

УДК 595.384(268.45)

А.Г. Дворецкий, В.Г. Дворецкий*Мурманский морской биологический институт,
183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17**ВЛИЯНИЕ МИКРОПОВРЕЖДЕНИЙ ЭКСОСКЕЛЕТА
НА ЛИНЬКУ МОЛОДИ КАМЧАТСКОГО КРАБА
БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

В лабораторных условиях изучали влияние множественных небольших повреждений покровов камчатского краба на его линьку. В опытах использовали молодь камчатского краба обоего пола с размерами 80–100 мм по ширине карапакса. У крабов в экспериментах были удалены шипы с конечностей или с карапакса. Сравнивали продолжительность межлиночных интервалов у животных в опыте и контроле. Выявлено достоверное снижение средней продолжительности межлиночных интервалов у особей без шипов на конечностях. Такие крабы линяли на 40–45 суток раньше, чем интактные особи. Эффект индукции линьки путем удаления шипов был менее выражен, чем при использовании альтернативных методов, однако не имел побочных последствий в виде повышения смертности или аутономии конечностей. Данная процедура может быть использована для ускорения линьки молоди краба в условиях искусственного содержания.

Ключевые слова: камчатский краб, Баренцево море, индукция линьки, удаление шипов, карапакс.

Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Effect of the exoskeleton micro-damages on molting of juvenile red king crab in the Barents Sea // *Izv. TINRO*. — 2015. — Vol. 181. — P. 209–215.

Effect of multiple small body damages on molting of red king crab is studied in laboratory conditions. Both male and female juveniles of red king crab with the carapace width 80–100 mm were used in the experiments. After removing of all spines from limbs and carapaces, mean duration of intermolt periods decreased significantly: the crabs without spines molted in 40–45 days earlier than intact ones. The effect of molting induction by spines removing was weaker than the induction by alternative methods but had no negative consequences as heightened mortality or limb autotomy. This procedure could be used for stimulation of molting in artificial conditions.

Key words: red king crab, Barents Sea, molting induction, spine removal, carapace.

Введение

Уникальность процесса роста артропод, его главное отличие от других животных, заключается в необходимости процесса экдизиса (линьки экзоскелета). У ракообразных этот процесс достаточно хорошо изучен как с метаболической, так и с физиологической точки зрения (Skinner, 1985). В ходе межлиночного интервала (период анекдизиса) гормон, ингибирующий линьку (МИН — «molt inhibiting hormone»), вырабатывается в комплексе Х-орган/синусовая железа. В результате этого экдизис блокируется (Skinner,

* Дворецкий Александр Геннадьевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: vdvoretzkiy@mmbi.info; Дворецкий Владимир Геннадьевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: vdvoretzkiy@mmbi.info.

Dvoretzky Alexander G., Ph.D., head of laboratory, e-mail: vdvoretzkiy@mmbi.info; Dvoretzky Vladimir G., Ph.D., senior researcher, e-mail: vdvoretzkiy@mmbi.info.

1985). Подавление синтеза МН ведет к продукции и выделению в гемолимфу гормонов линьки (экдизонов) из Y-органа, в результате чего происходит линька (Chang, Mykles, 2011). Известно, что подавление синтеза МН происходит под влиянием факторов окружающей среды. Однако роль данных факторов не всегда очевидна.

Многие аспекты линьки камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) хорошо изучены. В работах зарубежных исследователей описаны особенности поведения при линьке (Stevens, 2002), приводятся сведения о вероятности линьки («molting probability») (McCaughran, Powell, 1977), особенностях процесса отвердения панциря после линьки (Stevens, 2009), влиянии на линьку температуры воды (Stevens, Munk, 1990). В то же время практически нет сведений о возможностях индукции линьки *P. camtschaticus*.

Хорошо известно, что линька десятиногих ракообразных может быть вызвана удалением глазных стебельков, в результате чего резко снижается концентрация МН в гемолимфе, а концентрация экдистероидов, соответственно, возрастает (Skinner, 1985; Chang, Mykles, 2011). У ювенильных камчатских крабов удаление обоих глазных стебельков достоверно снижало продолжительность межлиночных интервалов (Molyneux, Shirley, 1988).

Стоит отметить, что для промысловых видов десятиногих ракообразных нет сведений о влиянии на процесс линьки повреждений экзоскелета, не связанных с аутоотомией конечностей. Вероятно, это связано с редкой встречаемостью таких повреждений (сколы на карапаксе, потери частей конечностей не по плоскости аутоотомии, повреждения или потери рострума и т.п.) в природных популяциях. Между тем, если подобные нелетальные повреждения экзоскелета могут влиять на процесс линьки, это направление исследований может иметь перспективу в искусственном выращивании медленно растущих видов королевских крабов и других видов декапод. В Баренцевом море наблюдаются резкие колебания численности и промыслового запаса камчатского краба (Dvoretzky, Dvoretzky, 2009, 2010, 2013), что обуславливает необходимость развития его аквакультуры.

С целью выяснения роли микроповреждений экзоскелета в линьке *P. camtschaticus* было проведено исследование в лабораторных условиях.

Материалы и методы

Экспериментальные работы проводили в аквариальной ММБИ в период с 28 октября 2010 г. по 20 февраля 2011 г. В исследовании использовано 36 экз. камчатского краба, отловленных в губе Сайда при помощи ловушек и адаптированных к условиям содержания в течение одного месяца. Крабов кормили рыбой (треска, сельдь, минтай), креветкой и мидией. Температура воды во время опыта варьировала от 3,9 до 7,7 °С, составив в среднем $6,6 \pm 0,8$ °С.

Перед началом эксперимента проведено измерение (ширина карапакса, длина карапакса и длина меруса) и взвешивание крабов (Родин и др., 1979). Все крабы были на второй стадии линьки и не имели аутоотомизированных конечностей. Каждый краб был помечен индивидуальной пластиковой меткой.

Крабы были разбиты на 3 группы по 12 особей в каждой:

- 1) контроль — интактные крабы без повреждений (рис. 1, А);
- 2) первая экспериментальная группа — крабы, у которых удалены все шипы с конечностей (рис. 1, Б);
- 3) вторая экспериментальная группа — крабы, у которых были удалены все шипы с карапакса (рис. 1, В).

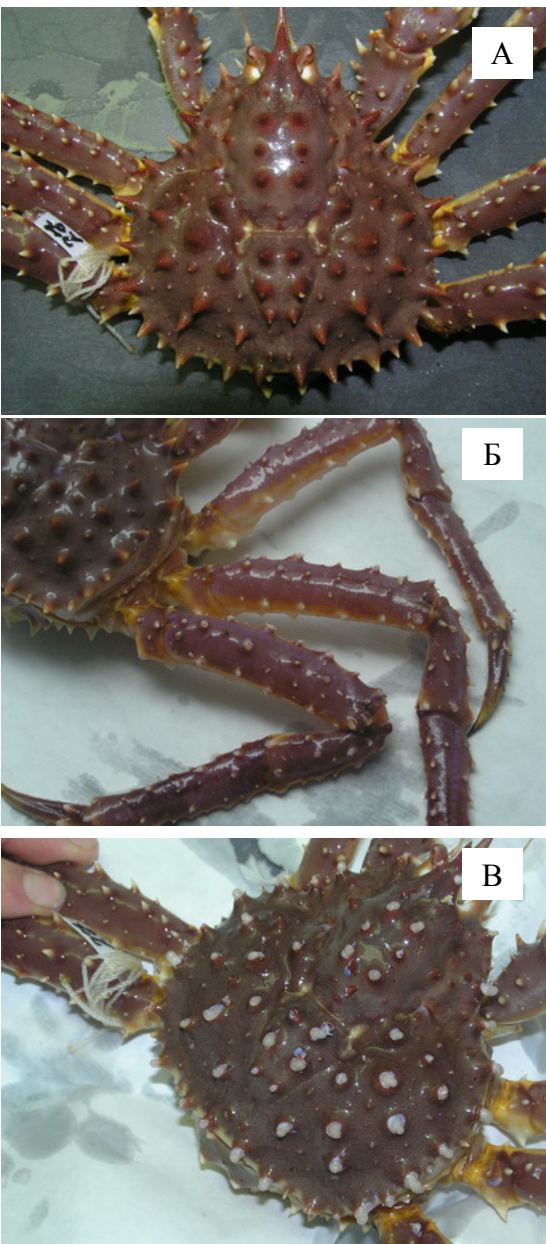
Для удаления шипов использовали хирургические ножницы. Операцию проводили в день начала эксперимента. Сама процедура занимала 4–6 мин. Все группы были составлены из крабов сходных размеров (табл. 1), чтобы избежать влияния размера на продолжительность межлиночных интервалов. В течение периода исследований проводили проверку гидробиологических ванн, в которых содержались животные, на наличие полинявших крабов. Таковые особи отсаживались в отдельные ванны.

Рис. 1. Внешний вид животных, использованных в экспериментах: **А** — интактный краб; **Б** — краб без шипов на конечностях; **В** — краб без шипов на карапаксе

Fig. 1. Outward appearance of the animals used in experiments: **A** — intact crab; **Б** — crab without spines on the limbs; **В** — crab without spines on the carapace

После периода отвердения панциря (обычно 8–12 дней после экдизиса) проводили измерение и взвешивание полинявших крабов для определения приростов. Для каждого из крабов была отмечена дата линьки. На основе этих данных определяли среднюю продолжительность межлиночных интервалов для каждой группы крабов. Эксперимент был закончен, когда последний из крабов полинял.

Измеренные или вычисленные параметры (размеры, масса, средняя продолжительность межлиночных интервалов, приросты) сравнивали между контрольной и двумя экспериментальными группами (фактор 1, $df = 2$) и между самцами и самками (фактор 2, $df = 1$) на основе двухфакторного дисперсионного анализа. При наличии достоверных вариаций для дальнейших парных сравнений применяли тест Тукея-Крамера. Во всех случаях различия считались достоверными при $p < 0,05$.



Размерные и массовые показатели крабов, использованных в экспериментах по удалению шипов

Table 1

Size and weight parameters of the red king crabs in the experiments with spines removing

Группа	Пол	N	Ширина карапакса, мм				Длина меруса, мм				Масса, г			
			X	SE	Min	Max	X	SE	Min	Max	X	SE	Min	Max
1	Самки	6	89,4	2,3	83,0	98,0	72,8	0,9	69,8	76,5	462,7	30,6	373,0	550,0
	Самцы	6	88,1	1,3	83,0	91,3	74,7	1,5	69,2	78,9	446,2	25,9	372,0	548,0
	Итого	12	88,8	1,3	83,0	98,0	73,7	0,9	69,2	78,9	454,4	19,3	372,0	550,0
2	Самки	6	86,8	2,7	78,4	94,5	67,7	1,9	61,5	72,8	400,3	29,3	300,0	492,0
	Самцы	6	83,0	3,7	75,3	99,0	70,8	3,5	59,8	81,0	372,7	49,9	280,0	598,0
	Итого	12	84,9	2,3	75,3	99,0	69,1	1,9	59,8	81,0	386,5	27,9	280,0	598,0
3	Самки	7	91,3	2,2	84,9	101,0	74,4	2,4	66,7	87,0	484,1	34,0	392,0	666,0
	Самцы	5	88,8	2,9	82,2	96,6	74,0	2,1	69,0	80,6	465,8	43,8	357,0	571,0
	Итого	12	90,2	1,7	82,2	101,0	74,2	1,6	66,7	87,0	476,5	25,8	357,0	666,0

Примечание. X — среднее, SE — стандартная ошибка, Min — минимум, Max — максимум.

Результаты и их обсуждение

Морфометрические показатели крабов, использованных в исследовании, представлены в табл. 1. Сравнение измеренных линейных и массовых показателей между тремя группами крабов (интактные крабы, крабы без шипов на конечностях и крабы без шипов на карапаксе) не выявило достоверных различий ($p > 0,05$). Показатели самцов и самок также были сходны ($p > 0,05$). В ходе эксперимента выживаемость крабов составила 100 %, при этом особи не теряли конечности в результате аутотомии.

Время от начала наблюдений до первой линьки крабов варьировало от 78 до 107 суток у самок из группы 1, от 86 до 115 суток у самцов из группы 1; от 7 до 101 суток у самок из группы 2, от 16 до 83 суток у самцов из группы 2; от 49 до 112 суток у самок из группы 3 и от 40 до 104 суток у самцов из группы 3.

В каждой из групп нами не выявлено достоверных различий в продолжительности межлиночных интервалов у самок и самцов (табл. 2). Однако заметно, что продолжительность межлиночных интервалов у крабов из экспериментальных групп была ниже, чем у контрольной группы (рис. 2). При этом достоверные различия отмечены при сравнении контрольной группы с группой крабов, у которых были удалены шипы с конечностей (табл. 2).

Таблица 2

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по сравнению различий в продолжительности межлиночных интервалов (сутки) у крабов в опыте по удалению шипов

Table 2

Results of two-way analysis for comparing of intermolt periods duration (days) in the experiments with spines removing

Фактор	df	SS	MS	F	p
Группа (А)	2	10682,90	5341,45	10,61	< 0,001
Пол (Б)	1	117,38	117,38	0,23	0,633
А x Б	2	95,00	47,50	0,09	0,910

Примечание. df — число степеней свободы; SS — сумма квадратов; MS — среднее суммы квадратов; F — критерий Фишера; p — уровень достоверности различий.

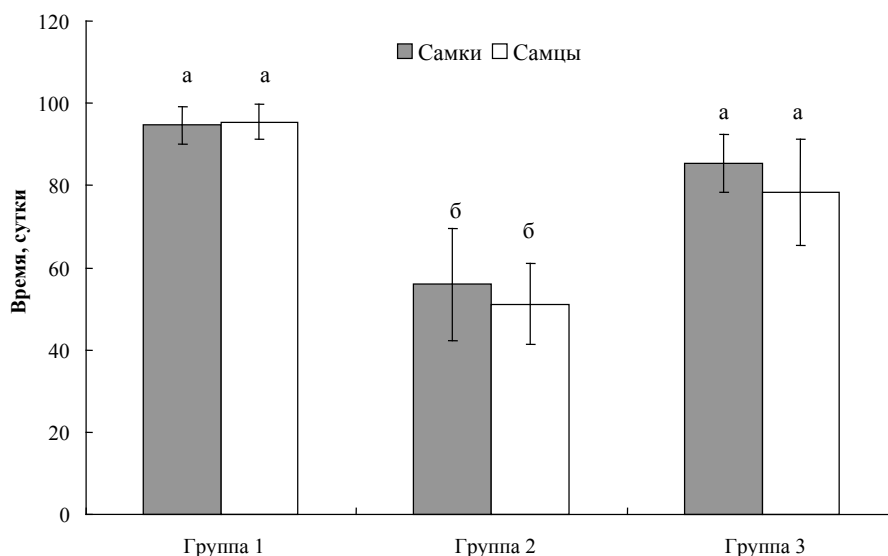


Рис. 2. Продолжительность межлиночных интервалов у крабов в эксперименте по удалению шипов: группа 1 — контроль; группа 2 — крабы без шипов на конечностях; группа 3 — крабы без шипов на карапаксе. Вертикальные линии показывают стандартную ошибку. Одинаковые буквы показывают отсутствие достоверных различий ($p > 0,05$)

Fig. 2. Duration of intermolt periods for the red king crabs in the experiments with spines removing: группа 1 — control; группа 2 — crabs without spines on the limbs; группа 3 — crabs without spines on the carapace. Vertical bars show standard errors. Same letters show the absence of significant difference ($p > 0,05$)

Приросты размеров и массы камчатских крабов в ходе эксперимента по удалению шипов представлены на рис. 3 и 4. Достоверных различий между двумя экспериментальными и контрольной группами не выявлено ($p > 0,05$), это указывает на то, что удаление шипов не влияет на рост молоди камчатского краба. При этом были выявлены некоторые различия в приросте линейных показателей при сравнении самцов и самок. Этот результат был зафиксирован для абсолютного и относительного прироста ширины карапакса, который был выше у самцов ($df = 1$, $F = 5,461$, $p = 0,026$). Такая же закономерность выявлена и для относительного прироста массы ($df = 1$, $F = 6,449$, $p = 0,024$).

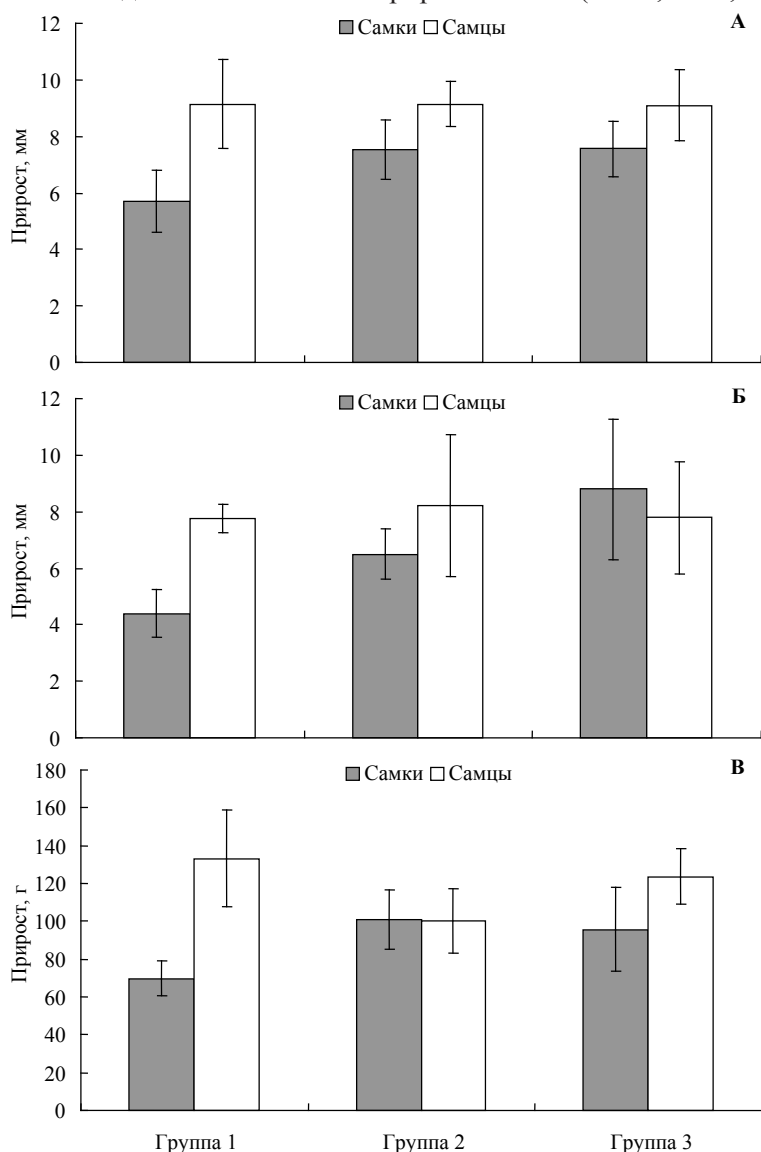


Рис. 3. Абсолютные приросты размерных показателей и массы у крабов в опыте по удалению шипов: **А** — ширина карапакса; **Б** — длина меруса; **В** — масса

Fig. 3. Absolute increments of size and weight parameters for the red king crabs in the experiments with spines removing: **А** — carapace width; **Б** — merus length; **В** — weight

Вероятно, полученный результат связан с тем, что большинство крабов, имевших на начало опыта ширину карапакса менее 100 мм (неполовозрелые), после линьки достигло состояния половозрелости. Поскольку рост половозрелых крабов начинает различаться (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013, 2014), можно с большой долей уверенности говорить о том, что различия в конечных приростах размеров и массы связаны с процессами созревания.

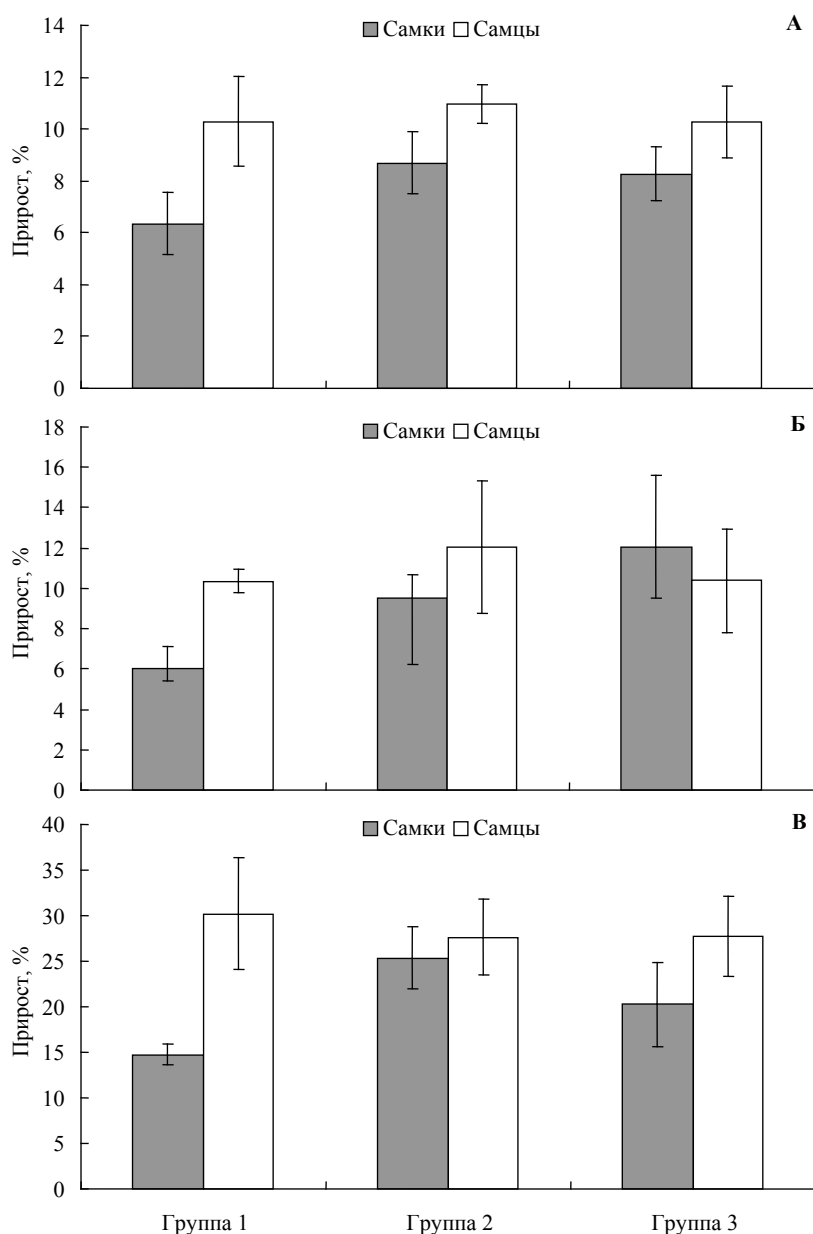


Рис. 4. Относительные приросты размерных показателей и массы у крабов в опыте по удалению шипов: **А** — ширина карапакса; **Б** — длина меруса; **В** — масса

Fig. 4. Relative increments of size and weight parameters for the red king crabs in the experiments with spines removing: **А** — carapace width; **Б** — merus length; **В** — weight

Заключение

В ходе работы впервые показано, что удаление шипов на конечностях молоди *P. camtschaticus* ведет к снижению продолжительности межлиночных интервалов. У крабов с шириной карапакса 80–100 мм (длина карапакса 75–85 мм) линька особей с удаленными шипами на конечностях проходила в среднем на 40–45 суток раньше, чем у интактных особей. Физиологический механизм подобного явления ранее не описан. Мы можем предположить, что небольшие повреждения ведут к изменению гормонального статуса крабов. По всей видимости, множественные повреждения эпидермальных покровов, вызванные удалением шипов, ведут к изменению уровней экистероидов, и, соответственно, стимулируют более раннюю линьку. Данный эффект был выражен

при удалении шипов с конечностей подопытных животных, хотя визуально площадь, охваченная удалением шипов с карапакса, выглядит больше. Вероятно, это связано с толщиной эпидермиса, который тоньше на конечностях камчатского краба.

Хотя эффект влияния удаления шипов на продолжительность межлиночных интервалов менее выражен, чем при использовании альтернативных подходов, указанных выше, наш метод (удаление шипов с конечностей) не имеет таких отрицательных последствий для физиологии камчатского краба, как множественная аутоотомия и удаление глазных стебельков, и не такой затратный, как инъекция гормонов линьки.

Поскольку мы использовали в опытах относительно небольших крабов, перспектива использования метода на практике может быть связана с культивированием молоди и ее дальнейшим выпуском в море для пополнения естественных популяций.

Список литературы

Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей / В.Е. Родин, А.Г. Слизкин, В.И. Мясоедов и др. — Владивосток : ТИНРО, 1979. — 59 с.

Chang E.S., Mykles D.L. Regulation of crustacean molting: A review and our perspectives // Gen. Comp. Endocrinol. — 2011. — Vol. 172. — P. 323–330.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Epifauna associated with an introduced crab in the Barents Sea: a 5-year study // ICES J. Mar. Sci. — 2010. — Vol. 67. — P. 204–214.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Limb autotomy patterns in *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), an invasive crab, in the coastal Barents Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 2009. — Vol. 377. — P. 20–27.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Population dynamics of the invasive lithodid crab, *Paralithodes camtschaticus*, in a typical bay of the Barents Sea // ICES J. Mar. Sci. — 2013. — Vol. 70. — P. 1255–1262.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Size-at-age of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the coastal Barents Sea // Cah. Biol. Mar. — 2014. — Vol. 55, № 1. — P. 43–48.

McCaughran D.A., Powell G.C. Growth model for Alaska king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // J. Fish. Res. Bd Can. — 1977. — Vol. 34. — P. 989–995.

Molyneaux D.B., Shirley T.C. Molting and growth of eyestalk-ablated juvenile red king crabs, *Paralithodes camtschaticus* (Crustacea: Lithodidae) // Comp. Biochem. Physiol. — 1988. — Vol. 91. — P. 245–251.

Skinner D.M. Molting and regeneration // The biology of Crustacea. Vol. 9. Integument, pigments, and hormonal processes. — Florida : Acad. Press, 1985. — P. 43–146.

Stevens B.G. Hardening of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) shells after molting // J. of Crustacean Biology. — 2009. — Vol. 29. — P. 157–160.

Stevens B.G. Molting of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) observed by time-lapse video in the laboratory // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics. AK-SG-02-01. — Fairbanks : Univ. of Alaska, 2002. — P. 29–38.

Stevens B.G., Munk J.E. A temperature-dependent growth model for juvenile red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Kodiak, Alaska // Proceedings of the International symposium on king and tanner crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program Report 90-04. — Fairbanks : Univ. of Alaska, 1990. — P. 293–304.

Поступила в редакцию 26.12.14 г.