

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ПОЛІСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
Факультет лісового господарства та екології
Кафедра біоресурсів, аквакультури та природничих наук

Кваліфікаційна робота
на правах рукопису

Секретарьов Євгеній Олександрович

УДК: 639.512:(477.72)

КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА
ОСОБЛИВОСТІ РАНЬОГО ОНТОГЕНЕЗУ ГІГАНТСЬКОЇ
ПРІСНОВОДНОЇ КРЕВЕТКИ *Macrobrachium rosenbergii* В ШТУЧНИХ УМОВАХ

207 Водні біоресурси та аквакультура
(шифр і назва спеціальності)

Подається на здобуття освітнього ступеня магістр
кваліфікаційна робота містить результати власних досліджень. Використання
ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

Є.О. Секретарьов
(підпис, ініціали та прізвище здобувача вищої освіти)

Керівник роботи
Іщук Оксана Василівна
доцент, к.с.-г.н.

Житомир - 2023

АННОТАЦІЯ

Секретарьов Є.О. Особливості раннього онтогенезу гігантської прісноводної креветки *Macrobrachium rosenbergii* в штучних умовах. – Кваліфікаційна робота на правах рукопису.

Кваліфікаційна робота на здобуття освітнього ступеня магістра за спеціальністю 207 – водні біоресурси та аквакультура. – Поліський національний університет, Житомир, 2023.

Зміст анотації: Кваліфікаційна робота містить 37 сторінок. Список використаних джерел налічує 21 позицію.

Об'єктом дослідження є онтогенез гігантської прісноводної креветки.

Мета дослідження полягала у вивченні особливостей розвитку личинок гігантської прісноводної креветки в умовах аквакультури.

В Розділі 1 наведено аналітичний огляд літератури за темою кваліфікаційної роботи; в Розділі 2 – програма, методика та умови проведення дослідження; в Розділі 3 – представлені результати експериментальних досліджень.

Ключові слова: гігантська прісноводна креветка *Macrobrachium rosenbergii*, личинка зоеа, онтогенез, морфологічні показники, аномалії розвитку.

ABSTRACT

Secretaryov E.O. Peculiarities of the early ontogenesis of the giant freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii* in artificial conditions. - Qualification work on manuscript rights.

Qualification work for obtaining a master's degree in specialty 207 - water bioresources and aquaculture. – Polissia National University, Zhytomyr, 2023.

Content of the abstract: The qualification paper contains 37 pages. The list of used sources includes 21 items.

The object of the study is the ontogeny of the giant freshwater shrimp.

The purpose of the study was to study the features of the development of giant freshwater shrimp larvae in aquaculture conditions.

Section 1 provides an analytical review of the literature on the topic of qualification work; in Section 2 – the program, methodology and conditions of the research; Section 3 presents the results of experimental studies.

Key words: giant freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii*, zoea larva, ontogenesis, morphological indicators, developmental anomalies.

ЗМІСТ

ВСТУП	5
РОЗДІЛ І. ПРОБЛЕМИ ШТУЧНОГО ВІДТВОРЕННЯ ГІГАНТСЬКОЇ ПРІСНОВОДНОЇ КРЕВЕТКИ (аналітичний огляд літератури).....	9
Розділ ІІ. ПРОГРАМА, МЕТОДИКА ТА УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	15
2.1. Програма досліджень.....	15
2.2. Методика проведення досліджень.....	15
2.3. Умови проведення дослідження.....	17
Розділ ІІІ. ОСОБЛИВОСТІ РАНЬОГО ОНТОГЕНЕЗУ ГІГАНТСЬКОЇ ПРІСНОВОДНОЇ КРЕВЕТКИ В ШТУЧНИХ УМОВАХ	18
3.1. Умови вирощування гігантської прісноводної креветки <i>Macrobrachium rosenbergii</i> в умовах культивування.....	18
3.2. Ріст і розвиток личинок гігантської прісноводної креветки в оптимальних умовах середовища.....	20
3.3. Органо- і гістогенез гігантської прісноводної креветки в оптимальних умовах.....	22
3.4 Характеристика аномалій розвитку гігантських прісноводних креветок під впливом несприятливих абіотичних факторів.....	30
ВИСНОВКИ.....	34
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ІНФОРМАЦІЙНИХ ДЖЕРЕЛ.....	36

ВСТУП

Актуальність теми дослідження. Останнім часом промисел риб і водних безхребетних має стійку тенденцію до зниження уловів в результаті скорочення запасів із-за перевилу і погіршення екологічної ситуації. У той же час попит на морепродукти зростає, оскільки вони є важливим джерелом білку і мають цінні харчові якості [1, 3, 18].

Сьогодні в аквакультурі Житомирської області вносяться нові об'єкти, у тому числі гігантська прісноводна креветка *Macrobrachium rosenbergii*. Умови, в яких вона вирощується значно відрізняються від природних. Попередньо були виконані певні комплексні роботи щодо впровадження даного виду, розроблені технології розведення і вирощування, залишилося багато невирішених питань, зокрема ранній онтогенез креветки [2, 3].

Масове культивування креветки стримується недостатнім вивченням ембріонального і раннього постембріонального циклів розвитку креветок, що й визначає актуальність дослідження.

Залишається необхідність значного збільшення фактичних знань в області цитології і гістології безхребетних в умовах їх природного середовища існування та в умовах культивування. Внесенню нових об'єктів в аквакультуру (креветки, равлики, мідії) перешкоджає дефіцит знань про адаптацію тварин до нових умов існування. Морфологічна будова ракоподібних описана в роботах багатьох дослідників. Ці дослідження внесли значний вклад у вивчення морфогенезу ракоподібних і розширили можливості подальшого, більш повного вивчення гідробіонтів [19].

Необхідно відмітити, що гістологія нижчих хребетних і безхребетних розробляється меншою мірою, і узагальнюючі праці щодо цих розділів гістології мало вивчені. В доступній літературі містяться лише свідчення про гістологічну будову різних тканин, органів і систем ракоподібних.

Ретельно описана ембріологія вищих і нижчих ракоподібних, проте більшість досліджень торкаються лише ембріонального розвитку. Більшість вчених вивчають окремі системи органів і тканин дорослих особин [8, 11].

Менше вивчені питання органо- та гістогенезу креветки в період постембріонального розвитку, від стадії вилуплення до стадії дорослої особини. В цілому опубліковані дані присвячуються питанням морфології та фізіології окремих органів або систем, дослідники приділяють увагу окремим періодам розвитку особин.

На сьогоднішній день більше практичне значення набуло вивчення питань, які стосуються дослідження раннього онтогенезу гідробіонтів в природних і штучних умовах, що пояснюється низькою стійкістю організму в цей період [13, 18, 21].

Об'єкт дослідження – онтогенез гігантської прісноводної креветки.

Предмет дослідження – гігантська прісноводна креветка – личинки та дорослі особини.

Метою дослідження було вивчення особливостей розвитку личинок гігантської прісноводної креветки в умовах аквакультури.

Для досягнення мети були поставлені наступні **завдання**:

1. Аналіз впливу на ранній постембріональний розвиток креветок абіотичних факторів середовища.
2. Оцінка динаміки росту і розвитку личинок гігантської креветки *Macrobrachium rosenbergii* в штучних умовах.
3. Вивчення процесів гісто- і органогенезу гігантської прісноводної креветки в ранньому онтогенезі.
4. Виявлення критичних стадій в розвитку кожної системи органів креветки.
5. Вивчення аномалій розвитку личинок гігантської креветки, які виникають під впливом абіотичних факторів.

Наукова новизна. Полягає в тому, що подібних комплексних досліджень раннього онтогенезу гігантської прісноводної креветки *Macrobrachium rosenbergii* не проводилося. Вперше описано гісто- і органогенез гігантської прісноводної креветки від стадії вилуплення до стадії дорослої особини. В роботі проаналізована порівняльна динаміка розвитку личинок, які нормально розвиваються і личинок, які мали відхилення у розвитку. Були виявлені ключові стадії в розвитку внутрішніх органів гігантської креветки, на яких відбуваються основні органогенетичні трансформації. Були виявлені залозисті клітини в зябрах дорослих креветок.

Практичне значення роботи. Встановлені оптимальні умови культивування креветок на ранніх стадіях розвитку, дозволяють попереджувати аномалії, пов'язані з несприятливими абіотичними факторами. Виявлені ключові стадії розвитку личинок креветок, дозволяють оптимізувати умови утримання в цей період часу, коли організм найбільш вразливий до факторів середовища. Систематизація основних форм патології личинок за часом і ступенем важкості, дозволяє прогнозувати можливі випадки масової загибелі личинок креветок і попереджувати виникнення хвороб. Матеріали дослідження використовуються при викладанні курсів «Зоологія», «Гістологія та ембріологія гідробіонтів», «Марикультура».

Положення, які виносяться на захист:

1. Встановлено, що на ріст і розвиток личинок гігантської прісноводної креветки найбільший вплив мають такі фактори середовища як температурний режим, солоність води, кількісний вміст амонійного азоту, нітритів та нітратів.

2. Відмічений гетерохронний розвиток систем органів на ранніх стадіях розвитку: інтенсивно розвивається нервова система, травна і опорно-рухова. Більш повільно розвивалася серцево-судинна система, дихальна, пізніше всіх розвивається статевая система.

3. Відмічено, що популяція личинок креветки є гетерогенною, про що свідчать показники динаміки росту і маси, часу настання стадії розвитку личинок, поява різноманітних каліцтв.

4. Найбільш поширеними аномаліями були: порушення цілісності судин, з послідувачим крововиливом, процеси порушення линяння. Поява аномалій розвитку пов'язана з впливом несприятливих абіотичних факторів, які лімітують ріст і нормальний розвиток личинок.

Публікації:

1. Секретарьов Є.О. Проблеми штучного відтворення гігантської креветки (тези).

2. Секретарьов Є.О., Бондар О.А. Особливості онтогенезу гігантської прісноводної креветки (тези).

3. Секретарьов Є.О., Шатковський О.В. Аномалії розвитку гігантських прісноводних креветок під впливом несприятливих абіотичних факторів (тези)

Об'єм і структура кваліфікаційної роботи. Кваліфікаційна робота складається зі вступу, огляду літератури, програми, методики та умов проведення досліджень, результатів експериментальних досліджень. Кваліфікаційна робота викладена на 37 сторінках, містить 6 таблиць і 1 рисунок. Список використаної літератури включає 21 джерело.

РОЗДІЛ 1
ПРОБЛЕМИ ШТУЧНОГО ВІДТВОРЕННЯ ГІГАНТСЬКОЇ
ПРІСНОВОДНОЇ КРЕВЕТКИ
(аналітичний огляд літератури)

Більшість форм стикаються з безліччю проблем, які різною мірою відображаються на врожайності гігантської креветки. Важливу роль в цьому відіграють специфічні захворювання даної креветки, які призводять до зменшення росту виробництва і, як результат, до величезних економічних втрат [3].

Креветки піддаються різноманітним хворобам вірусної, бактеріальної, грибової природи. Вони вражаються мікроспоридіями, нематодами, трематодами, цестодами, деякими видами інфузорій і ракоподібних. Не дотримання біотехнологічних норм при штучному вирощуванні креветок створюють додаткові передумови для виникнення і розвитку різних інфекційних і паразитарних хвороб.

Більшість із важких хвороб, викликані організмами, які є частиною нормальної мікрофлори і фауни десятиногих ракоподібних, тобто є, по суті, умовно-патогенними і викликають хвороби лише в умовах, що провокують їх патогенність [1-4, 7, 12, 20].

Серед бактерій як патогенну форму особливо виділяють *Leucothrix mucor*. Нитчаста бактерія *L. mucor* поширена в морському середовищі. В природних умовах на кутикулярних покривах ракоподібних *L. mucor* оселяється разом з іншими водоростями і бактеріями [13, 21].

L. mucor за декілька тижнів здатна розмножуватися у великій кількості, вражаючи переподи, антени і зябра креветок. В умовах інтенсивного вирощування, в першу чергу, личинок і молоді, враження зябрового апарату може викликати загибель креветок в результаті порушення газообміну і гіпоксії. Хворобі піддаються не лише дорослі особини і личинки (так, із-за великої кількості ниток *L. mucor* порушуються сенсорні і зорові властивості личинок), а й ікра (вповільнюються обмінні процеси через оболонку ікри) [7, 8, 11, 17].

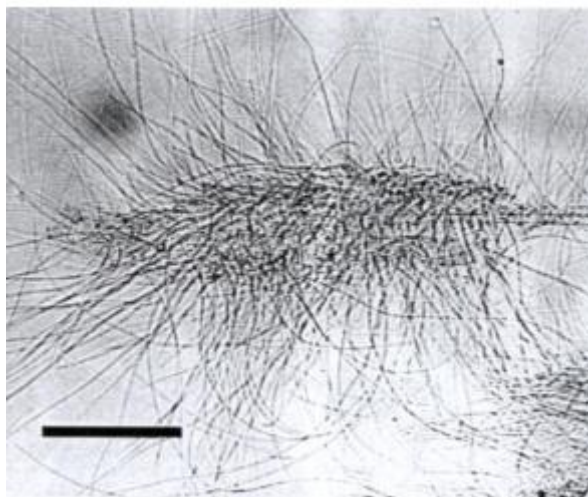


Рис. 1.1. Дистальна частина екзоподу пізньої стадії личинки гігантської креветки з важким враженням нитчастими бактеріями

Серед епібіонтів у гігантської креветки зустрічаються водорості *Lyngbya sp.*, гриби *Aphanomyces sp.*, *Achyla sp.*, інфузорії *Epistylis sp.*, *Zoothamnium sp.*, *Vorticella sp.*, *Acineta sp.*, *Ephelota sp.*, *Tokophrya sp.* та інші.

За низької чисельності організмів ефект негативного впливу мінімальний або відсутній взагалі. Епібіонти не порушують цілісність кутикули, прикріплюються лише до поверхні, не викликаючи запальної реакції господаря. Проте високий вміст їжі сприяє швидкому розмноженню вказаних організмів, провокуючи епізоотії. Особливо сприйнятливі до спалахів обростання личинкові стадії. При високій інтенсивності більшого значення має локалізація епібіонту. Обростання знижують процес газообміну в зябрах, послаблюється зір, створюють перепони під час плавання, харчування і проблеми під час линяння [1, 2, 3, 16, 18].

Найбільш поширеним захворюванням, яке характерне для багатьох видів як прісноводних, так і морських ракоподібних, є хвороба «чорні плями». Вона може бути бактеріальної, грибкової або змішаної етіології і до неї сприйнятливі всі стадії розвитку гігантської креветки [2].

Характерний зовнішній вигляд хвороби – різноманітні за величиною і локалізацією плями (від коричневого до чорних) на тілі креветок – наслідок впливу деяких бактерій. За даними зарубіжних дослідників, бактеріальна флора, виділена із некрозів на тілі креветок, вражених захворюванням «чорні плями», представлена

такими видами, як *Aeromonas hydrophila*, *A. caviae*, *A. sorbia*, *Edwardsiella tarda* і *Pseudomonas fluorescens* [3, 11, 12].

При дослідженні заражених особин гігантської креветки в аквакультури Тайваню були виділені грампозитивні бактерії: *Enterococcus sp.*, а також *Staphylococcus aureus*, *A. hydrophila*, *A. veronii*, *A. sorbia* та *Clostridium perfringens*, *C. botulinum*. На фермах Індії при вивченні хворих креветок було виділено ряд патогенів: *S. aureus*, *Salmonella typhi*, *S. paratyphi*, *Klebsiella oxytoca*, *P. aeruginosa*, *Escherichia coli*, *Proteus mirabilis*, *Lactobacillus vulgaris*, *Vibrio cholerae*, *V. vulnificus*, *V. harveyi*, *V. Alginolyticus* і *K. pneumonia*, а також виявлено *Staphylococcus sp.*, *Escherichia coli* і *Proteus sp.* деякі із виділених бактерій є звичайними мешканцями води і лише утилізували деякі некротичні продукти попередніх пошкоджень кутикули. Факти виявлення бактерій останньої групи – результат забруднення навколишнього середовища і відсутність санітарного контролю на фермах. Різного роду каліцтва і смертність креветок залежать від місця і ступеня охоплення некрозом поверхні тіла [12, 14, 17].

Некротичні ділянки, які утворюються при хворобі «чорні плями» на тілі креветок, можуть бути провідниками вторинної бактеріальної інфекції. Результатом такого змішаного враження може стати летальна септицемія. Окрім того, проникнення інфекції в глибокі шари тканин викликають загибель креветок в період линяння. Це пов'язано з тим, що в результаті запальної реакції на карапаксі, креветка не може нормально полиняти. Залучення грибів *Fusarium sp* в процесі пошкодження кутикули призводить до летальних випадків особин. Креветок з такою інфекцією в процесі культивування вибраковуюють і знищують [2].

Бактеріальна септицемія або бактеріальний грамнегативний сепсис викликається зазвичай проникненням грам негативних бактерій у внутрішні тканини креветок. Зараження відбувається через кишечник або під час линяння. Серед бактерій, які викликають дане враження, відмічений вид *V. parahaemolyticus*, який є небезпечним для людини. Зараження може відбутися при контакті людини з хворими креветками і при споживанні неякісної продукції. В основному бактеріальну септицемію креветок відмічають в теплі сезони при поганій якості води.

При культивуванні гігантської креветки в умовах розплідника важливе значення має мікробіологічні показники середовища вирощування. Наприклад, рівень загального мікробного числа в гемолімфі креветок напряму залежить від бактеріального забруднення води в ємностях для їх утримання. Вміст дорослих креветок у воді із загальним мікробним числом (ЗМЧ) – 106 кл./мл викликає бактерімію з появою в гемолімфі ЗМЧ від 10 до 103 кл./мл [5, 9, 11].

Аналіз мікрофлори креветок, які культивуються в штаті Алабама, показав присутність бактерій в гемолімфі у всіх особин, які мають ті або інші травми. Так, підвищення ЗМЧ в гемолімфі ювенільних особин до 107 кл./мл, викликає їх загибель вже через 4 години після зараження [1].

Мікробіологічні дослідження вирощуваних в Китаї гігантських креветок показали значну зараженість їх кишковою паличкою *Escherichia coli*. Ззовні креветки виглядали здоровими, проте гістологічні дослідження показали масове проникнення бактерій вглиб кутикули [21].

Відомі знахідки кислотостійких мікобактерій у цього виду креветок, які культивуються у розплідниках Австралії. Мікобактеріальні гранули містилися у серці, зябрах, м'язах і антенальних гландах. Некротичні центри містили багаточисельні грампозитивні бактерії *Mycobacterium granulomas*. Відомо, серед мікобактерій є збудники туберкульозу, прокази, дифтерії і дерматиту, які патогенними для людини. Наявність бактерій, які виявлені у культивованих креветок свідчать про значне забруднення навколишнього середовища і низький санітарний стан ферм [4, 8, 11].

Грибкова інфекція, наносить величезну шкоду морським креветочним господарствам, в культурі прісноводної креветки трапляються зрідка. У постличинок відмічені патогени *Lagenidium sp.*, *Fusarium sp.* і *Saprolegnia sp.*

Спалахи інфекції виникають спорадично і можуть змінюватися з року в рік. Фактори, які сприяють спалахам інфекції в системах вирощування вивчені не достатньо. Можливо, вони є наслідком наявності великої кількості спор в джерелі води. Із ємкостей, в яких знаходяться креветки, своєчасно мають бути видалені всі

можливі джерела зараження: вражені яйця, фрагменти хітину, фекальні маси, рештки корму [2, 20].

Джерелом інфекції можуть бути і живий корм – яйця *Artemia salina*, яку використовують як живий корм для личинок гігантської креветки, за даними багатьох авторів, може бути носієм патогенних бактерій, особливо *Vibrio spp.* (зокрема, *V. harveyi*, *V. valginolyticus*, *V. anguillarum* і *V. Vulnificus*) і *Pseudomonas sp.*, а також *Metschnikowia bicuspidata*. Як відомо, *V. hrveyi* є причиною бактеріального некрозу у личинок, який призводить до високої смертності, в деяких випадках смертність може сягати 100%. Окрім бактерій роду *Vibrio*, захворювання креветок можуть викликати грампозитивні бактерії родів *Streptococcus* (*Streptococcus thermophilus*) і *Lactobacillus* (*L. bulgaricus*, *L. acidophilus*, *L. sporogenes*, *L. casei*, *L. plantarum*).

Найбільш частим захворюванням личинок, з якими зіштовхуються ферми по їх вирощуванню, є хвороба середнього циклу (IV – IX стадії). Симптоми виявляються в першу чергу у різкому зниженні поглинання креветками їжі. Хвороба протікає в гострій формі і викликає високу смертність личинок на ранніх стадіях розвитку (впродовж 4-6 днів відмічають масову загибель личинок до 70% від загальної кількості). Причина захворювання не встановлена, ймовірно, це бактеріальна інфекція, оскільки у вражених личинок дуже часто виділяють бактерії *Enterobacter aerogenes* [6, 12, 18].

В літературі є багато даних щодо того, що мікрофлора гігантської креветки напряму залежить від мікробного угруповання середовища існування. Так, наприклад, із креветок, вирощених в ставках, що розташовані поблизу ферм, де як добриво, використовується гній, досить часто виділяють бактерії групи кишечних паличок, а також таких патогенів, як *Salmonella* і *V. cholerae*.

Санітарно-мікробіологічний контроль креветки потрібний не лише під час її вирощування, а й під час збору врожаю і його зберігання. Проводилися дослідження щодо оцінки безпеки гігантської креветки, як харчового продукту, при яких оцінювалися мікробіологічні характеристики креветок під час її зберігання при різних діапазонах температур. Первинне бактеріальне обсіменіння креветок склало 104 КУО/г, при зберіганні при кімнатній температурі ($28\pm 2^{\circ}\text{C}$) креветка ззовні була

придатною до споживання лише впродовж 8 годин, а бактеріальне обсіменіння не перевищувало 106 КУО/г. Креветка, яку зберігали в морозильній камері при температурі від -10 до -15⁰С, була придатною до споживання навіть після 30 діб зберігання, при цьому бактеріальне обсіменіння коливалося в діапазоні від 103 до 104 КУО/г [21].

Аналіз літературних даних дозволив виявити наступні умови профілактики захворювань [1-3, 17-20]:

1. Здійснення постійного контролю якості води (низький рівень бактеріального забруднення досягається шляхом дезінфекції і фільтрації).
2. Дотримання гідрологічного, гідрохімічного і термального режимів.
3. Дотримання біотехнології вирощування (оптимальна щільність посадки, збалансовані корми).
4. Чітке дотримання санітарних норм.

РОЗДІЛ 2

ПРОГРАМА, МЕТОДИКА ТА УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Програма дослідження

Програма дослідження полягала у вирішенні таких питань:

1. Проведення аналітичного огляду інформаційних джерел за темою кваліфікаційної роботи.
2. Вивчення та вибір методики дослідження.
3. Аналіз впливу на ранній постембріональний розвиток креветок абіотичних факторів середовища.
4. 2. Оцінка динаміки росту і розвитку личинок гігантської креветки *Macrobrachium rosenbergii* в штучних умовах.
5. Вивчення процесів гісто- і органогенезу гігантської прісноводної креветки в ранньому онтогенезі.
6. Виявлення критичних стадій в розвитку кожної системи органів креветки.
7. Вивчення аномалій розвитку личинок гігантської креветки, які виникають під впливом абіотичних факторів.

2.2. Методика дослідження

Робота виконана в Поліському національному університеті на кафедрі біоресурсів, аквакультури та природничих наук в 2022-2023 рр. Збір матеріалу проводили в акваріальній лабораторії.

Об'єктом дослідження були личинки гігантської прісноводної креветки *Macrobrachium rosenbergii* на I-XII стадіях розвитку, а також дорослі статевозрілі особини даного виду. Вибір личинкового періоду (I-XII стадії розвитку) ґрунтувався на тому, що саме в цей період відбувається диференціація всіх основних параметрів тіла.

Личинки креветок утримувалися в басейнах із замкненою системою водопостачання. Вода добре аерувалася, щодня визначалися гідрохімічні показники.

При виконанні роботи був застосований комплекс методів дослідження: гідрохімічні, морфометричні, гістологічні, статистичні, експериментальні.

Морфометричні методи. Відбиралися личинки гігантської прісноводної креветки *Macrobrachium rosenbergii* на кожній із 12 стадій розвитку та фіксувалися в краплині канадського бальзаму на предметному скельці. За допомогою окуляр-мікрометра на світловому мікроскопі визначалися основні лінійні показники личинок креветки (загальна довжина, довжина цефалоторакса з боку спини, довжина тельсона, довжина роструму зі сторони спини, довжина другого сегменту переоподів, діаметр ока і довжина уроподів), які виражалися з точністю до 0,5 мм.

Вимірювання маси тіла личинок гігантської прісноводної креветки проводилися за допомогою електронних ваг, в залежності від стадії розвитку.

Патологоанатомічні методи дослідження гігантської прісноводної креветки. Була використана методика розтину річкового рака, модифікована для гігантської креветки.

Гістологічні дослідження. Морфологія органів і тканин вивчалася з використанням загальноприйнятих гістологічних методів. Цілі личинки і тканини дорослих особин *Macrobrachium rosenbergii* фіксувалися в розчині Буена або 12% нейтральному формаліні. Здійснювалося проведення через спирти зростаючої міцності, заливка в парафін-целоїдинові блоки.

Аналіз і фотографування мікропрепаратів здійснювалися на мікроскопі «Olympus BH-2».

Гідрохімічні показники. За допомогою експрес-методу визначалися концентрації амонійного азоту, нітритів і нітратів.

Експериментальні роботи були проведені в акваріальних умовах. Вивчався вплив різних факторів навколишнього середовища на життєдіяльність креветки. Біоматеріал для аналізу під час експериментів відбирався через 1-3 години. Було поставлено 6 дослідів тривалістю 5 діб. Весь дослідний матеріал порівнювали з контролем.

Статистичні методи. Всі цифрові дані піддавалися статистичному аналізу. Отримані результати оброблялися з використанням інтегральних пакетів статистичної обробки інформації STAGR APHICS for Windows V 5.0.

2.3. Умови проведення дослідження

УЗВ може встановлюватися в будь-якому опалювальному приміщенні площею від 150 м². Дана система надає можливість вирощувати рибу, річкових раків, креветок цілий рік навіть там, де через погодні умови це неможливо. За допомогою УЗВ можна отримувати до 300 кг креветок за 180 днів. Для порівняння - стільки ж збирають у природних умовах з 1 га ставків [6].

Гігантська прісноводна креветка (*Macrobrachium rosenbergii*) мешкає в Південно-Східній Азії. В природі досягає маси до 250 г та довжини 32 см. Тривалість життя креветки до 4-х років. Характеризується підвищеною плодючістю - до 200 000 ікринок. Живе в прісній воді, проте для розвитку личинок їй необхідна морська вода. Сприятлива температура для життєдіяльності становить +22...+32⁰С. Гігантська креветка має дуже високі темпи росту. За 6 місяців креветка набирає в масі не менше 40 – 60 г. Окремі екземпляри можуть мати масу до 100 г. М'ясо гігантської креветки вважається дорого вартісним делікатесом та має чудові смакові якості [14, 19].

Вирощуванням гігантської прісноводної креветки в нашій країні тривалий час майже ніхто не займався. У супермаркетах гігантська креветка коштує від 25 доларів за кілограм. Оптом здається за ціною від 18 доларів. Фактично, якщо за рік виростити і реалізувати хоча б 5000 кг креветки, можна отримати оборот у 90000 доларів.

Функціонально акваферма має складатися з двох блоків: інкубатора та основного виробництва. Для початку необхідно побудувати систему з 16 модулів (міні-басейнів), яка дасть змогу отримати першу партію креветок уже через 180 днів. Другу партію і наступні можна буде знімати кожні 45 днів [12, 17, 19].

РОЗДІЛ 3

ОСОБЛИВОСТІ РАНЬОГО ОНТОГЕНЕЗУ ГІГАНТСЬКОЇ ПРІСНОВОДНОЇ КРЕВЕТКИ В ШТУЧНИХ УМОВАХ

3.1. Умови вирощування гігантської прісноводної креветки *Macrobrachium rosenbergii* в умовах культивування

Температура є основним лімітуючим фактором для росту і розвитку креветок [16]. Для дорослих статевозрілих особин найбільш сприятливою температурою є $+25,5...+27^{\circ}\text{C}$, при якій відмічається максимальна рухова і харчова активність. Температура нижче $+22^{\circ}\text{C}$ викликає пригнічений стан: відмічається мала рухливість креветок, вони практично припиняють харчування, збільшуються випадки канібалізму, порушується процес линяння.

Оптимальною температурою для вирощування личинок *M. rosenbergii* в штучних умовах є $+28...+30^{\circ}\text{C}$. Температура нижче $+27^{\circ}\text{C}$ збільшувала тривалість кожної стадії розвитку на 2-4 доби приблизно у 70% особин, і в цілому період від викльовування до завершення метаморфозу збільшувався на 8-10 діб. Окрім того, при температурі нижче $+27^{\circ}\text{C}$ підвищувалася ймовірність появи хвороб у личинок (приблизно у 25-30% личинок). В окремих випадках спостерігалася загибель на 2-3 добу в 70% особин.

Підвищення температури до $+33...+35^{\circ}\text{C}$ діє летально на личинку у віці двох, трьох і чотирьох діб (стадії зоеа I-II), коли вже у першу добу після підвищення температури відмічалася загибель у 60-65% особин. У личинок, які вижили спостерігалася затримка метаморфозу на 2-4 дні.

Зведені дані щодо оптимальних умов утримання гігантських прісноводних креветок представлені в таблиці 3.1.

Показники якості води при вирощуванні креветок

Показники	Оптимальні та лімітуючі значення показників при вирощуванні креветок	Наслідки впливу факторів середовища на організм
Температура басейнів, °С	Норма +25,5...+27 ⁰ С. Допустимі значення - +22...+25 ⁰ С і до +27,5...+29 ⁰ С	Викликає загибель, різноманітні аномалії в розвитку, пасивність поведінки і пригніченість харчування, зростають випадки канібалізму
Температура для личинок, °С	Норма +28...+30 ⁰ С Допустимі значення – не нижче +26...+26,5 ⁰ С, не вище +32 ⁰ С	Викликає загибель, різноманітні аномалії в розвитку, пасивність поведінки і пригніченість харчування, зростають випадки канібалізму
Солоність для личинки, %	Норма 12-14% Допустимі значення – не нижче 8%, не вище 14%	Викликає загибель
Концентрація кисню, мг/л	Норма 7,0-7,5 мг/л Допустимі значення – не нижче 6,0, не вище 8,0	Викликає кисневе голодування, яке призводить до загибелі, підвищена кількість викликає пухирчасту хворобу
Амонійний азот, мг/л	Норма 0,1-0,2 Допустимі значення – не вище 1-1,5	Викликає отруєння, загибель
Нітрити, мг/л	Норма 0,1-0,2 Допустимі значення – не вище 0,2-0,5	Викликає отруєння, загибель
Нітрати, мг/л	Норма 50 мг/л Допустимі значення не більше 70	Викликає отруєння

З гідрохімічних показників найбільший вплив на життєдіяльність креветок має амонійний азот, нітрити і нітрати [3, 6, 9]. Оптимальний вміст аміачного азоту є 0,1 – 0,2 мг/л. концентрація понад 1,5 мг/л є летальною для 35-40% особин впродовж її дії 10 діб і більше.

Оптимальний вміст нітритів становить 0,1 – 0,2 мг/л, а нітратів – 50 мг/л. при вмісті нітратів 100 мг/л і вище відмічається загибель 40-50% личинок впродовж 1-2 діб.

Таким чином, дослідження виявили оптимальні умови вирощування, за яких личинки креветки здатні жити і рости до кінця метаморфозу [2, 4].

3.2. Ріст і розвиток личинок гігантської прісноводної креветки в оптимальних умовах середовища

Для личинки каридних креветок характерні багаторазові линяння, які викликають значні анатомічні і морфологічні зміни різних додатків тіла. В дослідженні розвитку личинок креветки були поєднані дві основні класифікації. Дванадцять стадій розвитку личинок гігантської прісноводної креветки, були розділені на три форми за анатомічними ознаками: зоеа, мізис і декаподитна [2, 14].

Виявлено, що найбільш характерні анатомічні зміни відбуваються з цефалотораксом, абдоменом і кінцівками личинок. Наприклад, до VI стадії розвитку довжина цефалоторакса була меншою від довжини черевця в 1,5-2 рази. Надалі відбувається збільшення черевної частини, що пов'язано із появою на VI стадії розвитку черевних ніжок, тобто ускладненням поведінки тварини, зміною характеру його руху, переходом до планктонного способу життя, і до XI стадії черевце стає довшим від цефалоторакса у 2 рази [17].

На стадії зоеа (I стадія розвитку) личинки гігантської прісноводної креветки мали довжину $180,2 \pm 24$ мкм, масу тіла $0,14 \pm 0,04$ мг. Очі діаметром $30 \pm 4,2$ мкм були зрощені з карапаксом, очні стебельці відсутні. Черевце (абдомен) довжиною $90,4 \pm 14$ мкм було стиснуте з боків і в 2 рази тонше від цефалоторакса.

Грудні кінцівки личинок на цій стадії відрізняються примітивністю, вони двогіллясті, короткі і товсті (їх довжина становила $4,4 \pm 1,0$ мкм). Черевні ніжки відсутні. Середня довжина першої пари ходильних ніг (періоподи I) становила $47,6 \pm 10$ мкм, інші кінцівки мали розміри 30 ± 4 мкм. Тельсон лопатеподібний, не розчленований і мав вигляд пластинки, на кінці якої були дрібні щетинки. На цій стадії личинка мала повний набір сегментів (стерніти і тергити), розвинуті головні кінцівки.

У личинок на стадії зоеа II абсолютний приріст довжини тіла склав 19,6 мкм (200 ± 21 мкм). Приріст по масі тіла був 60 ± 1 мг. Відмічалось розчленування хвостової пластинки, утвореними паралельними борознами.

На стадії зоеа III середня довжина тіла була 270 ± 29 мкм, абсолютний приріст довжини тіла становив 70 мкм. Інтенсивний приріст довжини пов'язаний з процесом розвитку травного тракту, саме на цій стадії спостерігається диференціювання кишечника на передній, середній і задній відділи. На цій стадії з'являється сегментоване хвостове віяло, яке складалось з уропод і тельсона. Відбувалося чітке розділення уропод на чотири короткі пластинки і одну цільну, велику (верхні пелюстки уропод ще не відділилися від нижніх). Очі розташовувалися на більш видовженому стебельці (стебельце витягнулося до $2,0 \pm 0,1$ мкм).

На стадії зоеа V відбувалося подовження усіх уропод (до $74 \pm 14,6$ мкм) і, як наслідок, розширення плавальної пластинки, тельсон звужений до заднього краю.

На стадії зоеа VI приріст довжини тіла склав 37 мкм, приріст маси тіла – 0,5 мг. На цій стадії відмічалась практично рівна довжина цефалоторакса і абдомена, відмічалось збільшення довжини роstrumu (90 ± 22 мкм). Ходильні ноги (періоподи) втратили екзоподити і стали одногіллястими. На VI стадії розвитку I пара переопод вже складається із 7 члеників. Довжина їх була наступною: коксу 3 ± 1 мкм, базису – $8,6 \pm 1,1$ мкм, ісхіуму - $10 \pm 0,8$ мкм, меруса – $12,4 \pm 0,5$ мкм, карпусу 13 ± 1 мкм, проподуса 8,6 і дактилус - 10 ± 1 мкм.

На стадії зоеа VII приріст довжини тіла склав 100 мкм, приріст маси тіла був 0,6 мг. Відмічалось збільшення довжини пластинок хвостового віяла (до 111 ± 19 мкм), що пов'язано з ускладненням руху личинки із-за розвитку черевних ніжок – плеопод. Наслідком розвитку плеопод було збільшення розмірів абдомену у порівнянні з цефалотораксом.

Ще через декілька линьок мізидна форма (відповідає стадії зоеа VI-VII) замінюється ювенільною формою – декаподитною (відповідає стадії зоеа VIII-XII стадії).

На VIII стадії розвитку черевні ніжки були двогіллястими: перший сегмент мав ширину $0,4 \pm 0,01$ мкм, довжину $2,0 \pm 0,4$ мкм, другий сегмент мав довжину $4,4 \pm 0,2$ мкм, ширину $0,4 \pm 0,01$ мкм.

На IX стадії розвитку довжина тіла становила $558,6 \pm 34$ мкм і абсолютний приріст дорівнював 33 мкм, при масі тіла $4,7 \pm 1$ мг. Очне стебельце мало довжину $4,4 \pm 0,4$ мкм. Сегменти черевних ніжок збільшувалися: перший сегмент мав довжину $6 \pm 0,7$ мкм, другий сегмент $8,4 \pm 1,2$ мкм. Рострум поступово витягувався (до $225,1 \pm 71,3$ мкм) і до XII стадії становив близько 30% від довжини тіла, на ньому відмічалось 10-14 зубців. Діаметр ока відносно до довжини тіла закономірно зменшувався (до XII стадії це відношення становило $9 \pm 1\%$), воно стає схожим на око дорослих особин. У дорослої креветки відмічається негативний фототаксис, у личинок фототаксис позитивний.

Таким чином, основні морфологічні зміни відмічаються у личинок стадії зоеа I, зоеа VI, зоеа XI. Відмічаються зміни цефалоторакса, абдомена, очей, грудних і черевних ніжок.

3.3. Органо- і гістогенез гігантської прісноводної креветки в оптимальних умовах

В процесі розвитку личинок від стадії вилуплення до дефінітивного організму відмічається формування і ускладнення всіх систем органів [16, 17, 21].

Нервова система розвивається найпершою, і в процесі розвитку трансформується. Після переміщення гангліїв головного мозку у верхню частину цефалоторакса відмічається збільшення площі головного мозку і зорових частин (від $1,3 \pm 0,2$ мкм до 17 ± 1 мкм).

Формування нервових гангліїв розпочинається з виділення із складу ектодерми спеціальних клітин – нейробластів. Окрім нейробластів, визначаються більш дрібні материнські гангліонарні клітини, які декілька разів діляться, дочірні клітини, які при цьому утворюються називаються нейронами. Нейробласти формують нейрони лише у дорослих креветок, у той час як у личинок відмічається лише їх міграція по черевному нервовому ланцюжку [3].

Кожен ганглії ЦНС креветок відділений від гемолімфи клітинами периневральної глії, які оточені сполучнотканинною капсулою. За своєю організацією ганглії нервової системи гігантської прісноводної креветки характеризуються периферійним розташуванням тіл нервових клітин – перикаріонів – і центральним положенням їх відростків. Перикаріони мають різну форму: у дорослої особини – це каплеподібні або округлі утвори з крупним ядром [1, 2].

Відмічена зміна розмірів центральної частини нервових гангліїв, які складаються з відростків нервових клітин, по мірі росту креветок з віком їх розміри збільшуються. Кількість мігруючих нейробластів зменшується від стадії до стадії. Наприклад, площа відростків нервових клітин ганглію грудної частини у личинок XII стадії розвитку збільшилося у порівнянні із загальною площею, яка зайнята тілами нервових клітин у 4 рази.

Черевний нервовий стовбур тягнеться вздовж черевного відділу креветки над грудними і черевними ніжками до анального отвору. Він характеризується великою кількістю нейробластів, які мігрують в нервових волокнах. Ганглії черевного нервового ланцюжка формуються з черевного боку між зачатками кінцівок, які вони потім іннервують. Ганглії черевного нервового ланцюжка закладаються у тій же послідовності, що й самі сегменти, тобто спереду назад, тому відмічається активна міграція нейробластів по черевному ланцюжку в кадуальному напрямку. Морфологічні характеристики параметрів черевного нервового стовбура представлені в таблиці 3.2.

Таблиця 3.2

**Параметри нервових гангліїв черевного нервового ланцюжка
по стадіях розвитку**

Стадії розвитку личинок	Параметри гангліїв грудної частини, мкм		Параметри гангліїв абдомінальної частини, мкм	
	Довжина, мкм	Ширина, мкм	Довжина, мкм	Ширина, мкм
I	1,4±0,2	0,6±0,1	Відсутні черевні ніжки	
II	2,1±0,1	1,4±0,2		
III	4±0,1	1,6±0,1		
IV	5,0±0,5	2,1±0,1		
V	8±0,1	3,1±0,2		

VI	8,7±0,3	3,4±0,2	6±0,3	3,1±0,2
VII	11±0,4	4,3±0,4	6,5±0,2	4,0±0,3
VIII	13,1±0,5	6,5±0,5	6,7±0,1	4,4±0,2
IX	14±1	11±0,7	7±0,1	6±0,2
X	16,0±0,1	11,3±0,3	7±0,1	8±1,0
XI	9,3±0,2	9,2±0,2	7,1±0,3	8,1±0,1
XII	8±1	7,5±0,1	7,2±0,1	8,3±0,1
Доросла особина	6,2±0,4	5,6±1,2	7±0,3	8±0,2
CV	6,5%	10,3%	5%	7,8%

Як видно з таблиці, відмічається збільшення довжини і ширини гангліїв грудної частини черевного нервового стовбура майже до стадії зоеа X, проте при переході у дорослий стан розміри зменшуються і в дорослої особини ганглії складають в довжину 6,2±0,4 мкм, ширину 5,6±1,2 мкм. Розміри гангліїв черевної частини закономірно збільшуються від стадії до стадії, оскільки, починаючи зі стадії зоеа VI, відмічається розвиток черевних ніжок і відбувається ускладнення руху тварини у водній товщі.

Серце в процесі розвитку мало різну форму: від трохки розширеної трубки на стадії зоеа I до п'ятикутного мішка у дорослої особини (таблиця 3.3). Серце у личинки, яка щойно виклюнулася (стадія зоеа I) вже має три оболонки: перикард, міокард, представлений кардіоміцитами і ендокард представлений ендотеліоцитами. У стінках серця є три пари остій: дорсальні, латеральні та вентральні. Остії утворюються із складок ендокарду, зовнішня оболонка остії представлена сполучною тканиною, далі йде шар ендотеліоцитів, що лежать на базальній мембрані. Скороченню остіїв сприяють так звані м'язові струни – це групи паралельно розташованих м'язових волокон. М'язові струни прикріплюються до шару сполучної тканини, яка розташована в основі епітеліоцитів остію.

Параметри серця личинки прісноводної креветки по стадіях розвитку

Стадії розвитку	Товщина навколосерцевого простору, мкм	Довжина серця, мкм	Ширина розширеної частини серця, мкм	Ширина вузької частини серця, мкм
I	0,4±0,01	8,4±0,2	6,2±1	-
II	0,7±0,1	9±0,3	11±0,5	-
III	1±0,1	14,5±1,1	13,1±0,7	7±0,2
IV	1,0±0,1	16,1±0,4	14,4±0,4	7,5±0,1
V	1,20±0,1	17,5±1,2	15,1±0,3	8,1±1
VI	1,3±0,2	26±1,1	20,0±1,0	11±0,5
VII	1,4±0,1	29±1,7	23,4±1,7	15±1,3
VIII	1,5±0,2	32,0±1,4	27,8±1,2	17±0,7
IX	1,7±0,1	35±1,2	30±1,1	18,6±1,2
X	2,1±0,1	37±1,7	31±2,1	20±1,1
XI	2,34±0,2	43,4±1,4	34±1,4	21,2±0,8
XII	2,4±0,34	47±2,0	40±2,1	27±1,3
CV	16%	7,5%	6,2%	6,8%

Органами дихання креветок є зябра, які за особливостями будови відносяться до філобранхіїв. Філобранхії креветки схожі на стебельце, на якому двома рядами розташовані пласкі пелюстки (ламели), що нагадують листочки дерева, зібрані в основі, вкриті кутикулою. Кількість ламел не однакове, вона може коливатися від 35±4 до 78±8 штук в залежності від віку креветки. Ламели до стадії зоеа X мають пальцеподібну будову, в міру збільшення дихальної функції, збільшується їх кількість і вони набувають вигляду «сірників» (таблиця 3.4). У дорослої гігантської прісноводної креветки виявлені залозисті клітини. Вони розташовуються навколо кровоносних судин зябрового стебельця. Ці клітини крупні, мають діаметр 6±1,0 мкм. Ядра розташовуються в базальній частині клітини, є крупні вакуолі. В літературі такі клітини не описані, передбачається, що вони є різновидами хлоридних клітин риб, які відповідають за водно-сольовий баланс в організмі личинок креветки. Вважаємо, що перехід із солонуватого середовища (12-14%) в прісну воду має регулюватися на структурному рівні.

Зміни розмірів зябрових пелюсток в процесі онтогенезу креветок

Стадії розвитку	Довжина зябрових пелюсток, мкм	Ширина зябрових пелюсток, мкм	Форма зябрових пелюсток
I	1,2±0,2		Пальчастоподібна
II	2,4±0,2	0,94±0,1	Пальчастоподібна
III	3±0,4	1,1±0,31	Пальчастоподібна
IV	4,5±0,3	1,2±0,2	Пальчастоподібна
V	5,1±0,3	1,34±0,1	Пальчастоподібна
VI	6,5±0,2	1,3±0,2	Пальчастоподібна
VII	6,5±0,24	1,5±0,2	Пальчастоподібна
VIII	6,84±0,22	1,6±0,2	Пальчастоподібна
IX	7,0±0,3	1,74±0,1	Пальчастоподібна
X	7,50±0,4	2±0,2	Пальчастоподібна
XI	8,2±0,4	2±0,2	Перехідна
XII	11±1,1	2,1±0,3	Перехідна
Доросла особина	45±2,4	3,4±1,0	Трубочка з розширеним кінцем
CV	10%	25%	

На ранніх стадіях розвитку травної системи спостерігаються фізіологічні атрезії: ротовий отвір звужений, відсутня перетинка між глоткою і шлунком, відсутнє диференціювання передньої кишки, закритий анальний отвір [7].

Функцію травлення на стадії I виконує жовточний мішок, який потім формує лопаті печінки. На стадії зоеа III першим утворюється шлунок і ділиться на дві частини: в кардіальній частині поступово утворюються кутикулярні «зуби». Функцію «зубів» до стадії зоеа VIII виконують хітинові стінки кардіального шлунку; в пілоричній частині розвиваються фільтр, прес і відстійник.

Характерною особливістю передньої кишки є наявність кутикули, яка вистилає кишку зсередини. Кутикула утворена слизовим секретом високих призматичних епітеліальних клітин. У дорослої особини кутикула травної системи набуває тришарової структури, повністю сформовані кутикулярні «зуби».

Особливістю пілоричної частини шлунку полягає в строгому сортуванні їжі, яка надходить із кардіального відділу: фільтр, по суті, є транспортним вузлом для рідкої

і напіврідкої їжі, яка, проходячи через фільтр, потрапляє в печінку, обробляється там ферментами, всмоктується і запасється, і по печінкових протоках прямує в середню кишку, де також всмоктується. Тверда їжа, яка не перетравлюється, переходить із відстійника і пресу відразу в задню кишку, обминаючи середню кишку.

В середній кишці утворюються епітеліальні кишкові ворсинки, вони починають формуватися на стадії зоеа II (таблиця 3.5).

Таблиця 3.5

Параметри середньої кишки личинок креветки по стадіях розвитку

Стадії розвитку	Довжина середньої кишки	Ширина середньої кишки	Висота клітин середньої кишки
I	6,4±0,2	3±0,2	-
II	11±0,5	4,7±1,1	0,4±0,01
III	12,7±0,2	8±0,1	0,7±0,04
IV	13,1±0,1	8,2±0,3	1,0±0,1
V	14,1±0,7	8,6±0,2	1,2±0,2
VI	15±1	8,6±0,2	2±0,3
VII	17±0,2	8,7±0,1	2,1±0,1
VIII	17±0,3	13,1±0,4	2,4±0,2
IX	17,1±0,1	13,2±0,3	2,6±0,2
X	17,2±0,2	13,1±0,3	3,0±0,3
XI	17,5±0,4	13,1±0,5	3,4±0,1
XII	22±1,1	13,1±0,3	3,6±1
CV	13,8%	18,1%	19,2%

З таблиці видно, що висота клітин середньої кишки поступово збільшується, що пов'язано з навантаженням, яке поступово збільшується на травний тракт по мірі росту тварини.

Структурною основою печінки креветки є печінкова трубочка. Відмічається активний розвиток печінкових трубочок, які вистелені чотирма видами клітин, співвідношення яких змінюється в залежності від стадії розвитку креветки. Проксимальна зона представлена всмоктувальними клітинами, які накопичують жир і глікоген. Вміст всмоктувальних клітин може змінюватися, оскільки в процесі линяння креветки не живляться, то в цей час активно витрачаються резервні поживні речовини; безпосередньо перед линянням кількість жиру і глікогену максимальна.

Другий тип клітин печінкових трубочок – фібрилярні клітини, які синтезують травні ферменти і накопичують їх в надядерній вакуолі [2, 4, 7, 8, 11].

Третій тип клітин – пухирчасті клітини, характеризуються крупною вакуолею. Дистальні кінці печінкових трубочок складаються із ембріональних клітин з округлими ядрами. Чим менша є стадія розвитку личинок, тим більше трапляються в печінкових трубочках ембріональні клітини. Максимальна кількість ембріональних клітин відмічена на стадії зоеа II близько 90% від усіх клітин. На 4 стадії розвитку ембріональні клітини займають 70% від маси печінкових клітин, пухирчасті – небагаточисленні, фібрилярні і всмоктувальні становлять 20-22% від кількості клітин.

Клітини, які вистилають порожнину задньої кишки в процесі онтогенезу мають ряд змін: відбувся перехід від плаского епітелію до призматичного. У личинок I-II стадій розвиваються клітини задньої кишки пласкі з крупними овальними ядрами; у личинок V-VI стадій розвитку клітини задньої кишки стають кубічними, висотою $1,6 \pm 0,2$ мкм; у дорослої особини слизова задньої кишки представлена високими призматичними клітинами висотою до $3,4 \pm 0,4$ мкм з округлими ядрами і 2-6 ядерцями.

Залишаються спірними питання про належність шлунку до передньої або середньої кишки і про походження середньої кишки. Одні автори відносять шлунок до передньої частини ШКТ, інші вважають, що за рахунок стомодеума розвивається стравохід і жувальний шлунок. За рахунок проктодеума розвивається лише задня частина кишки.

Інші автори відносять шлунок до середнього відділу травного тракту.

Опорно-руховий апарат розвивається одним із перших: в міру ускладнення поведінки тварин, ускладняється м'язова система. Личинка вилуплюється на стадії, коли м'язова система представлена м'язовими трубочками. М'язова трубочка характеризується появою і збільшенням в саркоплазмі кількості міофібрил, кількість ядер коливається від 5 до 8, деякі з них продовжували займати центральне положення. Пучки міофібрил орієнтовані вздовж довгої осі м'язової трубочки, м'язи неоднорідні за морфологічними ознаками.

Після стадії зоеа Х м'язові трубочки формують м'язове волокно, яке вже має креслення. Процес перетворення м'язових трубочок у зрілі м'язові волокна супроводжуються їх ростом в довжину і товщину, збільшенням кількості міофібрил і ядр. Особливістю м'язової системи черевця є чергування косих і поперечних (згинають тіло) м'язових волокон. Така сегментованість спостерігається у личинок всіх стадій розвитку аж до дорослої особини.

Органи екскреції відіграють основну роль в регулюванні процесів линяння, дозрівання статевих продуктів і представлені так званими Y – органами (видозміненими максиллярними залозами). Ці органи представлені епітеліальними залозистими клітинами з нейросекретуючими функціями [4].

У креветок органи виділення складаються з ціломічного мішечка, який має невеликі розміри, поблизу стінок якого проходить крупна кровоносна судина, по системі лакун гемолімфа, що міститься в ньому, розтікається по всій нирці. Стінки каналців і лакун оточує пухка сполучна тканина. З внутрішнього боку порожнини ціломічного мішка подоциту утворюють сплетіння сечових каналів, які вистелені крупними кубічними клітинами. Сечовий міхур знаходиться під головним мозком над каналцями залози, який являє собою невеликий м'язовий мішечок. Видільна пара розташовується з нижнього боку коксоподиту антени [9, 10].

Статева система не прослідковується до стадії зоеа XII. Яєчники нестатевозрілих і статевозрілих особин мають великий клітинний резервний фонд, представлений оогоніями і ооцитами 1 порядку. Спостерігається три стадії зрілості яєчників у самок, чотири – у сім'яників [10].

При виконанні даної роботи були виявлені ключові стадії для розвитку внутрішніх органів гігантської креветки, на яких відбуваються основні органогенетичні перетворення. На стадії зоеа I (стадія вилуплення) інтенсивно розвивається нервова система – розпочинається активна міграція нейробластів вздовж червного нервового ланцюжка. Формується травна система – відбувається зміна ендогенного живлення, яке здійснювалося за рахунок жовточного мішка, на екзогенне. Відкривається анальний отвір і починає формуватися середня кишка і печінка, що вказує на перехід на активне живлення і повне диференціювання

кишечника. В області жовточного мішка спостерігається наближення передньої і задньої кишки, з утворенням середньої кишки і протоків печінки, тобто кишковий тракт вже може виконувати свої функції.

Другими важливими стадіями є стадія зоеа V – VI. В цей період розвитку личинки відмічається поява нервових валиків в області плеопод, тобто відбувається процес формування нервових гангліїв із великої кількості мігруючих нейробластів. На стадії зоеа V з'являються конективи і комісури, які сполучають ганглії черевного нервового ланцюжка. У зв'язку з чим, відмічається ускладнення поведінки тварин. До п'ятої стадії личинки схильні до зграйної поведінки, потім вони розсіюються.

На стадіях зоеа V-VI відмічається морфологічні зміни серця, воно розширюється в середній частині, набуває форму сочевиці. При цьому відмічається збільшення всієї площі серця, що ймовірно пов'язано із загальним навантаженням на серце, у зв'язку з більш активним способом життя.

3.4. Характеристика аномалій розвитку гігантських прісноводних креветок під впливом несприятливих абіотичних факторів

Поява аномалій напряму пов'язана з умовами середовища, в яких перебуває самка і, в подальшому її потомство. Період від вилуплення до початку активного (екзогенного) живлення своєрідний. В ньому відбувається зміна зародкових пристосувань і функцій на дефінітивні. В цей період розвитку інтенсивно проходять процеси формотворення і диференціювання, що призводило до виникнення в несприятливих умовах особливих порушень будови [11, 16, 17].

Основна кількість аномалій відмічається на ранніх стадіях розвитку (від ікринки до стадії зоеа III). Чим більше стадій розвитку, тим рідше трапляються патологічні зміни личинок креветки, оскільки аномальні личинки гинуть на більш ранніх стадіях.

Найбільш поширеними аномаліями були порушення цілісності судин, з наступними крововиливами, порушення процесів линяння, деформації зовнішніх покривів (таблиця 3.6).

В личинок гігантської прісноводної креветки *Macrobrachium rosenbergii* на ранніх стадіях розвитку можуть бути виявлені патологічні зміни.

Аномалії розвитку личинок гігантської прісноводної креветки

Ступінь важкості аномалій	Види аномалій	Частота трапляння, %
I (мінімальний)	1. Вигини тулубного відділу	2,5
	2. Викривлення роstrumu	1,5
	3. Недорозвинення частин хвостового віяла	3,5
II (середній)	1. Крововиливи	
	2. Деформація жовточного мішка	
III (максимальний)	1. Процес порушення линяння	
	2. Крововиливи у личинок стадії зоеа I-III	

Деформація жовточного мішка: до моменту викльовування відбувається деформація жовточного мішка, яка призводить до зміни профілю скелету. Деформація жовточного мішка, а саме зменшення його об'єму, негативно вплинуло на розвиток личинок в період ендогенного живлення, оскільки жовточний мішок в цей період є джерелом живлення.

Викривлення тулубового відділу. Зовнішні ознаки змін опорно-рухового апарату проявилися у появі в личинок стадії зоеа I-V різноманітних вигинів тулубового відділу; зазвичай личинки креветки мали S –подібний вигин тулубу в дорсо-вентральному напрямку.

Деформація роstrumu. Ще однією характерною патологією виявилось викривлення роstrumu в дорсо-вентральному напрямку і недорозвинення його довжини і кількості зубців на ньому (нормальна кількість зубців у дорослої особини 10-14).

Деформація хвостового відділу. Часто спостерігається недорозвинення частин хвостового віяла, відсутня одна або декілька пластинок уропод і, як наслідок, є порушення руху личинок, в яких хвостове віяло на цьому етапі життя є направляючим «жермом» під час руху у товщі води.

Недорозвинення головних кінцівок. Головні кінцівки (антени і антенули) часто бувають недорозвинені, в основному у личинок стадії зоєа I-IV. Спостерігається редукція екзоподитів і вповільнення росту вусиків у личинок. Така патологія призводить до порушення роботи органів орієнтації і рівноваги, хеморецепторів, які знаходяться в основі антенул і порушується рух личинки у водній товщі.

Порушення процесу линяння. Однією із аномалій у розвитку личинок креветки є порушення процесу скидання старого карапаксу і заміна його на новий в процесі линяння. У личинок різних стадій розвитку (зоєа I-XII) спостерігається затримка линяння: старий карапакс не дає можливість формувати новий. Довжина і маса личинки збільшується до наступного линяння, проте старий нескинутий карапакс перешкоджає цьому, у зв'язку з чим креветки гинуть.

Порушення цілісності судин. Неприятливі фактори впливають на розвиток і функціонування внутрішніх органів. Зокрема спостерігається крововиливи в області очних стебелець, кінцівок і перикардальної порожнини.

Наслідком крововиливів в області очних стебелець є порушення розвитку судинної системи. В очних стебельцях розташовується X-орган термінальних органів, нейросекретуючі клітини якого виділяють секрет, що гальмує линяння. При крововиливах порушується нейросекреторна функція цього органу, що призводить до значної патології. Крововиливи в області перикардію призводять до зупинки серцевих скорочень і призводить до загибелі личинок.

Деформація кінцівок грудного і черевного відділів. Кінцівки з вродженими аномаліями перешкоджають переміщення личинки у водяній товщі, також можуть призвести до загибелі личинок при важких ступенях враження.

На основі виявлених порушень розвитку скоадена класифікація аномалій за ступенем важкості:

При I ступені важкості (мінімальний) – личинка може жити і рости впродовж 10 діб. Такі порушення зникають при черговому линянні, коли скидається весь екзувій, новий виростає без помітних відхилень. До них відносяться зовнішні зміни форм і пропорцій тіла. S – подібний вигин тулубової частини в дорсо-вентральному

напрямку, викривлення роstrumu, недорозвинення частин хвостового віяла, відсутня одна або декілька пластинок уропод.

Такі патології часто пов'язані з несприятливими умовами утримання самок і їх потомства – коливаннями температури, незбалансованістю харчування і погіршенням гідрохімічних показників води.

При другому ступені важкості (середній) – личинка гине впродовж 72-144 годин. До цього типу порушень відносяться деформації жовточного мішка, порушення цілісності судин з наступними крововиливами в області очних стебелець, кінцівок і ділянки перикарду. У личинок стадії зоеа X-XII розвитку після появи крововиливів відмічається загибель 14% особин.

При 3 ступені важкості (максимальний) – личинка гине впродовж 24-48 годин. До таких порушень відносяться порушення цілісності судин з наступним крововиливом у личинок стадії зоеа I, процеси порушення линяння креветок. Ця аномалія пов'язана в основному з незбалансованим харчуванням самок і личинок, коли спостерігається нестача вітамінів, кальцію і живого корму.

Представлена класифікація дозволила систематизувати аномалії розвитку і причини, які їх викликають, а також ступінь важкості і наслідки цих порушень.

В даній роботі були узагальнені еколого-морфологічні дані вирощуваних личинок гігантської прісноводної креветки в штучних умовах від стадії ікри до дорослого стану. На цих стадіях розвитку були встановлені особливості формування всіх систем органів креветки (ЦНС і органів чуття, серцево-судинної системи, дихальної, травної, опорно-рухової, видільної, ендокринної і статевої систем). Від стадії до стадії відмічалася динаміка росту і маси тіла личинок, грудного, черевного, хвостового відділів і розвиток кінцівок.

ВИСНОВКИ

1. Встановлено, що на ріст і розвиток личинок гігантської прісноводної креветки найбільший вплив мали такі фактори середовища, як температурний режим, солоність води, вміст амонійного азоту, нітритів та нітратів. Оптимальними для розвитку личинок креветки від стадії вилуплення до молодого дорослої особини є температура $+28...+30^{\circ}\text{C}$, солоність 12%, вміст амонійного азоту 0,1 мг/л, нітритів 0,1 мг/л, нітратів 50 мг/л.

2. Відмічено, що популяція личинок, які щойно виклюнулися є гетерогенною, про що свідчать показники динаміки росту і маси, часу настання стадії розвитку личинок, появи різних каліцтв.

3. Виявлено, що у личинок, які розвиваються нормально найбільший приріст по довжині відбувається на стадіях зоеа III, VII, XI, XII, складаючи відповідно 70, 100, 228 і 131 мкм. Збільшення приросту по масі було виявлено на стадіях зоеа IX, XI, XII і склало 1,2, 1,0 та 1,4 мг.

4. Відмічений гетерохронний розвиток систем органів на ранніх стадіях розвитку. На стадіях зоеа I-III, зоеа V-VI інтенсивно розвиваються нервова, травна і опорно-рухова системи. Розвиток цих систем пов'язаний з ускладненням поведінки тварини і інтенсивним живленням. Більш повільно розвивалися серцево-судинна, дихальна, видільна, найпізніше статева система.

5. Відмічається зменшення від стадії до стадії кількість нейробластів в гангліях і збільшення площі нервових волокон. Зрілі нейрони з'являються лише у дорослих особин.

6. Виявлено, що середня кишка має ентодермальне походження, про що свідчить відсутність кутикулярної вистилки, яка характерна для передньої і задньої кишок, а також наявність перитрофічної оболонки.

7. Найбільш поширеними аномаліями личинок креветок були порушення цілісності судин з наступним крововиливом, процеси порушення линяння. Поява аномалій розвитку пов'язана з впливом несприятливих факторів, які лімітують ріст і нормальний розвиток личинок. Нестабільність температурного режиму приводила до

процесів порушення линяння, крововиливів у личинок стадії зоеа I-III до летальних випадків впродовж 24-48 годин.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ІНФОРМАЦІЙНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Волянський Л.С., Туранов В.Ф. Досвід культивування прісноводної креветки на півдні України.- Таврійський науковий вісник, випуск 29, Сучасні проблеми аквакультури : (Спеціальний). 2003. с. 44-45.
2. Шекк П.В. Основи марикультури. Конспект лекцій. ТЕС.: Одеса, 2010.
3. Шекк П.В. Перспективи розвитку аквакультури вищих ракообразних в умовах України // Сучасні проблеми раціонального використання водних біоресурсів: Міжнар. наук.-практ. конф. : збірник матер. Київ, 2018. С. 8—12.
4. Armada N. A. "Differentiation of local populations in the Palaemonid shrimp, *Macrobrachium nipponense*, in Japanese waters" J. Tokyo Univ. Fish., 1993, 80, №1, 139-153.
5. Armstrong D. A. et al. "Acute toxicity of nitrite to larvae of the giant Malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii*" Aquacult., 1976 9, №1, 39-46.
6. Azam K. , Rahman M.S. "Use of cold-shock and carbon dioxide as anaesthetics in transportation of live freshwater prawn". Bangladesh J. Zool., 1996, 24, №2, 191-193.,
7. Balazs G.H., Ross E. "Effect of protein source and level on growth and performance of the captive freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*" Aquacult., 1976, 7, № 4, p. 299-313 .
8. Barki A. et al. "Effect of size and morphotype on dominance hierarchies and resource competition in the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*" Anim.Behav., 1992, 44, №3, 547-555.
9. Bartlett P., Enkerlin E. "Growth of the prawn *Macrobrachium rosenbergii* in asbestos asphalt ponds in hard water and on low protein diet" Aquacult., 1983, 30, №1-4, 353-356.
10. Binh C.Th., Lin C.K. Shrimp culture in Vietnam //World Aquacult. 1995. №4. p. 27-33.
11. Biswas S.N., Laha U.K., Das R. "Culture of freshwater giant prawn *Macrobrachium rosenbergii* in farmers pond" Indian Biol., 1992, 24, № 1, 43-46.

12. Boonyaratpalin Mali "Evaluation of diet for *Macrobrachium rosenbergii* reared in concrete ponds" Giant Prawn Farming. Select. Pap. Giant prawn 1980 Int.Conf., Bangkok, 15-21 June, 1980, Amsterdam e.a., 1982, 249-256.
13. Chakravarty M.S. "Effect of eyestalk ablation on moulting and growth in prawn *Macrobrachium rosenbergii*" Indian J. Mar. Sci., 1992, 21, №4, 287-289.
14. Chavez J.C. et al. "Kariological studies on the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*" Aquacult., 1991, 97, №4, 327-334.
15. Hill Sankie J. et al. "Effects of diet and organic fertilization on water quality and benthic macroinvertebrate populations in ponds used to culture freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*" J. Appl. Aquacult., 1997, 7, №3, 19-32.
16. Ling S.W. Methods of rearing and culturing *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). In: FAO World Sci. Conf. on Biol. and Cult. of Shrimps and Prawns. Exp. Par., Agenda item 8. FR: BCSP, 1967, no. 31, pp. 1–11.
17. Ling, S. W. Notes on the life and habits of the adult and larval stages of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) / S. W. Ling, A. B. O. Merican // Ptoc. IndoPacific Counc. 1961. Vol. 9. №2. P. 55–60.
18. Ling, S. W. Review of culture of freshwater prawns/ S. W. Ling, T. I. Costello // FAO Techn. Conf. Aquacult. (Prepr.). 1976. №29 (111). P. 1–12.
19. New M.B., Valenti W.C. Freshwater prawn culture: the farming of *Macrobrachium rosenbergii*. — Oxford, England : Blackwell Science, 2000. — 215 p
20. Pillai, D. A review on the diseases of freshwater prawns with special focus on white tail disease of *Macrobrachium rosenbergii* / D. Pillai, J. R. Bonami // Aquaculture Research. 2012. Vol. 43, Issue 7. P. 1029–1037.
21. Sandifer P.A., Smith T.I.J. Freshwater prawns. In: Report on the experiments to develop aquaculture techniques for *Paralithodes camtschaticus*. Westport, 1985, pp. 63–125.