрослых особей (рис. 2, 3, 4). Щетинки взрослых особей по сравнению с молодью имели более специализированное вооружение. Оно состояло из коротких сетул и зубчиков (рис. 1). При этом на многих участках конечностей наблюдалась трансформация одного типа щетинок в другой (рис. 2, 3, 4). Чаще всего это сопровождалось укорачиванием или утратой сетул, концентрацией сетул и зубчиков в дистальной части щетинки, формированием выраженного вооружения из зубчиков и его специализацией (рис. 5). Щетинки взрослых особей в большинстве своём выглядели более специализированными. Например, щетинки (5⁵, 5⁶, 5⁷) максиллипедов III (рис. 1, Б; 2, Б; 5, Б), которые у десятиногих ракообразных участвуют в груминге [Bauer, 1989], несли очень развитые ряды зубцов.

Исследование особей разных размеров показало, что изменение морфологии щетинок происходит постепенно (рис. 5). Резкой смены щетиночного вооружения не наблюдается, а трансформацию некоторых щетинок можно проследить от первых стадий молоди до взрослых особей. Щетиночное вооружение молоди с ДК 20 мм по своим характеристикам практически соответствует взрослым особям, хотя некоторые изменения в морфологии щетинок происходят и в дальнейшем.

На большей части поверхности участков конечностей в процессе роста особи происходит увеличение числа щетинок. Число расположенных в один ряд и выполняющих во-

додвигательную функцию перистых щетинок на экзоподитах максиллипедов III увеличилось в 15 раз. Щетинки, участвующие в манипуляциях с пищевыми объектами и груминге, на дактилоподитах максиллипедов III располагаются пучками и плотными сближенными рядами, образующими единую поверхность (рис. 2, Б). Количество щетинок на дактилоподите увеличилось в 50 раз (рис. 6, А). Сходная картина увеличения числа щетинок с размером особи наблюдалась и на большинстве других участков ротовых конечностей (рис. 2, 3, 4). Исключением являлась группа остроконечных щетинок на коксоподите максиллулы, которые участвуют в механической обработке пищи [Борисов, 2006; Garm, Høeg, 2001]. У ранней молоди число этих щетинок увеличилось лишь вдвое и в дальнейшем оставалось неизменным (рис. 6, А).

По мере роста особи щетинки становятся более короткими относительно размера особи и конечностей. Особенно быстро этот процесс происходит у молоди первых стадий (рис. 6, Б). Изменение относительной длины щетинок лучше всего описывает степенная функция. Изменение относительной длины щетинок различных типов происходит неравномерно. Наиболее заметно это у перистых щетинок экзоподитов максиллипедов (рис. 2, 3, 6, Б), относительная длина которых уменьшается более чем в 10 раз, в то время как относительная длина остроконечных щетинок, расположенных на коксоподите максиллулы, изменяется незначительно (рис. 4, 6, Б).

У ранней молоди отдельные щетинки хорошо различимы на конечностях. По мере роста особи на их месте возникают плотные группы щетинок (рис. 2, 3, 4). Эти группы могут быть образованы как щетинками одного, так и нескольких типов (рис. 2, 3, 4). В некоторых случаях в группах щетинок наблюдается постепенный переход между разными подтипами и типами щетинок.

У молоди *C. quadricarinatus* на ротовых конечностях обнаружены все типы щетинок (рис. 7, А), за исключением хохлато-зубчатых, а у взрослых особей на ротовых конечностях присутствуют щетинки всех типов (рис. 7, Б). Щетиночное вооружение ротовых конечностей у молоди и у взрослых особей

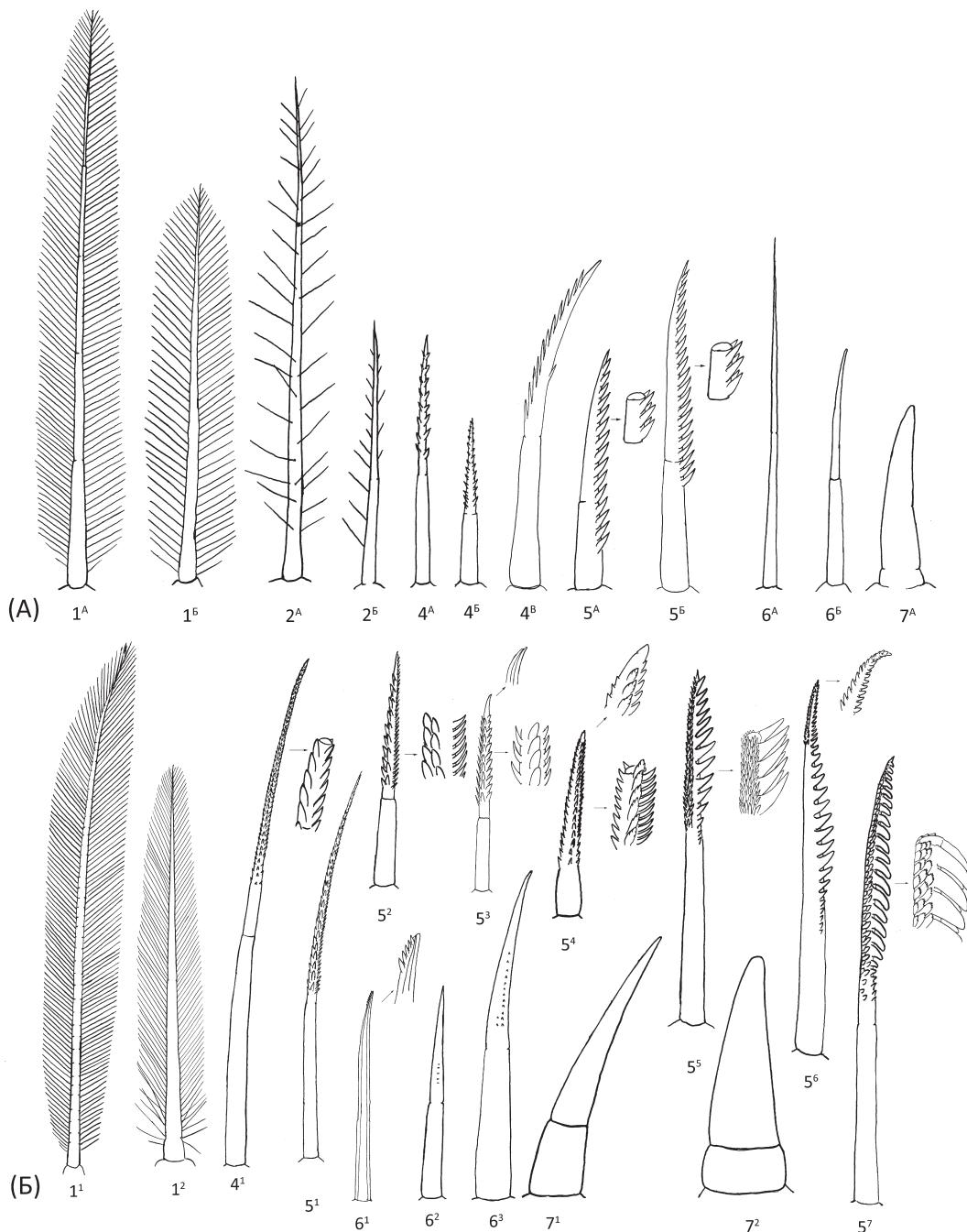


Рис. 1. Щетинки ротовых конечностей гигантской пресноводной креветки *M. rosenbergii*: А — молодь (ДК 1,5 мм); Б — взрослая особь (ДК 53 мм).

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

C. quadricarinatus очень сходно (рис. 7), а случаи трансформации одного типа щетинок в другой немногочисленны. Вместе с тем наблюдается тенденция к постепенному увеличению числа и большей специализации сетул

и зубчиков на поверхности щетинок (например, рис. 7: 4^B и 4³).

По мере роста на большинстве участков конечностей число щетинок увеличивалось (рис. 8, 9, 10, 6, В). Например, на дактилоподите максиллипедов III количество щетинок

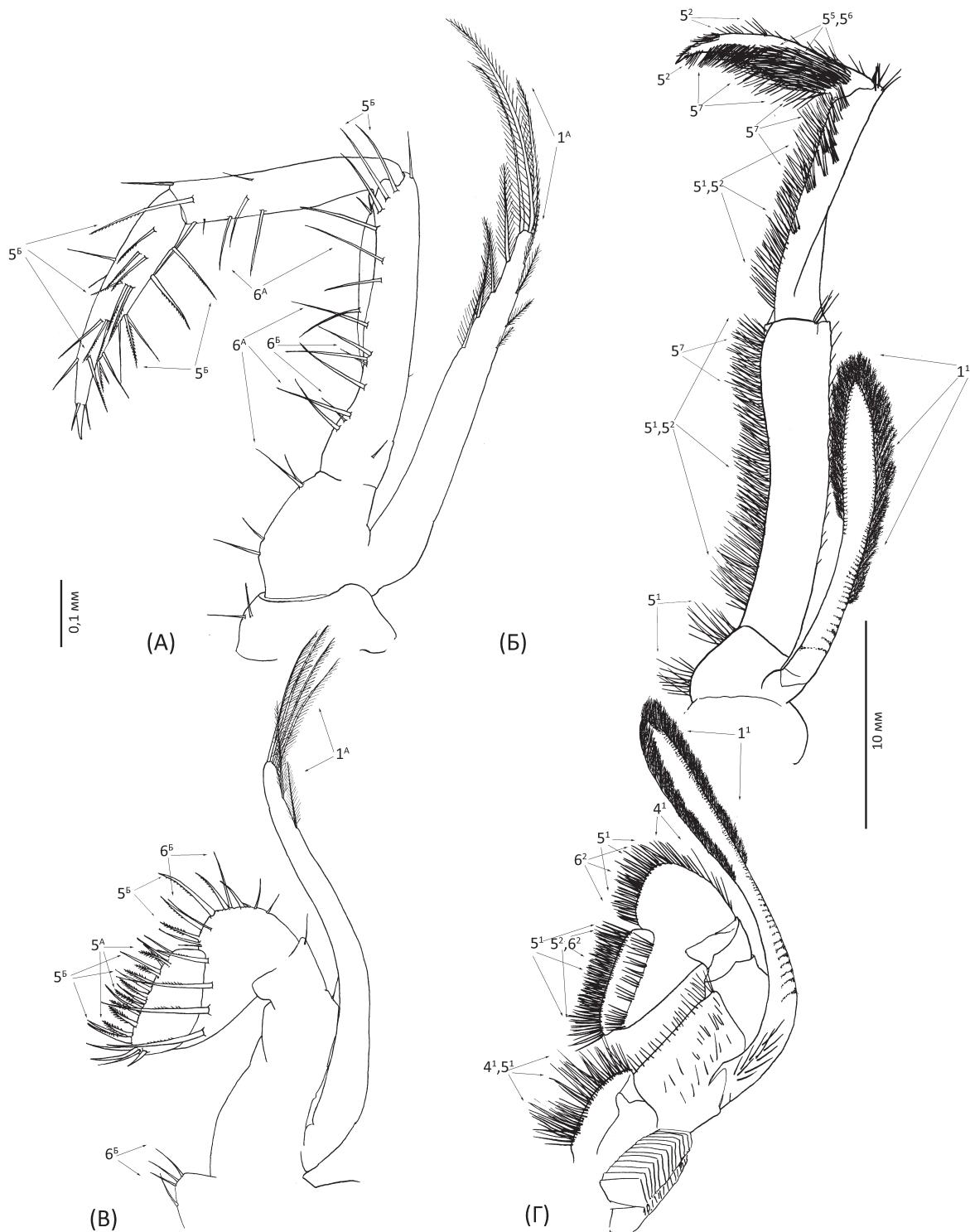


Рис. 2. Распределение щетинок на ротовых конечностях гигантской пресноводной креветки *M. rosenbergii*: А — максиллипед III молоди (ДК 1,5 мм); Б — максиллипед III взрослой особи (ДК 53 мм); В — максиллипед II молоди (ДК 1,5 мм); Г — максиллипед II взрослой особи (ДК 53 мм). Обозначения типов щетинок см. на рис. 1.

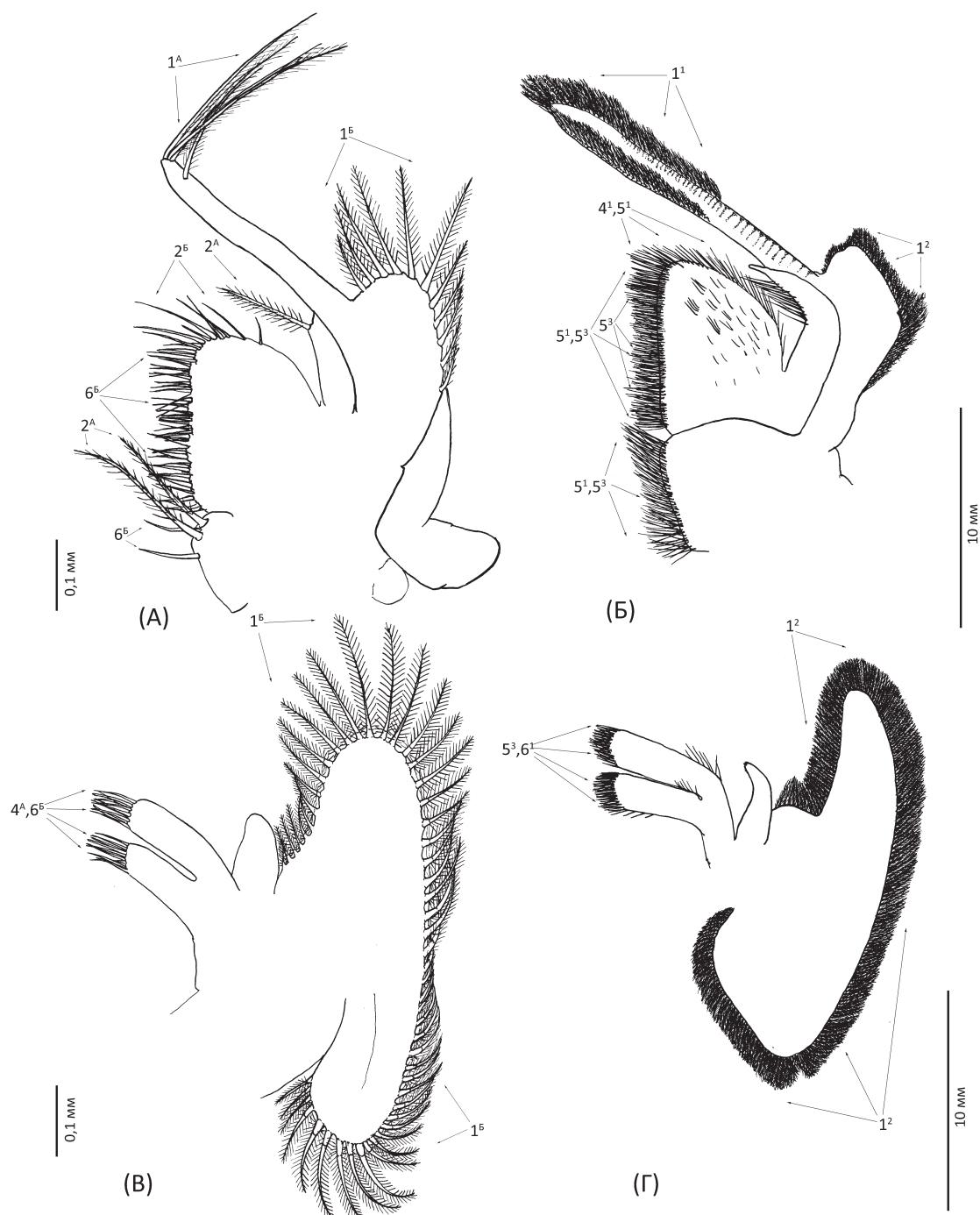


Рис. 3. Распределение щетинок на ротовых конечностях гигантской пресноводной креветки *M. rosenbergii*: А — максиллипед I молода (ДК 1,5 мм); Б — максиллипед I взрослой особи (ДК 53 мм); В — максилла молода (ДК 1,5 мм); Г — максилла взрослой особи (ДК 53 мм). Обозначения типов щетинок см. на рис. 1.

увеличилось более чем в 10 раз (рис. 6, В). Однако количество некоторых типов щетинок или не менялось, или увеличивалось незначительно. Например, на конце скафогнатида у особей всех возрастов (рис. 9, В, Г) находятся 4–5 крупных щетинок (4^B и 4^2).

Тенденция к уменьшению относительной длины щетинок у *C. quadricarinatus* (рис. 6, Г) выражена слабее, чем у *M. rosenbergii* (рис. 6, А), и сильнее всего проявляется у щетинок, связанных с вододвигательной функцией. Так же как и у *M. rosenbergii*, процесс уменьшения

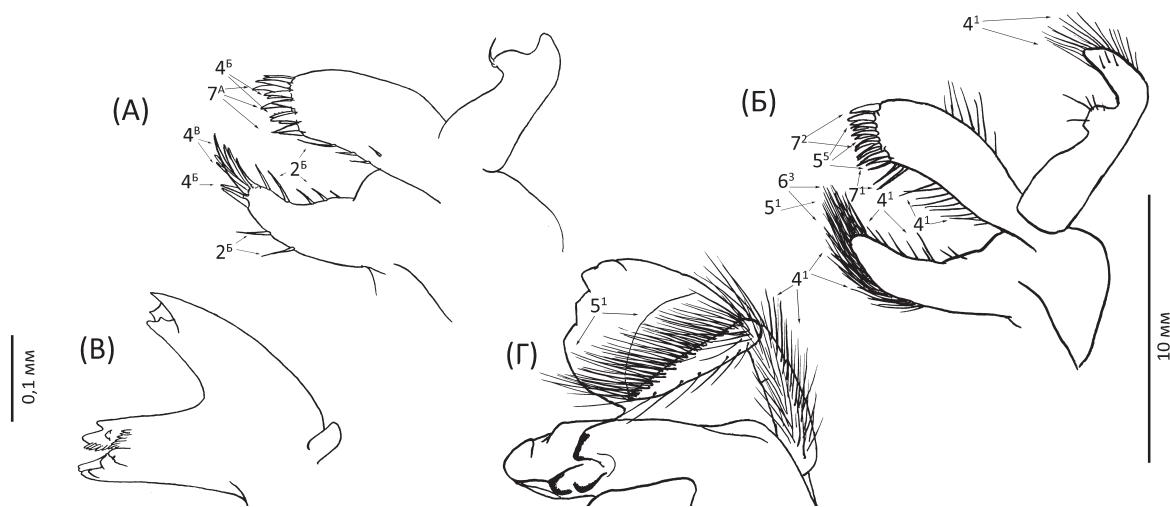


Рис. 4. Распределение щетинок на ротовых конечностях гигантской пресноводной креветки *M. rosenbergii*: А — максиллула молоди (ДК 1,5 мм); Б — максиллула взрослой особи (ДК 53 мм); В — мандибула молоди (ДК 1,5 мм); Г — мандибула взрослой особи (ДК 53 мм). Обозначения типов щетинок см. на рис. 1.

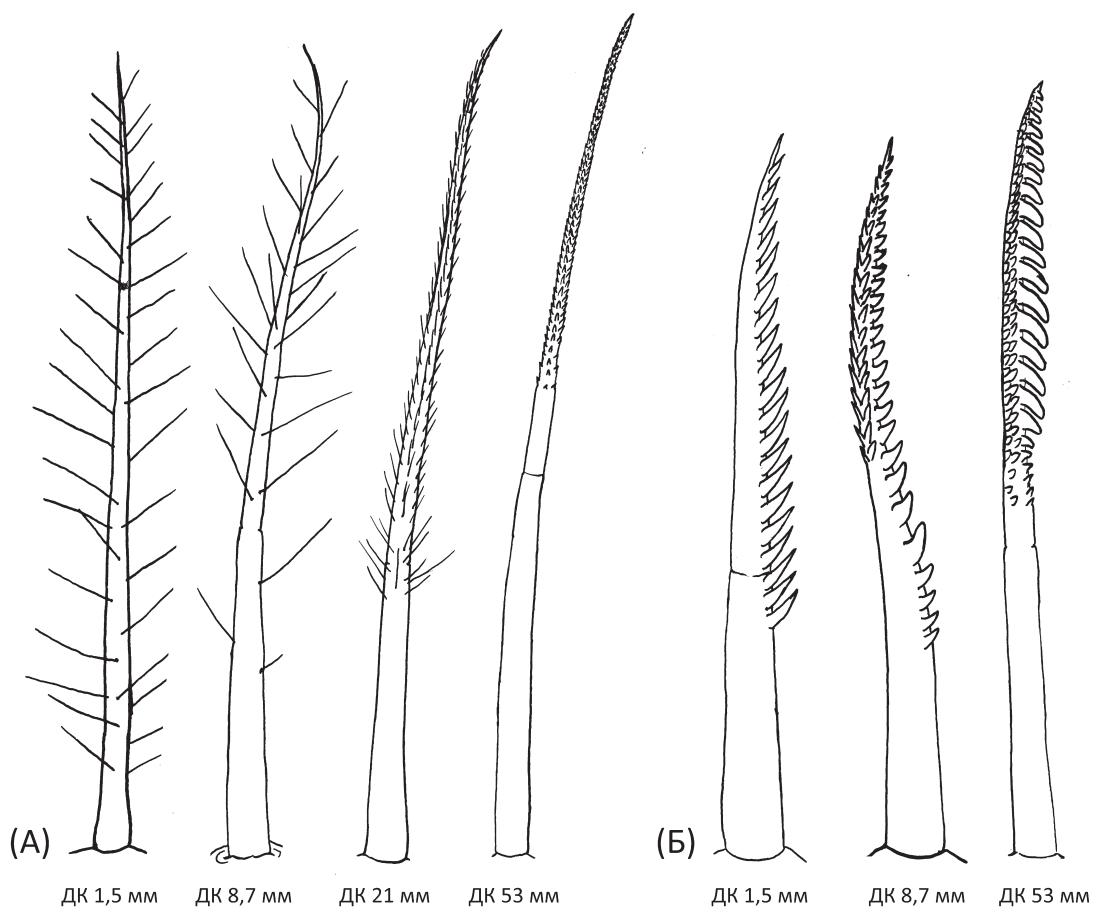


Рис. 5. Онтогенетические изменения вооружения щетинок гигантской пресноводной креветки *M. rosenbergii*: А — коксоподит максиллипеда I; Б — дактилоподит максиллипеда III.

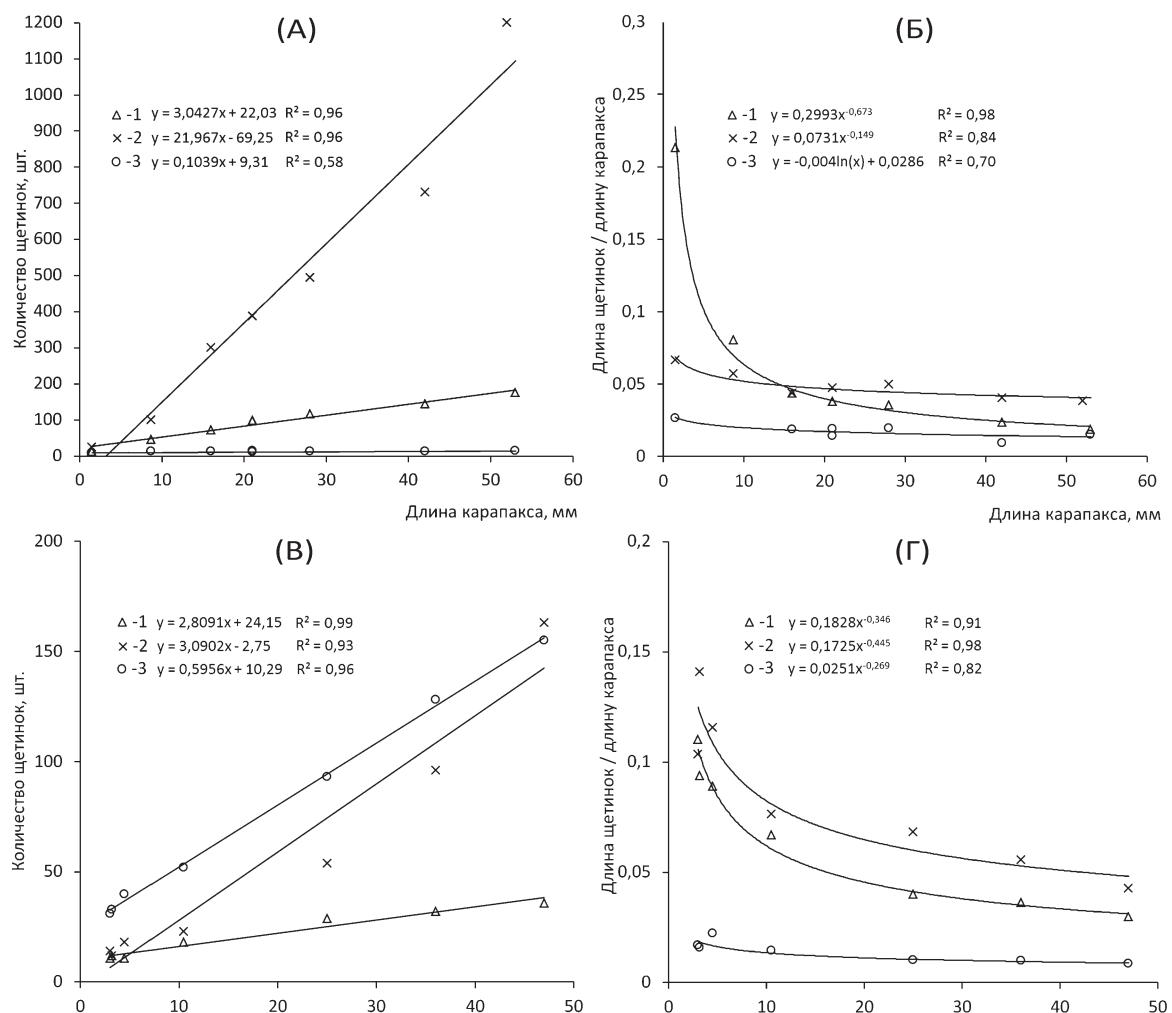


Рис. 6. Изменение числа (А) и относительной длины (Б) щетинок у креветки *M. rosenbergii*.

1 — экзоподит максиллипеда III; 2 — дактилоподит максиллипеда III; 3 — остроконечные щетинки на коксоподите максиллулы.

Изменение числа (В) и относительной длины (Г) щетинок у рака *C. quadricarinatus*.

1 — экзоподит максиллипеда III; 2 — дактилоподит максиллипеда III; 3 — коксоподит максиллулы.

относительной длины щетинок проходит интенсивней у ранней молоди, и его лучше всего описывает степенная функция (рис. 6, Г).

По мере роста у *C. quadricarinatus* наблюдается тенденция к формированию групп щетинок (рис. 8, 9, 10). Особенно это заметно в основании конечностей, где хохлатые и хо-

лато-зубчатые щетинки у взрослых особей образуют плотные группы (рис. 8, 9). Следует отдельно отметить, что у обоих видов перистые щетинки на экзоподитах и скафогнатиде у взрослых особей располагаются хоть и более плотно, но строго в один ряд.

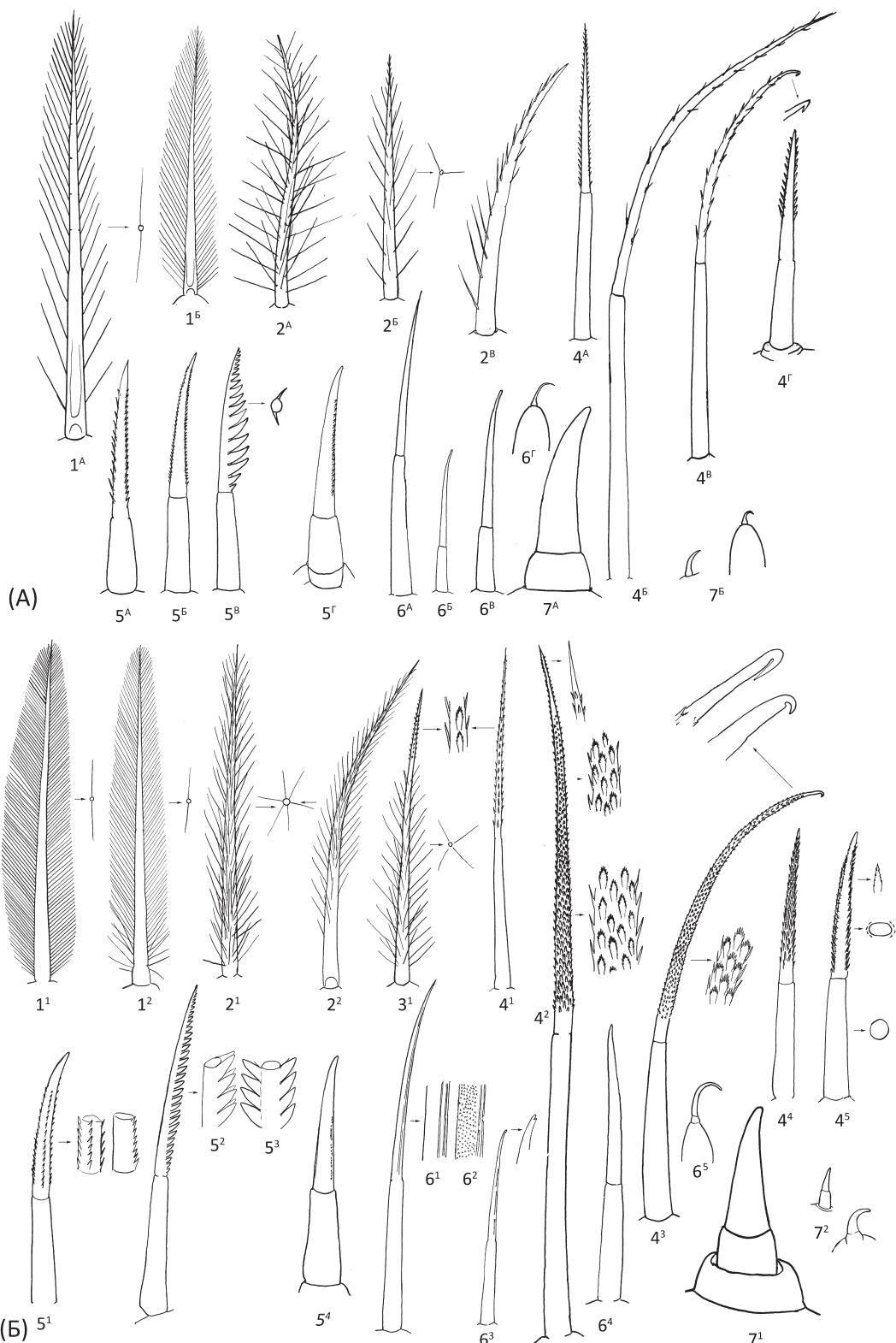


Рис. 7. Щетинки ротовых конечностей рака *C. quadricarinatus*:

А — молодь (ДК 3,2 мм); Б — взрослая особь (ДК 47 мм). 1 — перистые; 2 — хохлатые; 3 — хохлато-зубчатые; 4 — композитные; 5 — зубчатые; 6 — простые; 7 — остроконечные.

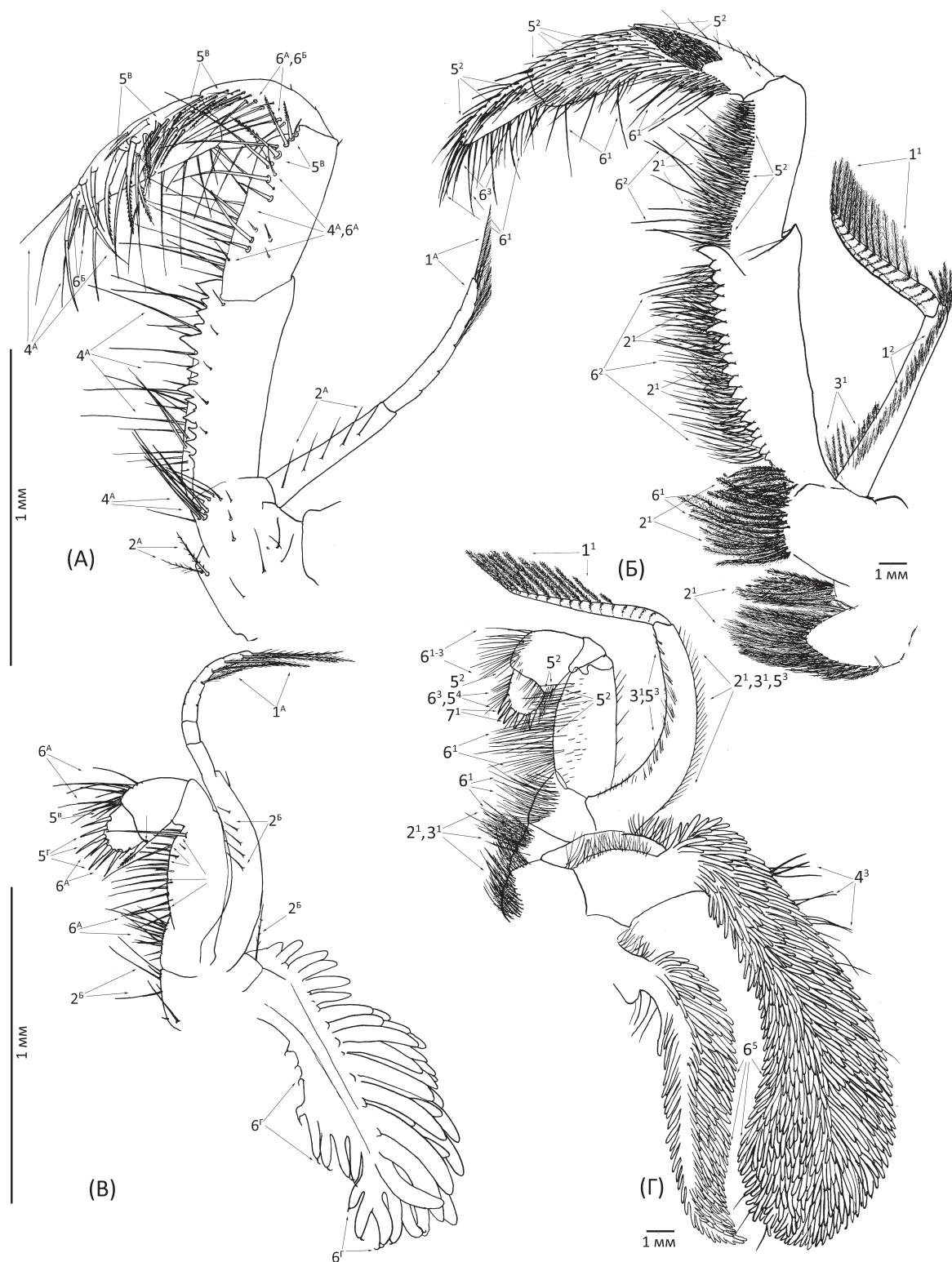


Рис. 8. Щетинки ротовых конечностей рака *C. quadricarinatus*:

А — максиллипед III молоди (ДК 3,2 мм); Б — максиллипед III взрослой особи (ДК 47 мм); В — максиллипед II молоди (ДК 3,2 мм); Г — максиллипед II взрослой особи (ДК 47 мм). Обозначения типов щетинок см. на рис. 7.

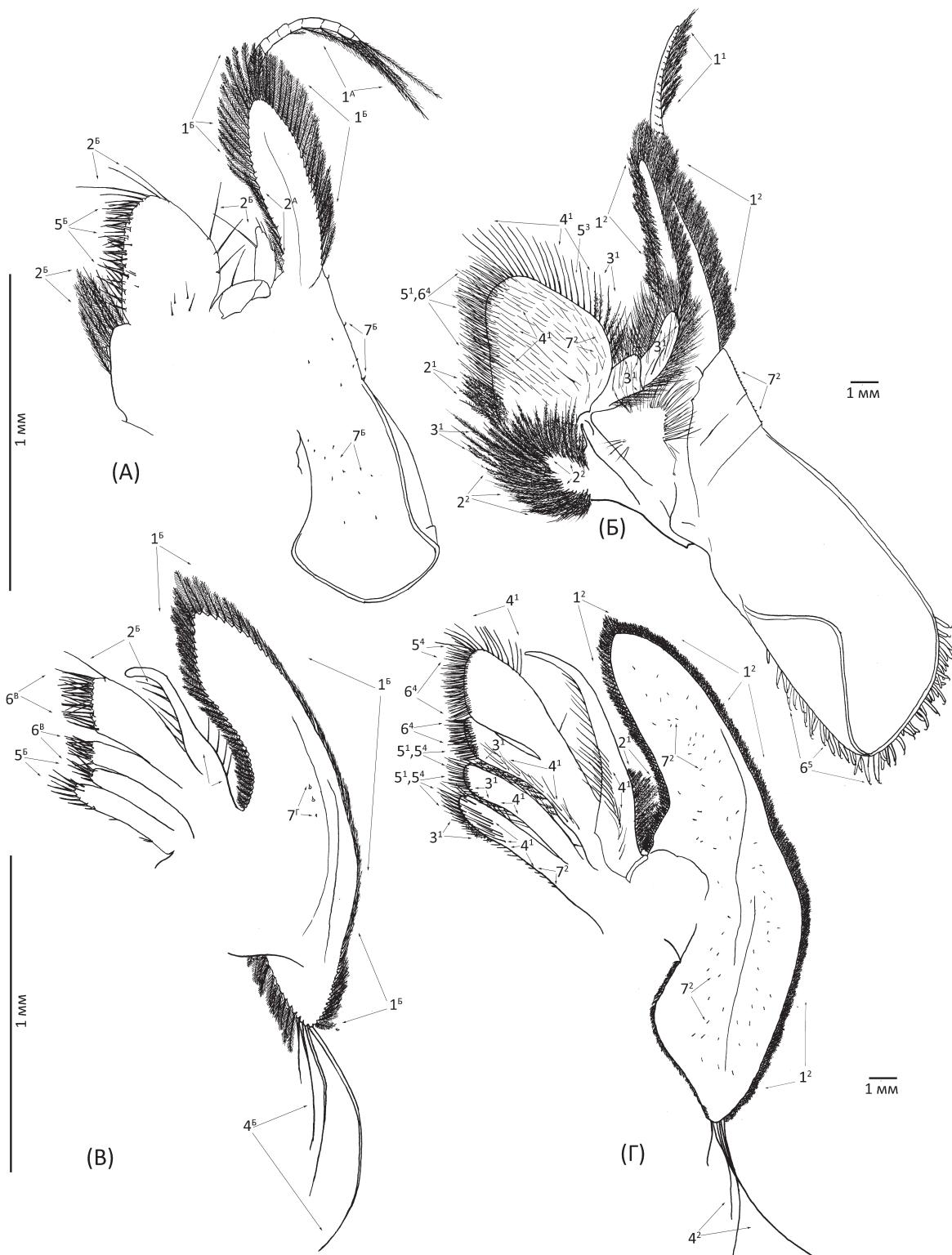


Рис. 9. Щетинки ротовых конечностей рака *C. quadricarinatus*:

А — максиллипед I молоди (ДК 3,2 мм); Б — максиллипед I взрослой особи (ДК 47 мм); В — максилла молоды (ДК 3,2 мм); Г — максилла взрослой особи (ДК 47 мм). Обозначения типов щетинок см. на рис. 7.

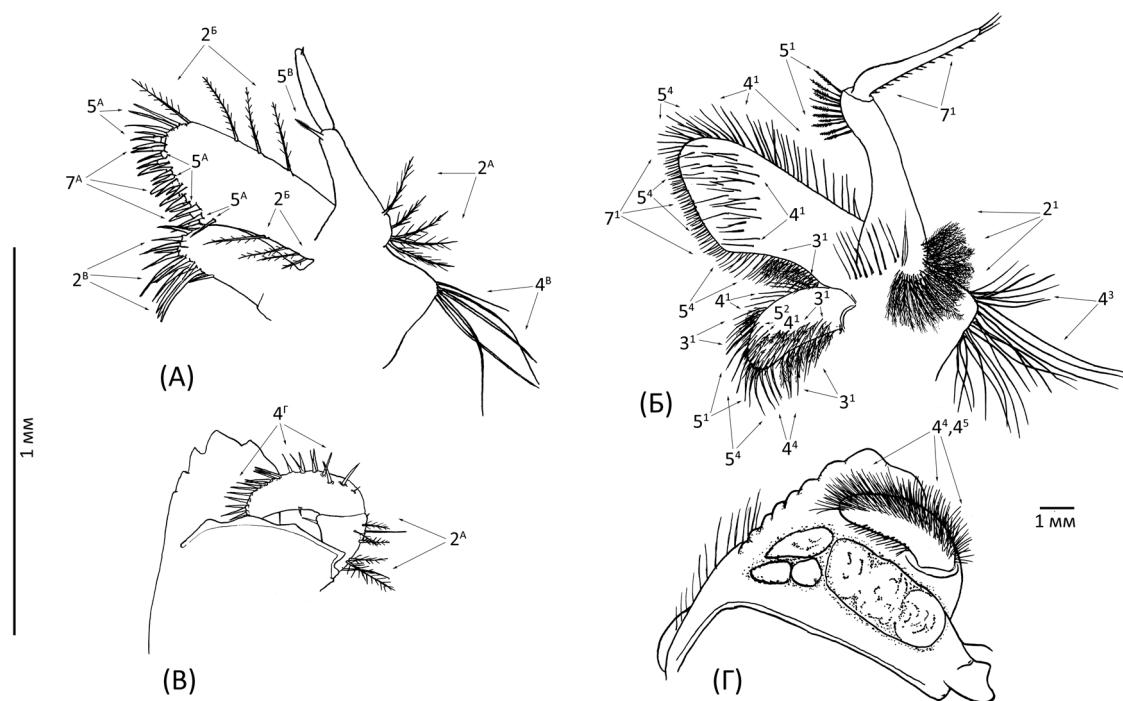


Рис. 10. Щетинки ротовых конечностей рака *C. quadricarinatus*:

А — максиллула молоди (ДК 3,2 мм); Б — максиллула взрослой особи (ДК 47 мм); В — мандибула молоди (ДК 3,2 мм); Г — мандибула взрослой особи (ДК 47 мм). Обозначения типов щетинок см. на рис. 7.

Обсуждение

У десятиногих ракообразных период личиночного развития сопровождается серьёзными изменениями в образе жизни и морфологии, в том числе в щетиночном вооружении ротовых конечностей. Примером могут служить питающиеся лицитотрофно стадии *C. quadricarinatus*, ротовые конечности которых практически лишены щетинок [Борисов и др., 2013], и планктонные стадии *M. rosenbergii*, органы движения (экзоподиты периоподов) которых редуцируются у молоди. По окончании личиночного периода изменения в морфологии особи обычно незначительны. Однако, наши исследования продемонстрировали, что изменение внешней морфологии щетинок происходит в процессе индивидуального развития особи и после окончания личиночного развития.

Щетиночное вооружение ротовых конечностей *C. quadricarinatus* выглядит более разнообразным, чем у *M. rosenbergii* (рис. 7). Это связано с тем, что у молоди и взрослых особей *C. quadricarinatus* имеются щетинки (рис. 7: 4^B, 4^B, 6^Г, 7^Б и 4², 4³, 6⁵, 7²), участвующие в пас-

сивной очистке жаберного аппарата от загрязнений [Batang, Suzuki, 2000]. У *M. rosenbergii* такие щетинки отсутствуют, а груминг жаберной полости осуществляется с помощью перепод [Wortham et al., 2014]. Кроме того, на ротовых конечностях *C. quadricarinatus* более важную роль играют щетинки с длинными сетулами (холлатые и холлато-зубчатые) (рис. 7, 8, 9, 10). У *M. rosenbergii* большое значение в вооружении ротовых конечностей имеют зубчатые щетинки. Наблюдаемые отличия, по-видимому, не только отражают систематическую удалённость видов, но и являются следствием различия в их пищевых предпочтениях. Креветка *M. rosenbergii* является активным хищником, а в рационе рака *C. quadricarinatus* значительную роль играет детрит и пища растительного происхождения [Ковачева, 2008; Борисов и др., 2013]. Вместе с тем, несмотря на целый ряд отличий в морфологии ротовых конечностей, принципиальная схема работы ротового аппарата обоих видов является сходной. В изменении числа и относительной длины щетинок у обоих видов

прослеживаются определённые закономерности. По мере роста на большинстве участков конечностей число щетинок увеличивалось, их относительная длина уменьшалась, наблюдалось формирование плотных групп щетинок. Значительное увеличение количества щетинок на ротовых конечностях в процессе роста особи зафиксировано и у других видов десятиногих ракообразных [Lavalli, Factor, 1992]. По-видимому, скорость увеличения числа щетинок отчасти определяется формой образованных ими групп. Число щетинок, сгруппированных в поверхности, возрастает быстрее, чем число щетинок, которые располагают в один ряд.

Одна из первых классификаций щетинок десятиногих ракообразных была предложена Томасом [Thomas, 1970] на примере исследований щетиночного вооружения речного рака *Austropotamobius pallipes*. Она была модифицирована для использования на других видах десятиногих ракообразных [Farmer, 1974; Factor, 1978]. Драч и Жак [Drach, Jacques, 1977] разработали наиболее полную систему комплексной классификации щетинок у десятиногих ракообразных. Однако совершенствование системы продолжилось, и Жак [Jacques, 1989] разработал классификацию, основанную на функциональной морфологии щетинок, которую Уотлинг [Watling, 1989] использовал при исследовании гомологии щетинок ракообразных. Наконец Гарм [Garm 2004 a; Garm, Watling, 2013] на основании исследований, проведённых на нескольких видах десятиногих ракообразных, выделил семь основных типов щетинок, исходя из их механических функций. Он также отметил существование переходных форм между различными типами щетинок и отсутствие на данный момент возможности создать классификацию щетинок, которая бы в полной мере учитывала эволюционные связи различных типов [Garm 2004 a; Garm, Watling, 2013]. Эта система не рассматривает выделенные типы щетинок в качестве эволюционно независимых линий [Garm, 2004 a], а описывает и классифицирует их согласно с выполняемыми ими функциями.

Наблюдавшаяся тенденция к укорачиванию и/или исчезновению сетул подтверждает предположение [Garm, 2004 a], что многие типы вторичного вооружения щетинок являются го-

мологичными образованиями, а их различные варианты — это следствие специализации для выполнения различных механических функций. Полученный результат также продемонстрировал, что существующие классификации щетинок, и в том числе использованная нами, не отражают историю происхождения и развития щетинок. Об этом свидетельствует трансформация щетинок из одного типа в другой, наблюдаемая в процессе роста исследованных видов. Использованная классификация хорошо подходит для описания внешнего вида щетинок, который коррелирует с выполняемыми ими функциями [Garm 2004 a; Garm, Watling, 2013]. Специализация щетинок для выполнения отдельных функций порой приводит к формированию щетинок с уникальным внешним видом. Примером могут служить щетинки, участвующие в различных типах груминга (рис. 1Б: 5⁵, 5⁶, 5⁷; рис. 7Б: 4², 4³, 6⁵). Многообразие специализированных форм щетинок является причиной большого числа классификаций щетинок у десятиногих ракообразных.

Использованная нами классификация, на наш взгляд, требует дополнительной интерпретации функциональной роли структур на поверхности щетинок, которая объяснила бы наличие переходных форм между различными типами щетинок и их трансформацию в процессе индивидуального развития. Сопоставление данных о топологии размещения щетинок, а также собственные и литературные данные [Борисов, 2002; Farmer, 1974; Garm, Høeg, 2000; Garm, Høeg, 2001; Garm et al., 2003; Garm, 2004 b; Garm, Watling, 2013] о функционировании ротовых конечностей и их щетиночного вооружения позволяют охарактеризовать связь структур на поверхности щетинок с их функциями.

Механические функции щетинок можно интерпретировать в контексте двух основных параметров: интенсивность и направление механического воздействия. Сочетание этих характеристик и формирует, по-видимому, большую часть разнообразия структур на поверхности щетинок. Щетинки, испытывающие разную механическую нагрузку, отличаются вооружением. В зависимости от интенсивности механической нагрузки оно изменяется в следующей последовательности: длинные тонкие

сетулы; короткие сетулы; зубчики; отсутствие внешних элементов, сочетающееся с мощными щетинками. Наличие зубчиков, сгруппированных и упорядоченных коротких сетул свидетельствует о том, что механическому воздействию подвергается преимущественно одна из сторон щетинок. У щетинок, часть стволов которых занята тонкими длинными сетулами, а часть — короткими сетулами или зубчиками (хохлатые и хохлато-зубчатые), разные участки испытывают, по-видимому, разную степень механического воздействия. Щетинки же, несущие зубчики, преимущественно имеют механический контакт со стороны расположенных рядами зубцов. Зубцы и короткие сетулы фактически маркируют область щетинки, участвующую в механическом контакте с пищей или поверхностью тела при груминге.

Щетинки, выполняющие различные рецепторные функции, широко распространены на ротовых конечностях. Они могут иметь самое разнообразное внешнее строение, тем более что большинство щетинок, выполняющих механические функции, также обладают теми или иными рецепторными возможностями [Garm et al., 2003; Garm et al., 2004 a]. Вместе с тем некоторые типы щетинок специализированы именно на выполнении рецепторных функций, таким примером могут служить простые щетинки, расположенные на базиподите максилл. Они служат для оценки качества пищи при её обработке ротовыми конечностями [Garm et al., 2003]. Рецепторная функция щетинок очень важна, но для её изучения требуется применение специальных методов, и поэтому её рассмотрение не входило в рамки данного исследования.

Ещё одной важной функцией щетинок является их участие в создании и формировании токов воды. В выполнении этой функции участвуют, как правило, щетинки с длинными сетулами (перистые и хохлатые). Хохлатые щетинки чаще всего создают различного рода фильтры и помогают изолировать пространства между подвижными частями конечностей. Щетинки, непосредственно участвующие в создании токов воды, имеют сетулы, расположенные двумя рядами. Это правило может нарушаться, если щетинки формируют группы из нескольких рядов. В этих случаях щетинки

могут или иметь сетулы, направленные в различных направлениях, или даже практически утрачивать их, что наблюдается на скафогнатидах у крупных особей камчатского краба [Борисов, 2006].

Существенное изменение размера тела в процессе индивидуального развития у десятиногих ракообразных накладывает отпечаток на щетиночное вооружение конечностей. Рост сопровождается уменьшением длины щетинок относительно размера тела особи. Этот процесс, по-видимому, не связан с ограничениями на физический размер щетинок. Подтверждением может служить присутствие у некоторых видов десятиногих ракообразных очень крупных щетинок. Например, длина сетобранхиев у речных раков, которые участвуют в чистке жабр от загрязнений, может достигать 1–2 см [Thomas, 1970; Bauer, 1989; Batang, Suzuki, 2000].

Относительные размеры щетинок наиболее резко изменяются у ранней молоди. Высказывалось предположение [Loya-Javellana et al., 1994], что это может быть связано с их участием в фильтрации на этой стадии жизненного цикла. При этом экзоподиты максиллипедов создают ток воды, проходящий через хватательные ротовые конечности, которыми особи могут захватывать пищевые частицы. Такой способ питания совмещает элементы фильтрационного и грасперного типов и наблюдается, например, у молоди речных раков. Однако это не объясняет обнаруженную тенденцию полностью, потому что некоторые щетинки ротовых конечностей, не имеющие отношения к фильтрации, испытывают сходные трансформации. Возможно, тенденция уменьшения размера и увеличения числа щетинок связана с изменением в функционировании щетиночного вооружения. У ранней молоди в качестве функциональной единицы можно рассматривать отдельные щетинки и расположенные на них сетулы и зубчики. Можно предположить, что по мере увеличения размера особи, эффективность функционирования единичных щетинок снижается. Поэтому происходит увеличение числа и образование плотных групп щетинок. Этот процесс приводит к тому, что у крупных особей в качестве функциональных единиц следует рассматривать группы щетинок, собранные в пучки, ряды, поверхности и т.д.

У взрослых особей *M. rosenbergii* и *C. quadricarinatus* большая часть щетинок собрана в группы, но при этом сетулы и зубчики на их поверхности продолжают играть важную функциональную роль. Несколько иначе обстоит дело у камчатского краба, одного из самых крупных представителей ракообразных. Рост особи сопровождается не только концентрацией щетинок в группы, но и деградацией или полной утратой некоторыми щетинками сетул и зубчиков [Борисов, 2006]. В то же время у сравнительно небольших по размеру амфипод непосредственно на поверхности конечностей имеются образования, очень похожие на зубцы и зубчатые сетулы десятиногих ракообразных [Holmquist, 1982]. Они играют важную функциональную роль, в том числе при груминге. Небольшие листовидные и нитевидные сетулы наблюдались нами у личинок и ранней молоди камчатского краба. На некоторых участках тела взрослых особей также были отмечены подобные образования [Garm, Watling, 2013].

Описанные различия в составе и функционировании щетиночного вооружения связаны, по-видимому, не только с видовой принадлежностью, но и с размером особи. Имеющиеся данные позволяют составить последовательность морфологических структур, которые можно рассматривать в качестве отдельных функциональных единиц: группы сетул и зубчиков на поверхности кутикулы тела; отдельные щетинки и расположенные на них сетулы и зубчики; группы щетинок и расположенные на них сетулы и зубчики; группы щетинок. Данная последовательность, видимо, коррелирует с размером, хотя у одной особи одновременно могут присутствовать разные варианты функциональных единиц. В качестве отдельного типа функциональных элементов могут рассматриваться такие щетинки, как остроконечные щетинки на максиллule у *M. rosenbergii*. Эти щетинки на всём протяжении жизненного цикла особи представляют собой отдельные функциональные элементы, подобно зубцам на ишиоподите максиллипедов III у раков (рис. 8, Б) и шипам на дактилоподите максиллипедов III у креветок (рис. 2, Б).

Сравнение данных о типах и расположении щетинок на ротовых конечностях различных

групп десятиногих ракообразных [Борисов, 2002; Thomas, 1970; Martin, Abele, 1988; Woods, 1994; Johnston, 1999; Garm, Høeg, 2000; Garm, 2004b; Horn, Buckup, 2004] показало, что систематически близкие виды имеют сходное щетиночное вооружение. Особенности в щетиночном вооружении ротовых конечностей отражают разницу в питании и образе жизни видов, но в целом ротовой аппарат у десятиногих ракообразных и его щетиночное вооружение, связанное с обработкой пищи, выглядит более консервативным, чем структуры, участвующие в чистке жабр. Размещение, тип и развитие щетиночного вооружения у исследованных видов достаточно детерминированы. Но все же, в сравнении с мелкими ракообразными, у десятиногих наблюдается более широкая изменчивость щетиночного вооружения конечностей вследствие большой продолжительности жизни, роста и крупных размеров взрослых особей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Щетинки ротовых конечностей играют важную функциональную роль. Щетиночное вооружение ротовых конечностей зависит от систематической принадлежности и пищевых предпочтений вида. Выделяемые типы щетинок не отражают их происхождения, но коррелируют с выполняемыми ими функциями. Существенное изменение размера тела в онтогенезе десятиногих ракообразных влияет на щетинки ротовых конечностей. Наблюдается тенденция к укорачиванию и/или исчезновению сетул. Уменьшается длина щетинок относительно размера тела особи. Происходит увеличение количества щетинок большинства типов. Наблюдается группировка щетинок в пучки, ряды, поля. С ростом особи функции отдельных щетинок постепенно переходят к группам щетинок, которые можно рассматривать в качестве отдельных функциональных элементов ротовых конечностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисов Р.Р. 2002. Щетиночное вооружение и функции ротовых конечностей длиннопалого рака (*Pontastacus leptodactylus*) при обработке пищи // Тезисы докл. VI Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным. М.: Изд-во ВНИРО. С. 94–97.

- Борисов Р.Р.* 2006. Возрастные изменения щетиночного вооружения ротовых конечностей камчатского краба // Тезисы докл. VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным. М.: Изд-во ВНИРО. С. 57–60.
- Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Акимова М.Ю., Паршин-Чудин А.В.* 2013. Биология и культивирование австралийского красноклешневого рака *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868). М.: Изд-во ВНИРО. 48 с.
- Ковачева Н.П.* 2008. Аквакультура ракообразных отряда Decapoda: камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* и гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii*. М.: Изд-во ВНИРО. 240 с.
- Abrunhosa F.A.; Kittaka J.* 1997. Functional Morphology of Mouthparts and Foregut of the Last Zoea, Glaucothoe and First Juvenile of the King Crabs *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* and *P. platypus* // Fish. Sci. V. 63. N6. P. 923–930.
- Batang Z.B., Suzuki H.* 2000. Gill Structure and Gill-Cleaning Mechanisms of the Redclawcrayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Astacidea, Parastacidae) // J. Crustacean Biol. V. 20. N4. P. 699–714.
- Bauer R.T.* 1989. Decapod Crustacean Grooming: Functional Morphology, Adaptive Value, and Phylogenetic Significance // Crustacean Issues. V. 6. P. 49–73.
- Cox S.L., Jeffs, A.G., Davis M.* 2008. Developmental Changes in the Mouthparts of Juvenile Caribbean Spiny Lobster, *Panulirus argus*: Implications for Aquaculture // Aquaculture. V. 283. N1–4. P. 168–174.
- Drach P., Jacques F.* 1977. Système sétifère des crustacés décapodes: principes d'une classification générale // Compte Rendus de l'Académie des Sciences. V. 284. P. 1995–1998.
- Factor J.R.* 1978. Morphology of the Mouthparts of Larval Lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae), with Special Emphasis on Their Setae // Biol. Bull. V. 154. P. 383–408.
- Farmer A.S.* 1974. The Functional Morphology of the Mouthparts and Pereiopods of *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae) // J. Natur. Hist. V. 8. P. 121–142.
- Garm A., Høeg J.T.* 2000. Functional Mouthpart Morphology of the Squat Lobster *Munida sarsi*, with Comparison to other Anomurans // Mar. Biol. V. 137. P. 123–138.
- Garm A., Høeg J.T.* 2001. Function and Functional Groupings of the Complex Mouth Apparatus of the Squat Lobsters *Munida sarsi* Huus and *M. tenuimana* G.O. Sars (Crustacea: Decapoda) // Biol. Bull. V. 200. P. 281–297.
- Garm A., Hallberg E., Høeg J.T.* 2003. Role of Maxilla II and Its Setae during Feeding in the Shrimp *Palaemon adspersus* (Crustacea: Decapoda) // Biol. Bull. V. 204. P. 126–137.
- Garm A.* 2004 a. Revising the Definition of the Crustacean Seta and Setal Classification Systems Based on Examinations of the Mouthpart Setae of Seven Species of Decapods // Zool. J. Linn. Soc. V. 142. P. 233–252.
- Garm A.* 2004 b. Mechanical Functions of Setae from the Mouth Apparatus of Seven Species of Decapod Crustaceans // J. of Morphology. V. 260. P. 85–100.
- Garm A., Derby C.D., Høeg J.T.* 2004. Mechanosensory Neurons with Bend- and Osmo-Sensitivity in Mouthpart Setae from the Spiny Lobster *Panulirus argus* // Biol. Bull. V. 207. P. 195–208.
- Garm A., Watling L.* 2013. The Crustacean Integument: Setae, Setules and Other Ornamentation // In: L. Watling et al. (eds.). Functional Morphology and Diversity. P. 167–198.
- Holmquist J.G.* 1982. The Functional Morphology of Gnathopods: Importance in Grooming, and Variation with Regard to Habitat, in Talitroidean Amphipods // J. Crustacean Biol. V. 2. N2. P. 159–179.
- Horn A.C.M., Buckup L.* 2004. Morfologia Setal de *Parastacus brasiliensis* (von Martens) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) // Revista Brasileira de Zoologia. V. 21. N. 4. P. 765–768.
- Jacques F.* 1989. The Setal System of Crustaceans: Types of Setae, Groupings, and Functional Morphology // Crustacean Iss. V. 6. P. 1–13.
- Johnston D.J.* 1999. Functional morphology of the Mouthparts and Alimentary Tract of the Slipper Lobster *Thenus orientalis* (Decapoda: Scyllaridae) // Mar. and Fresh. Res. V. 50. P. 213–223.
- Lavalli K.L., Factor J.R.* 1992. Functional Morphology of the Mouthparts of Juvenile Lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae), and Comparison with the Larval Stages // J. Crustacean Biol. V. 12. N3. P. 467–510.
- Loya-Javellana G.N., Fielder D.R., Thorne M.J.* 1994. Ontogeny of Foregut in the Tropical Freshwater Crayfish, *Cherax quadricarinatus* von Martens, 1868 (Parastacidae: Decapoda) // Invert. Reprod. & Devel. V. 25. N1. P. 49–58.
- Martin J.W., Abele L.G.* 1988. External Morphology of the Genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae) // Smithsonian Contributions to Zoology. V. 453. P. 1–46.
- Pohle G., Telford M.* 1981. Morphology and Classification of Decapod Crustacean Larval Setae: A Scanning Electron Microscope Study of *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901 (Brachyura:

- Pinnotheridae).// Bull. Mar. Sci. V. 31. N3. P. 736–752.
- Salininho I.R., Johnston D.J. 2003. Functional Morphology of the Mouthparts and Proventriculus of the Rock Crab *Nectocarcinus tuberculatus* (Decapoda: Portunidae) // J. Mar. Biol. Ass. U.K. V. 83. N4. P. 821–834.
- Thomas W.J. 1970. The Setae of *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae) // J. of Zool. V. 160. P. 91–142.
- Queiroz L.D., Abrunhosa F.A., Maciel C.R. 2011. Ontogeny and Functional Morphology of the Digestive System of the Freshwater Prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) // Zoologia. V. 28. N3. P. 395–402.
- Watling L. 1989. A Classification System for Crustacean Setae Based on the Homology Concept // Crustacean Issues. V. 6. P 15–26.
- Vieira R.R.R., Rieger P.J., Cichowski V., Pinheiro M.A.A. 2013. Juvenile Development of *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Brachyura, Trichodactylidae) Reared in the Laboratory, with Emphasis on Setae Morphology // Crustaceana. V. 86. N13–14. P. 1644–1663.
- Woods, C.M.C. 1994. Morphology of the Mouthparts and Associated Setae of *Notomithrax ursus* (Brachyura: Majidae) // New Zeal. Nat. Sci. V. 21. P. 17–25.
- Wortham J.L., VanMaurik L.N., Price W.W. 2014. Setal Morphology of the Grooming Appendages of *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) and Review of Decapod Setal Classification // J. Morph. V. 275. P. 634–649.

Поступила в редакцию 23.01.15 г.

Принята после рецензии 16.02.15 г.

Allometry of Setae of the Mouthparts of the Giant Freshwater Prawn *Macrobrachium rosenbergii* and the Australian Red Claw Crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda)

R.R. Borisov

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO», Moscow)

The setae of the mouthparts of juveniles and adults of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* and the australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* was examined. Prawn *M. rosenbergii* and crayfish *C. quadricarinatus* are important objects of world freshwater aquaculture. Main types of setae and its distribution on the mouthparts were determined. The interpretation of setae with relation to intensity and direction of mechanical impact is given. The structures on the setae surface vary in dependence of mechanical load intensity. The following sequence of structures types as long thin setulas, short setulas, denticles, the absence of external elements combined with thick short setae, have direct correlation with intensity of the mechanical impact. The presence of denticles and ordering short setulas indicates that only one side of setae is under the mechanical action. The fact of impact of significant body size transformation during ontogenesis on the setae distribution on the mouthparts was established. The tendency of length reduction and/or disappearance of setulas and denticles was observed. Length of setae decreases against the body size. The increase of number of setae takes place and tight grouping of main types of setae occurs. An assumption made that with increase of body size the efficiency of separate setulas decreases and, for adult individual, groups of setae should be considered as functional units.

Key words: aquaculture, *Macrobrachium rosenbergii*, *Cherax quadricarinatus*, setae, morphology, allometry.