

Из жизни ракообразных

Р. Борисов



Ростислав Борисов
13-й выпуск биокласса
(Кроссастеры), школа
№ 520 (1991 г.), закончил
кафедру зоологии беспоз-
воночных Биофака МГУ
(1996 г.), к.б.н., старший
научный сотрудник ВНИИ
рыбного хозяйства и океано-
графии, borisovrr@mail.ru

О странных совпадениях в жизни

Как-то, кажется, когда я учился еще в восьмом классе, решил я поучаствовать в биологической олимпиаде для школьников, которую проводят на Биологическом факультете МГУ. И все было хорошо, а местами даже отлично, пока не посетил я кабинет зоологии беспозвоночных. И вот тут произошел облом. Широко известный в узких кругах преподаватель... не только поставил мне низший бал (что это было: два или единица — не помню), но и достаточно популярно и доходчиво объяснил, что я ничего не знаю. Выйдя из аудитории и почесав избыточно волосатый затылок, я подумал, что именно — не помню, время стерло точное содержание мыслей, но они точно были далеки от любви к тем мерзавчикам и тараканам, с которыми мне пришлось только что чуть ближе познакомиться. Больше я ни в каких олимпиадах не участвовал.

Прошло время, и как-то так получилось, что я закончил биокласс, каким-то чудом поступил на Биофак МГУ (спасибо всем одноклассникам и не только, помогавшим мне в этом), а на биофаке оказался на кафедре зоологии беспозвоночных (вот такие бывают совпадения в жизни), и последние годы занимаюсь различными видами десятиногих ракообразных, которых или уже выращивают в аквакультуре или собираются это делать с бедняжками.

На самом деле объектов, которые кардинально различаются между собой, было три: несколько видов речных раков, камчатский краб и гигантская пресноводная креветка. Было предложено написать обзор, обзора у меня не вышло, а получились несколько научно-популярных «сказочек».

Приключения одного замечательного веера

Жил был речной рак, и было у него на заднем конце тела два последних членика. У предпоследнего членика были конечности — уropоды, а у последнего членика конечностей не было, зато был он последним и назывался тельсон. И приспособил их речной рак для выполнения самых разных функций и оснастил необходимыми для того приспособлениями. А люди увидели, что получилось, и назвали поэтично «хвостовым веером» (рисунок 1а). О нем и рассказ наш.

Для начала немного из народного фольклора. Речной рак — один из самых хорошо изученных живых организмов на Земле, и, в то же время, именно с этим видом связано множество народных, а иногда и научных, заблуждений и ошибок, кочующих из поколения в поколение, из книги в книгу. Кому не знакомо выражение «пятиться как рак», а ведь если посмотреть правде в глаза, пятится назад он не чаще, чем другие животные. Да и то правда, кто же захочет подставить врагу спину, особенно когда у тебя есть пара мощных, острых клешней. А когда раку никто не угрожает, то и движется он, как и положено созданию, имеющему передний и задний конец, — уверенно вперед. Но рак хоть и крупное беспозвоночное, но и у него есть много врагов, которых не испугаешь клешнями, и для таких случаев у него есть способ экстренной эвакуации, который, скорее всего, и стал причиной утверждений, что рак движется назад. Только в этом случае не идет он, а плывет. Уropоды разворачиваются и вместе с тельсоном образуют гребную лопасть (рисунок 1а), мощные мышцы брюшка резко сокращаются, гребная лопасть совершает гребок, и речной рак быстро плывет назад. Осуществление такого внезапного отступления и есть основная функция хвостового веера, в основе которой — способность хвостового веера разворачиваться в момент гребного удара, увеличивая свою площадь, и складываться, уменьшая ее во время возвратного движения. Эта способность и послужила основанием для возникновения названия «хвостовой веер». По такому принципу работает большинство конечностей и щетинок членистоногих, используемых в качестве гребных лопастей. При движении в направлении удара происходит максимальное

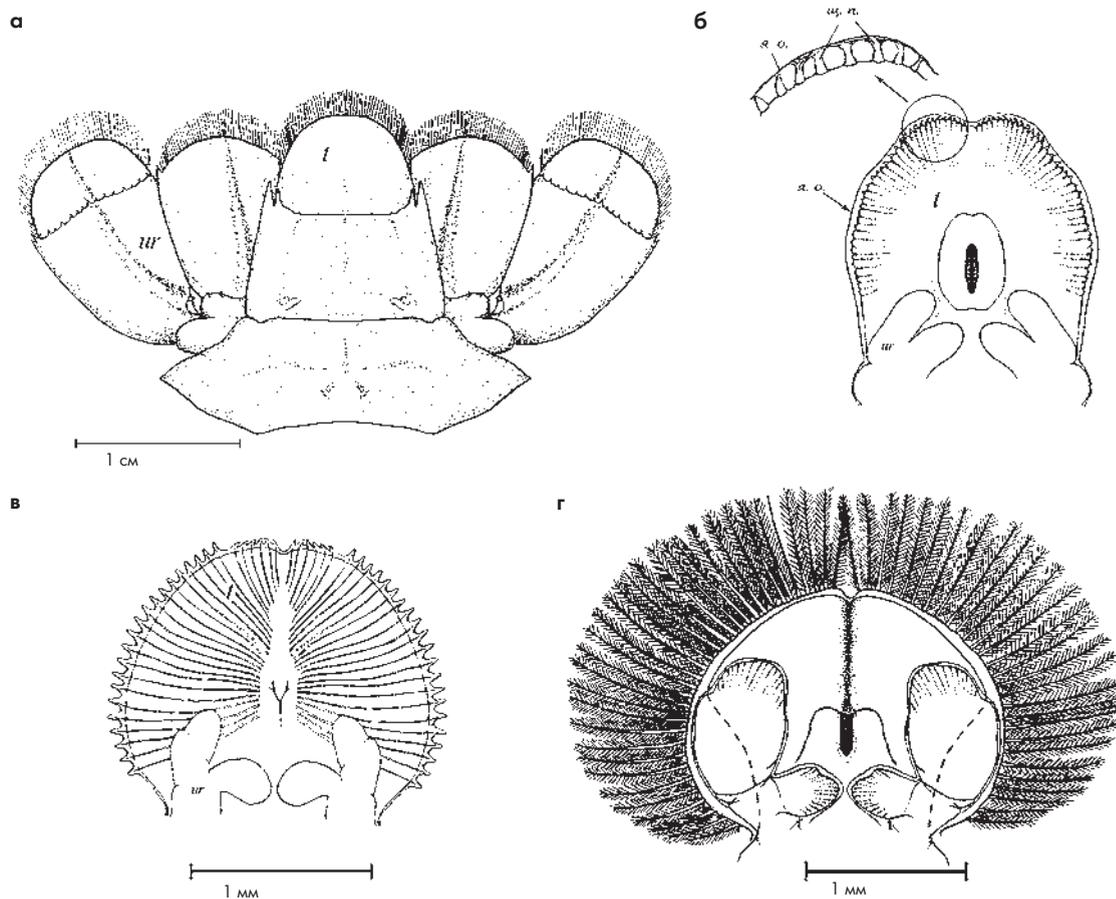


Рисунок 1. Хвостовой веер рака *Pontastacus leptodactylus*.

(а) — хвостовая лопасть *P. leptodactylus* (вид снизу); (б) — незадолго до вылупления; (в) — у личинки 1-й стадии; (г) у личинки 2-й стадии: щ. п. — щетиночные предшественники; я. о. — яйцевая оболочка; † — тельсон; ur — зачатки уropод.

раскрытие, разворачивание конечностей, щетинок и вторичного вооружения щетинок, при этом их строение обеспечивает в таком положении максимальную жесткость. Гребные конечности ракообразных, как правило, несут по краю многочисленные, часто специализированные, щетинки, которые увеличивают площадь гребной поверхности и, благодаря своей упругости, обеспечивают плавность гребного движения. По краю уropод и тельсона речного рака также расположен ряд специализированных гребных щетинок. Следом за фазой удара наступает фаза возврата, когда конечность возвращается на исходную позицию, при этом конечность просто движется в обратном направлении, а все ее элементы складываются, сводя сопротивление воде к минимуму. Таким образом, конечности просто движутся вперед-назад. Так работают, например, плеоподы (брюшные ножки) и экзоподиты ногочелюстей рака. Правда, такой способ, видимо, больше подходит для обитателей водной среды, а покорители воздуха, например птицы и насекомые, уменьшение сопротивления при возвратном движении крыльев реализуют в

основном за счет изменения траектории движения крыла. Впрочем, многие животные разумно совмещают оба способа. Кстати, мы, когда плывем, так же как птицы меняем траекторию движения рук, а когда собираемся полететь, машем ими в точности, как рак плеоподами. Может, поэтому люди не летают?

Хвостовой веер у речных раков выполняет не одну, а несколько функций. Впрочем, раки в этом далеко не оригинальны, мультифункциональность свойственна большинству конечностей, да и настоящие хвосты многих животных чаще всего успешно выполняют не одну, а сразу несколько функций. Вспомнить хотя бы млекопитающих, у многих видов которых хвост не только банальный балансир, но и теплый платок, и помощь в борьбе с мухами, и т.д.

Так какие еще функции выполняет хвостовой веер у речных раков?

Ну, во-первых, естественно, он работает как балансир и руль во время движения. Кстати, у некоторых представителей отряда Мизид (*Mysidacea*) органы равновесия располагаются именно в хвостовом веере.

Во-вторых, у самки, подгибаясь вниз, он защищает икру и личинок, находящихся под ее брюшком. При этом, он не претерпевает никаких изменений в сравнении с хвостовым веером самцов.

В-третьих, с его помощью регулируются токи воды в норе, что важно для дыхания.

В-четвертых, велика его роль как места расположения рецепторов. Хвостовой веер максимально удален от основных рецепторных органов, расположенных на голове животного. И нет ничего удивительного, что на нем развились различные рецепторные системы, например измеряющие малейшие токи воды (механо-чувствительные щетинки), и даже каудальный фоторецептор, способный отличить свет от темноты.

Еще одну важную функцию он выполняет еще до того момента, как станет «веером», и связана она с заботой о потомстве. Но для того, чтобы узнать, что объединяет хвост и заботу о потомстве, нужно посмотреть на рачка еще до того момента, как он вылупится из икринки.

Заглянем в висящую на плеоподах самки икринку за несколько дней до вылупления. В икринке почти сформировавшийся рачок. Он сильно отличается от взрослого рака. Его ротовые конечности и желудок не готовы обрабатывать пищу, да и зачем это нужно, когда еще остался такой большой запас желтка в головогрудь. Конечности и тело рачка практически лишены щетинок, а на их месте располагаются шиповидные выросты кутикулы, так называемые щетиночные предшественники. Все тело рачка, как чехлом, одето тонкой эмбриональной оболочкой. Но мы, вроде, рассматриваем историю хвостового веера, поэтому посмотрим, что у животного на заднем конце. А там у него — округлая лопасть (рисунок 16). Собственно почти все это — тельсон. Уроподы тоже есть, они в виде небольших двулопастных зачатков видны в основании тельсона, причем они вместе с тельсоном находятся внутри единой хвостовой лопасти. По краю хвостовой лопасти располагаются щетиночные предшественники.

Расположенные на вершине щетиночные предшественники (12–16 шт.) не оканчиваются заостренной вершиной, как другие, а прирастают к эмбриональной оболочке (рисунок 16), плотно облегающей тело зародыша. Зачем это нужно, становится ясно, когда происходит вылупление. Яйцевая оболочка лопается, и между двумя ее похожими на часовые стеклышки половинками показывается тело рачка. Оно повисает на «гиалиновой нити», которая тянется от его хвостовой лопасти до стебелька яйца. Эта «гиалиновая нить» и есть та самая эмбрио-

нальная оболочка, которую мы наблюдали, заглядывая в икринку незадолго до вылупления. Эта связь с самкой сразу после рождения жизненно необходима только что вылупившемуся рачку, потому что первые несколько часов после вылупления он еще не в силах уцепиться за плеоподы самки, и не будь этой связующей их нити, он просто оказался бы на дне, лишенный материнской заботы. Проходит несколько часов после вылупления, и рачок прочно хватается клешнями (которые специально модифицированы для этой функции) за щетинки плеопод самки и остатки яйцевых оболочек. До конца стадии он висит под брюшком самки практически неподвижно, развиваясь за счет желтка оставшегося в головогрудь. Уже ненужная нить вскоре обрывается. Хвостовая лопасть на первой стадии округлая, лишенная щетинок (см. рисунок 1в). Спустя неделю-полторы рачок линяет на следующую стадию, у него появляются многочисленные щетинки, он начинает питаться, активно двигаться и уже очень похож на взрослого рака.

А что же хвостовой веер? А хвостового веера по-прежнему нет. Ставшие уже достаточно крупными плеоподы все еще находятся внутри единой хвостовой лопасти вместе с тельсоном (рисунок 1г). По краю хвостовой лопасти появился ряд гребных щетинок, и рачок уже может плыть назад. В течение этой стадии происходит значительное увеличение плеопод, а тельсон, напротив, уменьшается в размерах, и после следующей линьки плеоподы, наконец, обретают свободу, и хвостовой веер раскрывается во всей своей красе.

P.S. А еще в стародавние времена почитали речного рака за священное животное, отмеченное Богом. Потому что если посмотреть сверху на тельсон, то можно увидеть очертания креста.

Как краб четыре раза ходить учился, или четыре формы движения в онтогенезе камчатского краба

Нелегко живется большинству беспозвоночных. Не жизнь, а сплошное превращение. То одна личинка, то другая, то плывешь, то ползешь, то сидишь. Да и на себя часто совсем не похож бываешь. Вот и камчатский краб. Большой краб, вкусный. Живет до 25 лет, весить может до 12–15 кг, размах ног более 1,5 м, а из яйца выходит маленькой планктонной личинкой длиной всего-то пара миллиметров, и на взрослого краба она совсем не похожа, ну ничем не похожа — особенно с первого взгляда. И пока

она превратится в маленького-маленького (все те же несколько миллиметров) краба, она трижды поменяет органы движения и двигаться будет то хвостом вперед, то головой, то вообще буквой «зю». А грести сначала хвостом, потом одними ногами, потом совсем другими, и так — пока не разучится плавать и не научится ходить на шести ногах (странно, почему шести ногах, когда отряд называется десятиногие?). Если интересно, читаем дальше и вникаем в подробности функциональной морфологии двигательного аппарата краба и изменений, которые он претерпевает в процессе онтогенеза.

Итак, из яйца выходит личинка, и зовут ее прозоэа (рисунок 2а). Странная стадия, очень короткая, всего около часа. Тонкая кутикула плотно одевает тело уже сформировавшейся личинки следующей стадии — зоэа I. Только щетинки, рострум и другие шипы тела еще не развернулись, они ввернуты внутрь тела личинки. Развернутся щетинки, распрямятся рострум, порвется тонкая оболочка — и превратится прозоэа в зоэа I. А что же прозоэа? Ведь и час надо как-то жить, а жизнь, как известно, — это движение. И прозоэа движется. Щетинок у прозоэа нет, зато есть большие полые перистые кутикулярные выросты на антеннах, антеннулах и тельсоне (рисунок 2б). Они мягкие, как и вся прочая кутикулярная оболочка прозоэа. Стенки кутикулярных выростов тонкие, как и другие части оболочки, а вторичные выросты на них полые. Для чего они нужны личинке? Они нужны для движения. Как? А вот как. На тельсоне в эти полые образования больше чем на половину длины заходят

щетинки тельсона будущей зоэа I (рисунок 2б), и это делает их достаточно упругими, чтобы ими можно было грести. Прозоэа и гребет, вернее, совершает ритмичные хлопки тельсоном за счет сокращения мышц брюшка, это похоже на то, как движутся куколки кровососущих комаров, только куколки располагаются в воде головой вверх, а личинка краба — головой вниз. Личинка тяжелее воды, и, когда она не гребет, она опускается на дно, но выросты на антеннах и антеннулах помогают замедлить скорость погружения. Но такая странная жизнь длится недолго, проходит несколько минут или часов, оболочка прозоэа лопается, выросты и щетинки выворачиваются наружу, и мы видим перед собой зоэа I. И тут оказывается, что тельсон зоэа несет хоть и жесткие, но достаточно короткие щетинки, которые имеют совершенно не приспособленное для плавания вторичное вооружение (короткие шиповидные сетулы) — этим грести нельзя. Как же она плавает и чем гребет?

Личинка поменяла органы движения, теперь у нее есть экзоподиты максиллипед (ногочелюстей) I и II, несущие мощные гребные щетинки. Личинка использует их для движения, и движется она вперед хвостом, который, по-видимому, служит рулем. Зоэа I линяет и превращается в зоэа II (см. рисунок 2в), которая, по большому счету, мало чем отличается от первой стадии. Хотя нет, то ли из-за увеличения размеров, а может быть, и по какой-то другой причине, зоэа II приобретает еще одну пару движителей — экзоподиты максиллипед III.

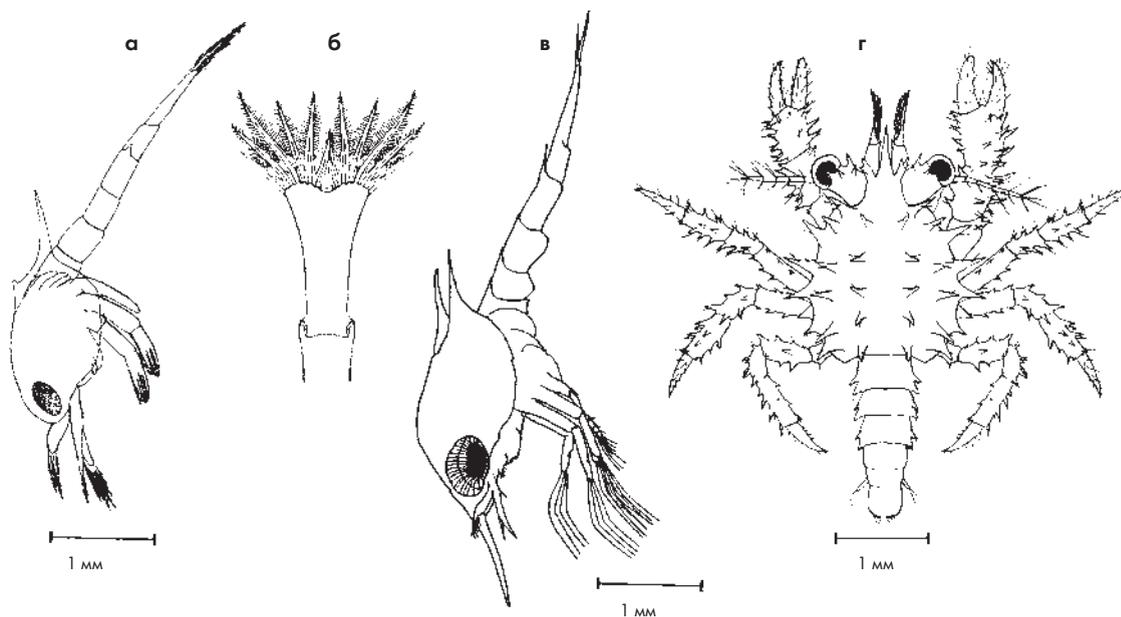


Рисунок 2. Стадии онтогенеза камчатского краба.
(а) — прозоэа; (б) — тельсон прозоэа; (в) — зоэа I; (г) — глаукотэа.

Описанный способ движения и двигательный аппарат остаются неизменными и у зоеа третьей и четвертой стадии.

Но вернемся к началу. Что это за сосисковидные выросты видны под карапаксом еще на стадии прозоа, и их размер увеличивается с каждой следующей стадией? На четвертой стадии уже совершенно отчетливо становится видно, что это постепенно формируются переоподы — грудные конечности, на которых, собственно, и перемещается взрослый краб. Зоа IV линяет на следующую стадию, называемую послеличинкой, или глаукотэ (рисунок 2г). У глаукотэ уже есть развитые переоподы, но ходит она на них с трудом, они больше приспособлены для того, чтобы цепляться за субстрат. Зато глаукотэ умеет плавать, используя для этого четыре пары брюшных конечностей — плеопод, которые на этой стадии снабжены мощными плавательными щетинками. За предыдущие стадии крабу, видимо, надоедает висеть вниз головой, и глаукотэ движется головой вверх. Переоподы глаукотэ, когда плывет, держит растопыренными, отчего напоминает брошку. Экзоподиты максиллипед на стадии глаукотэ не исчезают, но становятся относительно мельче и утрачивают свое значение в качестве движителей. Они по-прежнему используются для создания токов воды, но эти токи уже не связаны с движением. Вододвигательная функция сохраняется за экзоподитами максиллипед и у взрослых крабов. Вообще, глаукотэ — замечательная стадия, существует она около месяца и все это время не питается. Главная задача глаукотэ — это не поесть, а найти подходящий субстрат для оседания. А поесть глаукотэ не смогла бы, даже если бы захотела, поскольку ротовые конечности лишены щетинок и в значительной степени атрофированы, не способен переваривать пищу и желудок глаукотэ.

И вот подходящий субстрат найден. Глаукотэ прикрепляется к нему и даже практически утрачивает способность плавать. Проходит некоторое время — и глаукотэ линяет на первую ювенильную стадию (рисунок 3). Ювениль уже крепко стоит на шести лапах. Шести — потому что первая пара брюшных ног превращена в клешни и используется для захвата и обработки



Рисунок 3. Ювенильная особь камчатского краба.

пищи. А пятая пара находится под карапаксом в жаберной камере. Она больше всего напоминает ершик для мытья посуды и используется для очистки жабр от загрязнений. Плеоподы, служившие глаукотэ для плавания, у ювенильных особей исчезают и появляются вновь позже и только у самок, которые на них вынашивают икру, но это уже совсем другая история.

Хозяин гарема, или как любовь побеждает каннибализм

Так уж случилось, что самцы гигантской пресноводной креветки (*Macrobrachium rosenbergii*) являются хозяевами гаремов. Хорошо ли гарем или плохо, споры об этом среди людей продолжаются много столетий, и общество так и не пришло к единому мнению. Одни утверждают, что гарем — это есть очень хорошо. Особенно так любят говорить мужчины, которые больше мечтают о гареме как о чем-то абстрактном, и меньше думают о том, как его содержать. Вторые, напротив, утверждают, что у каждой женщины муж должен быть пусть плохенький, но свой. Третьи, совсем уж феминистически настроенные, вовсе считают, что семья как ячейка общества уже изжила себя. В то время, как мы дискутируем о нашем семейном укладе, для многих видов животных он уже давно и прочно сложился в том или ином виде. Так вот, у креветок хороший самец является хозяином гарема из нескольких самок. Хороший самец — это значит, что он большой, а вторая пара клешней раза в полтора длиннее тела и окрашена в темносиний цвет. Клешни самцу нужны, чтобы охранять свой гарем от других самцов, а также чтобы поддерживать порядок в своем гареме, охраняя самку во время спаривания от нападения, в том числе и других самок.

Для многих, но не для всех, декапод характерно, что оплодотворение происходит сразу после линьки самки. Гигантская пресноводная креветка — не исключение.

Тут следует сделать небольшое отступление и поговорить о таком аморальном явлении, как каннибализм. Особенно эта тема неприятна для производителей ракообразных, поскольку это явление является одной из главных причин, тормозящих интенсификацию их промышленного выращивания, а иногда и просто делает его невозможным. Дело в том, что, являясь полифагами или даже хищниками-полифагами, при содержании в условиях высоких плотностей многие представители десятиногих ракообразных начинают активно поедать своих собратьев. Особенно часто это происходит во время линьки,

когда покровы жертвы мягкие и уязвимые. В естественной среде линька также не сулит ничего хорошего, многие хищники готовы с удовольствием скушать практически беззащитное животное. Теперь вы представляете, в каком уязвимом состоянии находится самка после линьки.

Но вернемся к поведению самца, самки и других обитателей гарема. Незадолго перед репродуктивной линькой самец начинает проявлять интерес к самке, преследует ее, постоянно находится рядом, отгоняет других креветок. После линьки самец остается рядом с практически беспомощной самкой и активно ухаживает за ней, что выражается в подъеме карапакса и тела, колебании антенн, подъеме и вытягивании второй пары переопод. Часто самец как будто обнимает самку, охватывая ее своими длинными клешневыми конечностями (рисунок 4), то и дело как будто успокаивающе поглаживает антеннами, чистит верхнюю часть головогруди переоподами. Все эти действия не характерны для обычного поведения, не связанного с размножением. Единственное, на что категорически не согласен самец — это отпустить от себя самку. Обращает на себя внимание также отсутствие агрессии самца к самке, часто проявляемой в обычном поведении. Ухаживая за самкой, самец не забывает бдительно охранять ее от посягательств других самцов, но самое главное — от других самок гарема, готовых растерзать соперницу. Благодаря такой защите, так



Рисунок 4. Самец гигантской пресноводной креветки ухаживает за самкой.

необходимой после линьки, самка избегает агрессии со стороны других особей группы. Затем происходит оплодотворение. Самка находится в положении брюшной стороной вверх, самец давит сверху вниз. Гонопоры самца входят в контакт с брюшной стороной карапакса самки. Вместе с внезапными сильными колебаниями плеопод и дрожанием тела семенная жидкость в виде желатиновой массы выбрасывается в середину брюшной части головогруди самки и прикрепляется в виде сперматофоров. Через 5–10 ч после спаривания самка откладывает яйца.