

УДК 591.342.2 (595.384.11)

## ВЛИЯНИЕ ЛЕЦИТОТРОФНОГО ПИТАНИЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ГИГАНТСКОЙ ПРЭСНОВОДНОЙ КРЕВЕТКИ

### *Macrobrachium rosenbergii*

© 2011 г. Р. Р. Борисов, Н. В. Кряхова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

107140 Москва, ул. В. Красносельская, 17

E-mail: borisovrr@mail.ru

Установлено наличие у гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) на стадии зоэа I лецитотрофного питания, а на стадии зоэа II факультативного лецитотрофного питания. Отмечены случаи завершения первых двух стадий развития без кормления. Вместе с тем, задержка в начале кормления на стадии зоэа II приводила к торможению роста и развития личинок креветок. В связи с этим в аквакультуре гигантской пресноводной креветки рекомендуется начинать кормление в конце первых суток после вылупления, в момент появления первых личинок зоэа II.

*Ключевые слова:* лецитотрофное питание, зоэа, гигантская пресноводная креветка.

При лецитотрофном типе питания развитие особи происходит за счет запасов желтка, оставшегося после вылупления. В случае, когда использование желтка может совмещаться с питанием, говорят о факультативном лецитотрофном типе питания. Лецитотрофное и факультативное лецитотрофное питание на первых постэмбриональных стадиях зарегистрировано у многих представителей отряда десятиногих ракообразных: у всех видов речных раков (Holdich, 2001); крабидов *Lithodes santolla* и *Paralomis granulosa* (сем. Lithodidae) (Calcagno et al., 2005); креветок *Palaemonetes argentinus* (сем. Palaemonidae) (Ituarte et al., 2005) и *Lysmata spp.* (сем. Hippolytidae) (Calado et al., 2007); крабов *Sesarma curacaoense* и *Armases miersii* (сем. Grapsidae) (Anger, 1995a, b); *Callinassa tyrrehena* (сем. Callinassidae) (Thessalou-Legaki et al., 2006); у симбиотического вида крабов *Tunicotheres moseri* (сем. Pinnotheridae) (Hernandez et al., 2008). Лецитотрофный и факультативно лецитотрофный (смешанный с планктонотрофным) тип питания у первых стадий зоэа описан и у представителей рода *Macrobrachium*, в частности, у *M. nipponense* (Хмелева и др., 1997), *M. amazonicum* (Anger, Hayd, 2009, 2010).

Гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) обитает в тропических пресноводных водоемах, однако развитие личинок этого вида происходит в солоноватоводных районах (New, Valenti, 2000). Самки с икрой мигрируют вниз по течению в эстуарии, где происходит вылупление личинок. Здесь личинки проходят 11 стадий (зоэа I–XI) (Uno, Kwon, 1969), а на стадии послеличинки мигрируют вверх по течению в пресную часть водоема. Крупные размеры тела и высокие пищевые качества сделали

*M. rosenbergii* одним из популярных и ценных объектов мировой аквакультуры (New, Valenti, 2000). После вылупления у личинок *M. rosenbergii* в области головогруды имеется значительное количество желтка. В некоторых работах, содержащих рекомендации по выращиванию и кормлению личиночных стадий *M. rosenbergii*, предполагается, что зоэа I не питается (Ling, 1969). Однако специальных исследований, посвященных вопросу наличия лецитотрофного питания у *M. rosenbergii*, не проводилось. Кормление личинок рекомендуют начинать на вторые сутки после вылупления, по достижению ими второй стадии (Aquasop, 1983), или уже в первые сутки после вылупления (New, Singholka, 1985; Valenti et al., 1998), предполагая, что продолжительность первой стадии может быть менее суток. Таким образом, наличие лецитотрофного питания у *M. rosenbergii* представляется очень вероятным. В связи с этим целью нашей работы было: получить сведения о начале питания личинок и определить, насколько лецитотрофное питание на первых стадиях способно компенсировать задержку в начале кормления личинок.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Личинки получены от самок, содержащихся в аквариальной лаборатории воспроизводства и культивирования ракообразных ВНИРО. Для каждого эксперимента использовались личинки, полученные от одной самки. В выростном аквариуме (200 л) температура воды составляла 28–29°C, соленость 11–12‰ (приготовлена на основе морской соли HW Marinemix Professional (Германия)), режим освещения 12 свет/12 темнота (лампа San-Glo (Hagen, Япония)). Для проведе-

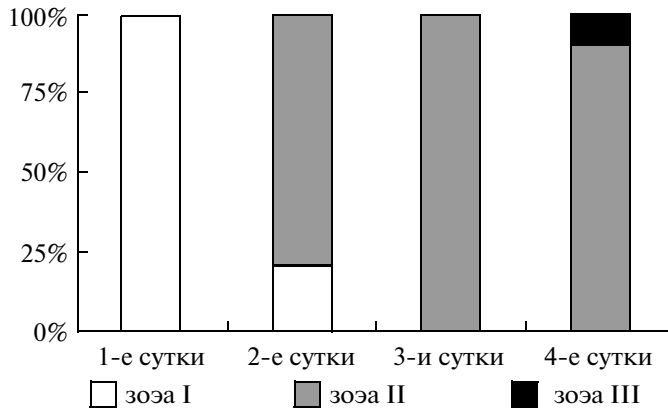


Рис. 1. Развитие личинок *M. rosenbergii* в выростном аквариуме.

ния экспериментов использовали пластиковые емкости с объемом воды 50 или 100 мл, для поддержания необходимой температуры экспериментальные емкости размещались в термостатирующем лотке. Условия содержания в экспериментальных емкостях соответствовали условиям в выростном аквариуме. В качестве корма для личинок использовались живые науплии артемии, являющиеся основным кормом для первых личиночных стадий *M. rosenbergii* при ее разведении в условиях аквакультуры (New, Valenti, 2000).

Ежедневно определяли стадии развития личинок в выростном аквариуме (выборка 50–100 особей), отслеживали изменение количества желтка в головогруды личинок, отбирали личинок для исследования морфологии (при изучении морфологии личинок использовали микроскоп Nikon E200 (40–400х)).

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

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

**Эксперимент по изучению влияния времени начала кормления на рост и выживаемость личинок.** В первые сутки после вылупления 60 зоэа I отсадили в индивидуальные емкости (объем воды 50 мл). На протяжении эксперимента температура воды составляла  $30^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 1^{\circ}\text{C}$ ), один раз в сутки производили полную замену воды, что обеспечивало поддержание гидрохимических показателей в пределах допустимых. Проведено три варианта эксперимента (по 20 личинок в каждом), отличавшихся сроками начала внесения корма: начало кормления в первые сутки после вылупления; начало кормления на вторые сутки после вылупления; начало кормления на четвертые сутки после вылупления. Фактически, такое внесение корма соответствовало началу кормления с начала второй стадии, с середины второй стадии и с начала третьей стадии соответственно. Корм вносился один раз в сутки из расчета  $200 (\pm 20)$  науплиев артемии на емкость. Ежедневно проводили учет погибших особей. Продолжительность эксперимента составила 10 суток. По окончании эксперимента определены: выживаемость, стадия развития и длина карапакса личинок.

Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 6.0 (StatSoft Inc.). Определение достоверности различий в выживаемости проводили при помощи точного критерия Фишера, а при сравнении скорости роста и развития использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика развития личинок в выростной емкости (рис. 1) соответствовала литературным данным для температуры  $28\text{--}29^{\circ}\text{C}$  (Uno, Kwon, 1969).

Полученные нами результаты об изменениях в морфологии конечностей личинок соответствовали описаниям, которые выполнили Уно и Квон (Uno, Kwon, 1969). На стадии зоэа I личинки имели развитые ротовые конечности: мандибулы, максиллы I–II, максиллипеды I–III. Расположенные на них щетинки по качественному и количественному составу существенно не отличались от следующих личиночных стадий. Первые две пары переопод зоэа I имели вид двуветвистых нерасчлененных зачатков (рис. 2). У зоэа II появились развитые переоподы I–II (рис. 2), состоящие из эндоподита, участвующего в захвате пищевых объектов и экзоподита, выполняющего вододвигательную функцию. Переоподы III и V имели вид нерасчлененных зачатков. У зоэа III щетинки

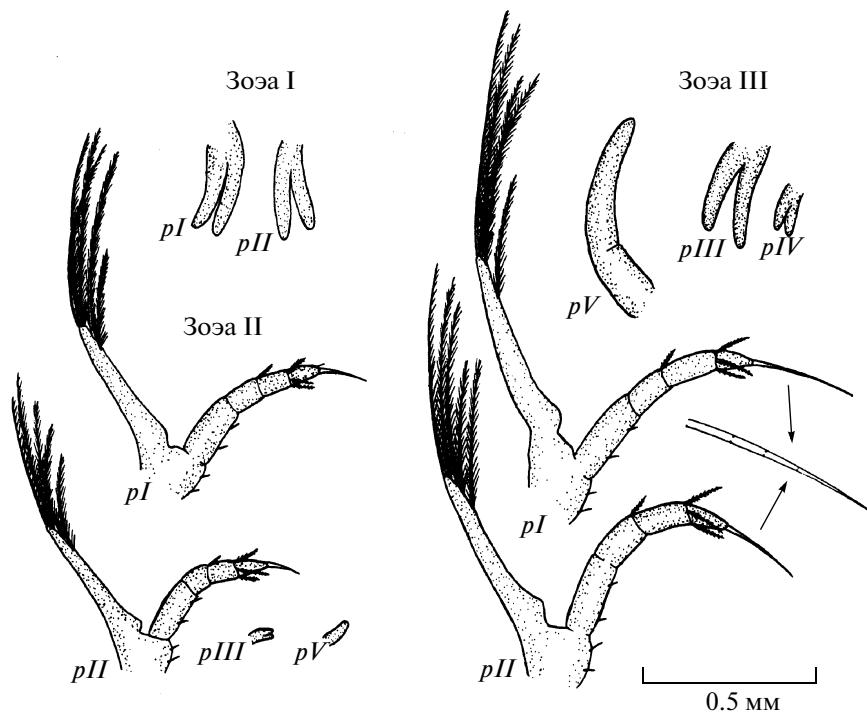


Рис. 2. Внешний вид переопод зоа I–III *M. rosenbergii*. pI–V – преоподы I–V.

на концах эндоподитов переопод I–II стали в два раза длиннее, а переоподы III–V имели вид нерасчлененных зачатков (рис. 2). На стадии зоа IV появились развитые переоподы III и V, а полностью сформированные переоподы IV появились у зоа VI.

У зоа I запас желтка, оставшийся после эмбрионального развития, представлял собой крупные липидные капли, заполнявшие гепатопанкреас личинки (рис. 3). Объем и количество липидных капель в гепатопанкреасе личинок постепенно сокращались. Окончательно крупные липидные капли исчезали в начале стадии зоа III (рис. 3).

**Эксперимент по определению пищевой активности личинок.** В эксперименте не было отмечено питающихся зоа I. На стадии зоа II процент особей с кормом в ЖКТ составлял 17, 5 и 50% на вторые, третьи и четвертые сутки после вылупления соответственно.

В процессе наблюдения у зоа I не было отмечено случаев питания или захвата корма, что подтвердило результаты, полученные в эксперименте. Пищевое поведение впервые было отмечено у зоа II. Однако в начале второй стадии не все особи за время наблюдения потребляли корм. Активность при поиске пищи и ее потреблении заметно увеличилась в конце второй стадии.

**Эксперимент по изучению влияния времени начала кормления на рост и выживаемость личинок.** При начале кормления в первые сутки после вылупления выживаемость в конце эксперимента

составила 100%. Средняя длина карапакса особей – 1.37 мм ( $SD \pm 0.15$  мм). Стадии развития личинок: зоа V – 2 экз.; зоа VI – 9 экз.; зоа VII – 9 экз. При начале кормления на вторые сутки после вылупления выживаемость в конце эксперимента составила 90%. Средняя длина карапакса особей – 1.27 мм ( $SD \pm 0.15$  мм). Стадии развития личинок: зоа V – 3 экз.; зоа VI – 13 экз.; зоа VII – 3 экз. При начале кормления на четвертые сутки после вылупления выживаемость в конце эксперимента составила 30%, наибольшая гибель особей произошла на 5–6 сутки эксперимента. Средняя длина карапакса особей – 0.99 мм ( $SD \pm 0.20$  мм). Стадии развития личинок: зоа IV – 3 экз.; зоа V – 3 экз.

Наилучшая выживаемость, скорость роста и развития получены при начале кормления в первые сутки. При начале кормления на четвертые сутки выживаемость, скорость роста и развития были достоверно ниже, чем в первых двух вариантах эксперимента (для всех вариантов  $p < 0.01$ ). Сравнение результатов при начале кормления в первые и на вторые сутки показало наличие достоверных различий лишь в длине карапакса ( $p = 0.036$ ), а различия по выживаемости и скорости развития были не достоверны.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наблюдений и эксперимента по определению активности потребления личинками корма свидетельствует, что на стадии зоа I личинки *M. rosenbergii* питаются исключительно ле-

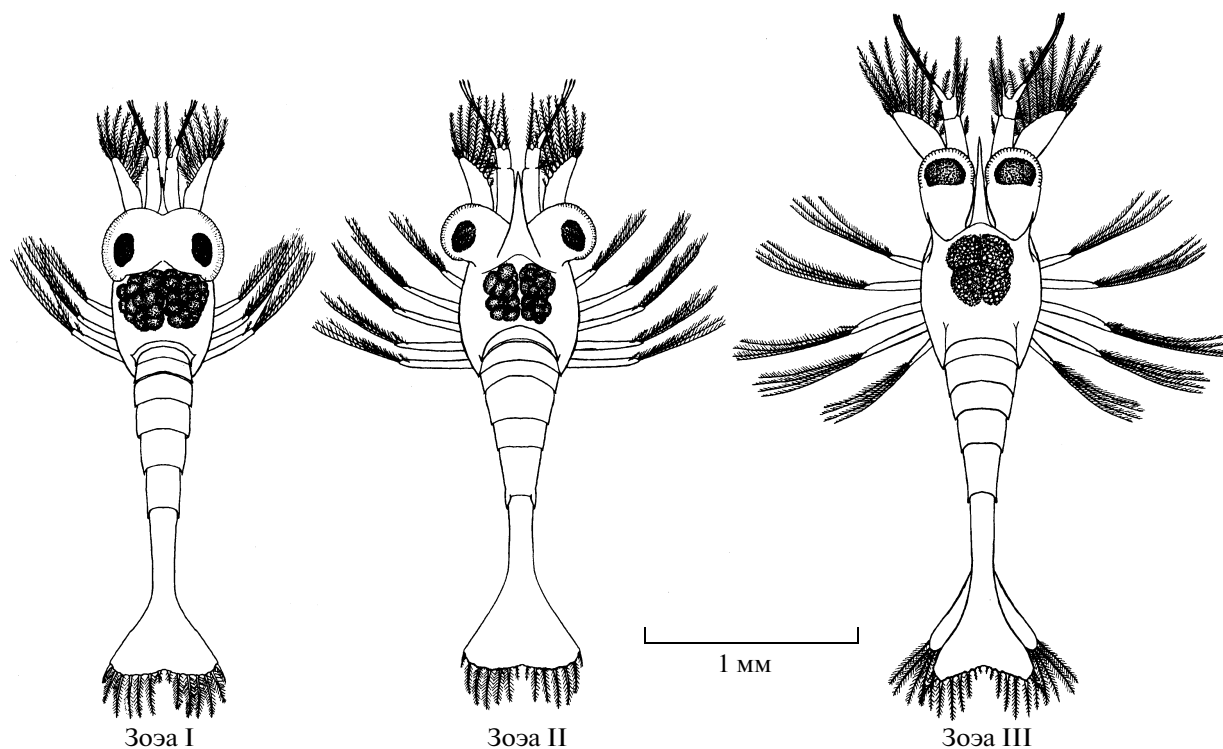


Рис. 3. Внешний вид и изменение количества желтка в гепатопанкреасе зоэа I–III *M. rosenbergii*.

цитотрофно. Косвенно на это указывают и большие запасы желтка в гепатопанкреасе, которые, возможно, могли бы затруднить переваривание пищи на этой стадии. На стадии зоэа I у личинок отсутствуют развитые переоподы. Первая и вторая пара переопод появляется на стадии зоэа II (рис. 3). Их появление значительно расширяет возможности личинки по захвату кормовых объектов. Дальнейшее формирование переопод (увеличение длины щетинок на концах эндоподитов у зоэа III, появление у зоэа IV развитых переопод III и V и, наконец, у зоэа VI переопод IV), по-видимому, отражает возрастающие с увеличением размеров потребности личинки в средствах захвата пищи и движения (экзоподиты переопод I–IV используются личинками при плавании). Вместе с тем, в строении мандибул, максилл и максиллипед зоэа I и II не было выявлено существенных различий. Нормальное развитие ротовых конечностей и их щетиночного вооружения у зоэа I *M. rosenbergii*, может свидетельствовать о том, что переход к лецитотрофному питанию у этого вида произошел не так давно.

Лецитотрофное питание на стадии зоэа II является факультативным и совмещается с планктотрофным питанием. Активность в потреблении пищи возрастает по мере уменьшения запасов желтка. Запасы желтка позволили некоторой части личинок в эксперименте выжить в течении 4 суток без пищи, и успешно пройти две линьки.

Однако отсутствие кормления на стадии зоэа II стало причиной гибели большей части личинок, а выжившие особи значительно уступали по размеру и стадии развития особям, которые получали корм с начала стадии зоэа II. Таким образом, несмотря на то, что остатки желтка могут частично компенсировать личинкам недостаток кома, для нормального развития им необходимо на стадии зоэа II приступить к самостоятельному питанию. Полученные результаты позволяют дать рекомендацию при культивировании начинать кормление сразу после появления зоэа II. Учитывая, что продолжительность стадии зоэа I при оптимальной температуре 27–29°C составляет около суток, начинать вносить корм необходимо в конце первых суток после вылупления личинок.

Сходный с *M. rosenbergii* онтогенез типа питания описан для другого вида рода *Macrobrachium* — *M. amazonicum*. Личинки *M. amazonicum* на стадии зоэа I питаются исключительно лецитотрофно, а на стадии зоэа II и в начале зоэа III они совмещают лецитотрофное питание с факультативным планктонным хищничеством (Anger, Hayd, 2009, 2010). Полное или частичное лецитотрофное питание личинок многих десятиногих ракообразных рассматривается как важная преадаптация при переходе к жизни в пресных и холодных водах, а также на суше (Anger, 1995; Calcagno et al., 2005). Онтогенетическое изменение от лецитотрофного типа питания у зоэа I, через факультативное

тивно лецитотрофный у зоэа II, к планктонотрофному у зоэа III и более поздних стадий у *M. rosenbergii* и *M. amazonicum* представляет собой очень гибкую стратегию, обеспечивающую более высокие адаптивные качества личинок и значительно повышающую их шансы приспособиться к изменчивым условиям эстуария. За первую лецитотрофную стадию личинки значительно совершенствуют аппарат по захвату пищи, а на второй стадии факультативное лецитотрофное питание обеспечивает им возможность постепенно приспособиться к новому типу питания, переждать кратковременную бескормицу и, при необходимости, переместиться в более богатую кормом часть водоема.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Хмелева Н.Н., Кулеш В.Ф., Алехнович А.В., Гигиняк Ю.Г. Экология пресноводных креветок. Мн.: Беларуская навука, 1997. 254 с.
- Anger K., Hayd L. From lecithotrophy to planktotrophy: ontogeny of larval feeding in the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* // Aquat. Biol. 2009. V. 7. № 1–2. P. 19–30.
- Anger K. Starvation resistance in larvae of a semiterrestrial crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995a. V. 187. № 2. P. 161–174.
- Anger K. Developmental biology of *Armases miersii* (Grapsidae), a crab breeding in supratidal rock pools. 1. Facultative lecithotrophy of larval stages // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995b. V. 117. № 1–3. P. 75–81.
- Anger K. The conquest of freshwater and land by marine crabs: Adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995c. V. 193. № 1–2. P. 119–145.
- Anger K., Hayd L. Feeding and growth in early larval shrimp *Macrobrachium amazonicum* from the Pantanal, southwestern Brazil // Aquat. Biol. 2010. V. 9. № 3. P. 251–261.
- Aquacop. Intensive larval rearing in clear water of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) Anuenue Stock at the Centre Oceanologique du Pacifique, Tahiti In CRC Handbook of Mariculture. (ed. by McVey L.P., Moore J.R.). 1983. CRC Press. P. 179–187.
- Calado R., Dionisio G., Dinis M.T. Starvation resistance of early zoeal stages of marine ornamental shrimps *Lysmata* spp. (Decapoda: Hippolytidae) from different habitats // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2007. V. 351. № 1–2. P. 226–233.
- Calcagno J.A., Lovrich G.A., Thatje S. et al. First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures // J. Sea Res. 2005. V. 54. № 3. P. 221–230.
- Hernandez J.E., Bolanos J., Galindo L. et al. Lecithotrophy in larval development of *Tunicotheres moseri* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae) // Bol. Cent. Invest. Biol. (Maracaibo). 2008. V. 42. № 1. P. 135–142.
- Holdich D.M. (ed.) Biology freshwater crayfish. Blackwell Science, Oxford. 2001. 720 p.
- Iuarte R.B., Spivak E.D., Anger K. Effects of salinity on embryonic development of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) cultured in vitro // Invertebr. Reprod. Dev. 2005. V. 47. № 3. P. 213–223.
- Ling S.W. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) // FAO Fisheries Report. 1969. V. 57. № 3. P. 589–606.
- New M.B., Valenti W.C. (eds.) Freshwater prawn culture: the farming of *Macrobrachium rosenbergii*. Blackwell, Oxford. 2000. 445 p.
- New M.B., Singholka S. Freshwater prawn farming. A manual for the culture of *Macrobrachium rosenbergii* FAO Fisheries Technical Paper 225. Rome. FAO. 1985.
- Thessalou-Legaki M., Peppas A., Zacharaki M. Facultative lecithotrophy during larval development of the burrowing shrimp *Callinassa tyrrhena* (Decapoda: Callinassidae) // Mar. Biol. 1999. V. 133. № 4. P. 635–642.
- Valenti W.C., Mallasen M., Silva C.A. Larvi-cultura em sistema fechado dinamico. In Carcinicultura de Agua Doce: Tecnologia para a Producao de Camaroes (ed. by Valenti W.C.), 1998. P. 112–139.
- Uno Y., Kwon S. Larval development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) reared in the laboratory // J. of the Tokyo University of Fisheries. 1969. V. 55. № 2. P. 179–190.

## Influence of Lecithotrophic Feeding on Growth and Development of Larvae of Freshwater Shrimp *Macrobrachium rosenbergii*

R. R. Borisov and N. V. Kryakhova

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO),  
Moscow, ul. V. Krasnoselskaya 17, 107140 Russia  
e-mail: borisovrr@mail.ru

**Abstract**—In the giant freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii* (De Man), lecithotrophic feeding was discovered at the zoea I stage, and facultative lecithotrophic feeding was found at the zoea II stage. Cases of the completion of the first two stages without feeding were detected. However, a delay in feeding at the zoea II stage caused the inhibition of the growth and development of larvae. In this connection, we recommend to introduce food to the aquaculture of the giant freshwater shrimp on the end of the first day after hatching, when the first zoea II larvae emerge.

**Keywords:** lecithotrophic feeding, zoea, giant freshwater shrimp