



Аквакультура

Методика оценки пищевой привлекательности кормовых объектов на примере молоди австралийского красноклешнёвого рака

Р.Р. Борисов, И.Н. Никонова, Н.П. Ковачева

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187
E-mail: borisovrr@mail.ru

SPIN-коды: Борисов Р.Р. — 5597-7051; Ковачева Н.П. — 8113-4635; Никонова И.Н. — 8313-2770

Цель работы: выделить поведенческие реакции, позволяющие охарактеризовать пищевую привлекательность потенциальных кормовых объектов для молоди австралийского красноклешнёвого рака *Cherax quadricarinatus*.

Используемые методы: исследование выполнено в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ВНИРО на молоди рака *C. quadricarinatus*. В ходе наблюдений регистрировали реакцию раков на 11 видов кормовых объектов растительного и 4 вида животного происхождения, а также комбикорм Tetra Wafer Mix в качестве контроля. В общей сложности выполнено 616 наблюдений.

Новизна: на молоди австралийского красноклешнёвого рака *C. quadricarinatus* проведена апробация методики оценки пищевой привлекательности кормовых объектов по характеру поведения при потреблении корма.

Результат: проведённые эксперименты показали, что большая доля особей, бросивших, раскрошивших, длительное время удерживавших корм ротовыми конечностями без попыток его механической обработки или не съевших корм, свидетельствует о его неудовлетворительных пищевых качествах. Время, затраченное раками на поедание корма, зависит от твёрдости предлагаемых компонентов, скорости их размягчения в воде, размера особей и поэтому не может напрямую характеризовать пищевую привлекательность корма. Большинство предложенных кормовых объектов (11 из 15) обладали привлекательными характеристиками для молоди рака *C. quadricarinatus*. Активней всего молодь потребляла корма животного происхождения (личинки *Chironomus* sp. и *Hermetia illucens*, мясо кальмара, *Gammarus* sp.), а среди кормов растительного происхождения наибольшей привлекательностью обладали семена овса, пшеницы и обжаренной гречихи, а также свёкла и картофель.

Практическая значимость: полученные результаты будут использованы при разработке структуры рационов и состава комбикормов для молоди австралийского красноклешнёвого рака.

Ключевые слова: австралийский красноклешнёвый рак *Cherax quadricarinatus*, пищевые предпочтения, пищевое поведение, хеморецепция.

Methodology for assessing the food attractiveness of feeding objects on the example of juvenile Australian red claw crayfish

Rostislav R. Borisov, Irina N. Nikonova, Nikolina P. Kovatcheva

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okružhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

The aim of the work: to identify behavioral responses that make it possible to characterize the food attractiveness of potential feeding objects for juveniles of the crayfish *Cherax quadricarinatus*.

Used methods: the study was conducted on the juvenile Australian red-clawed crayfish *C. quadricarinatus*, in the aquarium room of aquaculture invertebrate department at VNIRO. 11 types of feeding objects of plant and 4 types of animal origin were studied, as well as TetraWaferMix compound feed as a control. A total of 616 experiments were performed.

Newness: on the juveniles of the Australian red-clawed crayfish *C. quadricarinatus*, the methodology for assessing the nutritional attractiveness of feeding objects by the nature of behavior during feed consumption was tested.

Result: the experiments conducted showed that a large proportion of individuals who threw, crumbled, held food with their oral limbs for a long time without attempting to mechanically process it or did not eat the food, indicates its unsatisfactory nutritional qualities. The time spent by crayfish on eating food depends on the hardness of the proposed components, the rate of their softening in water, the size of individuals and therefore cannot directly characterize the nutritional attractiveness of the feed. Most of the proposed forage objects (11 out of 15) had attractive nutritional characteristics for juveniles of *C. quadricarinatus* crayfish. The most active juveniles consumed animal feed (larvae of *Chironomus* sp. and *Hermetia illucens*, squid meat, *Gammarus* sp.), and among the feeds of plant origin, the seeds of oats, wheat and fried buckwheat, as well as beets and potatoes had the greatest attractiveness.

Keywords: Australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus*, food preferences, feeding behavior, chemoreception.

ВВЕДЕНИЕ

Австралийский красноклешнёвый рак *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868) принадлежит к сем. Parastacidae, представители которого распространены преимущественно в южном полушарии [Crandall, Buhay, 2008; Crandall, De Grave, 2017]. С конца XX в. этот вид активно культивируется не только в Австралии, но и во многих других странах [Lawrence, Jones, 2002; Борисов и др., 2013]. В последнее время его рассматривают в качестве нового и перспективного объекта индустриальной аквакультуры для южных регионов Российской Федерации [Хорошко, Крючков, 2010; Борисов и др., 2013; Жигин и др., 2017; Шокашева, 2018; Пятикопова и др., 2022]. Кроме того, он служит удобным объектом для проведения лабораторных исследований и используется в качестве тестового объекта при определении качества воды [Мельник и др., 2013; Сладкова и др., 2017]. По имеющимся данным, раки *C. quadricarinatus* являются эврифагами и в естественных водоёмах питаются детритом и беспозвоночными [Saoud et al., 2012; Marufu et al., 2018; Zengeya et al., 2022]. В связи с развитием аквакультуры речных раков, а также с целенаправленной или случайной их интродукцией в новые водоёмы человеком особую актуальность приобретают исследования их пищевого поведения, а также разработка новых подходов к его изучению.

Существенную роль в поиске и выборе кормовых объектов играют органы хеморецепции. У десятиногих ракообразных имеются одно- и бимодальные хеморецепторные сенсиллы. Считается, что одномодальные хемосенсорные сенсиллы восприимчивы к молекулам в воде, и их деятельность эквивалентна обонянию у позвоночных, в то время как бимодальные сенсиллы воспринимают химические стимулы при непосредственном контакте с объектом и аналогичны рецепторам вкуса у позвоночных [Hallberg, Skog, 2011]. За функцию обоняния у десятиногих ракообразных преимущественно отвечают антеннулы с расположенными на них специализированными чувствительными щетинками – эстетасками [Derby, 2021]. Бимодальные хемо- и механорецепторные сенсиллы находятся на конечностях ротового аппарата, переоподах и других участках поверхности тела [Derby et al., 2001; Garm et al., 2003; Федотов, 2009]. Несмотря на очевидный прогресс в изучении хеморецепции у ракообразных, в том числе у речных раков, недостаточно исследованы их поведенческие реакции и способность оценивать пищевые качества кормовых объектов, с которыми они сталкиваются в природных водоёмах или которые могут быть использованы для кормления в искусственных условиях. Большинство работ, исследую-

щих пищевые предпочтения речных раков, основаны на исследованиях содержимого их пищеварительного тракта, а также на применении метода изотопного анализа углерода [Борисов и др., 2011; Marufu et al., 2018; Pacioglu et al., 2019; Zengeya et al., 2022]. В то же время успешно развивается направление по изучению вкусовых предпочтений рыб, основанное на использовании поведенческих тест-реакций, что позволяет оценить широту вкусовых спектров и выявить уровень вкусовой чувствительности [Kasumyan, Døving, 2003; Касумян, Тинькова, 2013; Виноградская, Касумян, 2019]. Поскольку исследования поведенческих ответов на кормовые объекты у раков рода *Cherax* немногочисленны [Loya-Javellana et al., 1993; Meakin et al., 2008; Chaosu et al., 2014; Tulsankar et al., 2021], то цель нашей работы можно определить как выделение поведенческих реакций, позволяющих охарактеризовать пищевую привлекательность потенциальных кормовых объектов для молоди рака *C. quadricarinatus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты выполнены на молоди рака *C. quadricarinatus* (массой 2–3 г), полученной в отделе аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Молодь размещали в экспериментальной установке в прозрачные ёмкости объёмом 3,2 л. Ёмкости были подключены к единой системе циркуляции и биологической фильтрации (рис. 1), что обеспечивало поддержание в них идентичных температурных и гидрохимических условий. Расход циркулирующей воды в каждой ёмкости составлял 20–30 л/ч. На протяжении эксперимента температуру воды поддерживали в диапазоне 27–28 °С.

Раз в неделю проводили контроль гидрохимических параметров: растворённого кислорода, pH, концентрации аммония, нитритов, нитратов. Гидрохимические показатели в ходе эксперимента находились в границах нормы для культивирования речных раков [Борисов и др., 2011]. Несколько раз в день ёмкости с раками осматривали и отмечали случаи линьки. Для предотвращения визуального контакта между особями ёмкости разделили непрозрачными перегородками. Грунт в ёмкостях отсутствовал. В каждой ёмкости находились по одному укрытию норного типа. Режим освещения – 12/12. Для того чтобы скрыть наблюдателя переднюю стенку ёмкостей частично закрывали чёрной тканью, а освещение в комнате выключали. В течение 10 суток до начала эксперимента раков адаптировали к новым условиям. В период адаптации кормление молоди проводили комбикормом TetraWaferMix (Германия) два раза в сутки. В экспе-

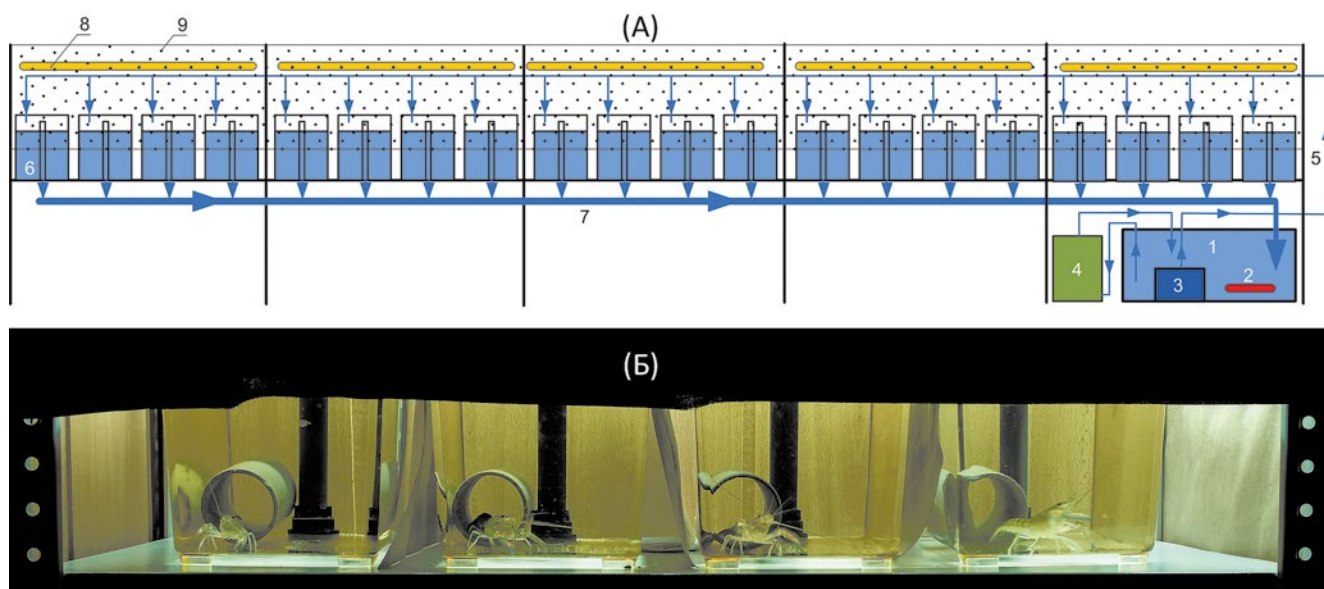


Рис. 1. Схема (А) и внешний вид (Б) экспериментальной установки. Условные обозначения: 1 – накопительная емкость; 2 – нагреватель; 3 – помпа; 4 – биофильтр; 5 – линия подачи воды; 6 – ёмкости с раками; 7 – водоотводящий коллектор; 8 – светильники; 9 – чёрная ткань

Fig. 1. Diagram (A) and appearance (B) of the experimental installation. Symbols: 1 – storage tank; 2 – heater; 3 – pump; 4 – biofilter; 5 – water supply line; 6 – containers with crayfish; 7 – drainage collector; 8 – lamps; 9 – black cloth

рименте одновременно задействовали от 16 до 20 ёмкостей.

В общей сложности исследованы 11 видов кормовых объектов растительного и 4 вида животного происхождения, а также комбикорм Tetra Wafer Mix (таблица). Среди растительных объектов для речных раков наиболее привлекательными являются объекты с высоким содержанием крахмала [Momot, 1995], в этой связи в качестве основных объектов были выбраны различные виды зерновых культур, семена подсолнечника, части корнеплодов свёклы и клубней картофеля. Многие из этих объектов также часто рассматриваются в качестве основных ингредиентов комбикормов и дополнительной подкормки раков при культивировании [Muzinic et al., 2004; Gutierrez, Rodríguez, 2010; Saoud et al., 2012; Chaoshu et al., 2014]. Семена предлагали ракам в очищенном виде. В качестве растительного корма с низкими показателями калорийности тестировали листья сушёной крапивы в гранулах. И использованные в эксперименте корма животного происхождения включали в себя наиболее многочисленные группы, которые могут быть отмечены в водоёме: личинки насекомых, ракообразные, моллюски. Мясо кальмара выбрано, чтобы оценить общее отношение к мясу моллюсков и избежать влияния на результат эксперимента их раковины. Амфипод предварительно заморозили. В качестве контроля был выбран комбикорм Tetra Wafer Mix, использованный нами в качестве основного корма при

выращивании молоди раков и хорошо зарекомендовавший себя ранее [Ковачева и др., 2020; Борисов и др., 2022]. Химический состав тестируемых кормов и размерно-весовые характеристики тестовых образцов представлены в таблице.

Размеры тестовых образцов кормов подбирались с расчётом, чтобы раки могли их съесть полностью и были одинаковы для обеих повторностей. Тестируемые компоненты вносили в ёмкость целиком или в виде одного куска. Продолжительность наблюдений за процессом потребления корма раками составляла до 1,5 часов. По окончании наблюдений удаляли несъеденные остатки тестируемого корма, а ещё через час вносили комбикорм Tetra Wafer Mix, который выступал в качестве контроля.

В ходе наблюдений как для кормовых объектов, так и для комбикорма Tetra Wafer Mix (контроль) регистрировали следующие показатели: наличие активных действий по поиску корма; время, затраченное на поиск и захват кормового объекта после его внесения в ёмкость; время, затраченное на поедание корма; характер манипуляций с кормом.

Опыты с кормовыми объектами проводили в случайной последовательности. Один раз в сутки для группы из 16 или 20 раков предлагали выбранный корм. Через несколько суток (от 3 до 30) проводили повторный эксперимент с данным кормом на той же группе раков. Средняя продолжительность межлиночных периодов для молоди в эксперименте составляла

Таблица. Характеристики тестируемых кормов и реакция на них молоди рака *C. quadricarinatus*
Table. Characteristics of the tested feeds and the reaction of juveniles of *C. quadricarinatus* crayfish to them

Название корма	Характеристики тестируемых кормов					Проявление реакции, на корм			
	Белки, %	Жиры, %	Углеводы, %	Масса, мг	Размер, мм	Съело корм за 30 мин., %	Не съело корм, %	Выбросили корм полностью или частично, %	Долгое время удерживали корм, но не ели, %
Растения									
Овёс, семена (целые) ¹	10,0	6,2	55,1	17	2,4/5,5	100,0	0,0	2,9	0,0
Гречиха, семена зелёные (целые) ²	12,6	3,3	62,0	19	3,1/3,8	35,1	10,8	81,1	32,4
Гречиха, семена обжаренные (целые) ¹	12,6	3,3	56,0	16	3,1/3,4	94,6	0,0	0,0	0,0
Пшеница, семена (целые) ¹	11,8	2,2	59,5	26	2,8/5,5	54,1	0,0	2,7	0,0
Чечевица, семена (целые) ¹	24,0	1,5	46,3	15	4,3/1,5	82,1	14,3	14,3	25,0
Соя, семена (кусок) ¹	34,9	17,3	17,3	17	3,8/2,3	25,0	21,9	12,5	71,9
Горох, семена (кусок) ¹	20,5	2,0	49,5	17	3,6/3,0	42,4	18,2	12,1	57,6
Подсолнечник, семена (кусок) ¹	20,7	52,9	10,5	17	4,5/2,4	47,2	30,6	36,1	13,9
Крапива, сушёная (гранула) ²	2,8	0,5	3,7	16	5,2/2,4	100,0	0,0	56,8	0,0
Свёкла, корнеплод (кусок) ¹	1,5	0,1	8,8	36	3,7/3,0	100,0	0,0	0,0	0,0
Картофель, клубень (кусок) ¹	2,0	0,4	16,3	36	3,7/3,0	100,0	0,0	3,4	6,9
Животные									
Мясо кальмара (кусок) ²	18,0	2,2	2,0	41	3,7/1,7	100,0	0,0	0,0	0,0
Личинки <i>Chironomus</i> sp. (целые) ²	6,2	1,4	2,4	41	20,0/1,4	100,0	0,0	0,0	0,0
Личинки <i>Hermetia illucens</i> (кусок) ²	11,1	9,3	0,6	31	5,3/3,8	95,5	4,5	0,0	16,7
<i>Gammarus</i> sp. (целые) ²	7,2	0,7	0,4	31	9,0/2,5	100,0	0,0	0,0	3,7
Контроль									
Комбикорм Tetra Wafer Mix (кусок) ²	45,0	6,0	38,0	16	3,4/4,8	100,0	0,0	5,3	5,3

¹ Химический состав ..., 2002;² данные производителя.

около 2 недель. В результате при длительном промежутке между испытаниями корма, задействованные в эксперименте, особи могли перелинять и увеличиться в размерах. В общей сложности выполнено 616 наблюдений.

Статистическую обработку данных выполнили в программе Statistica 12.0 (StatSoft Inc.). Для определения достоверности различий: во времени обработки разных кормовых объектов использовали U-критерий Манна-Уитни; во времени обработки одного объекта особями в первой и второй повторностях использовали T-критерий Уилкоксона для связанных выборок; в реакции на кормовые объекты – двусторонний вариант точного критерия Фишера. Статистически значимым уровнем различий считали $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние физиологического состояния особей на потребление кормов

Молодь раков продемонстрировала активную реакцию на все предложенные варианты пищевых компонентов. В то же время было отмечено, что физиологическое состояние отдельных особей могло оказывать влияние на их пищевое поведение и скорость потребления корма. Принятие к рассмотрению наблюдений, проведённых на таких особях, могло негативно сказаться на репрезентативности результатов. Для выявления непитающихся особей, в качестве контроля, после тестируемого корма вносили комбикорм Tetra Wafer Mix. Этот корм обычно активно потребляется

раками. В случае отказа от корма в контроле считали, что данные о поведенческих реакциях этих особей, полученные в этот день, не могут быть использованы в дальнейших расчётах.

Сопоставление данных об активности потребления комбикорма Tetra Wafer Mix (в контроле) и о времени прохождения линьки раками (рис. 2) показало, что отказ от корма у молоди раков в большинстве случаев был связан с личными процессами. Уже за трое суток до линьки мы наблюдали постепенное увеличение доли особей, отказывающихся от корма. В день, когда происходила линька, особи, как правило, не питались. Уже через сутки после линьки пищевая активность в значительной степени восстанавливалась (доля отказывающихся от корма особей составляла менее 25%), а на третьи сутки после линьки полностью восстанавливалась.

Влияние личностных процессов могло выражаться не только в отказе от корма, но и в снижении общей активности пищевого поведения. Для уменьшения влияния этого фактора на результат к дальнейшей обработке мы не принимали данные, полученные в день линьки и за сутки до неё.

Поведение при захвате и потреблении кормов

Пищевое поведение молоди раков включало быстрый поиск и зондирование пространства антеннами и второй, и третьей парами ходильных ног. Как только пищевой объект был обнаружен, он захватывался клешнями второй или третьей пары переопод и пере-

давался комплексу ротовых конечностей. Первая пара переопод, напротив, как правило, не участвовала непосредственно в захвате корма. В тех случаях, когда клешни переопод захватывали предметы, не являющиеся едой, они немедленно бросали их. Комплекс ротовых конечностей у речных раков образуют мандибулы, две пары максилл и три пары максиллипед. Ротовые конечности образуют плотную группу и активно взаимодействуют друг с другом, образуя единый морфофункциональный комплекс.

Имеющиеся в ёмкостях токи воды способствовали быстрому распространению химической информации о вносимых кормах. Кроме того, раки в некоторых случаях реагировали на действия экспериментатора, проявляя поисковое поведение ещё до внесения корма. Время, затрачиваемое на поиск корма раками, в значительной степени варьировало и было обусловлено не столько особенностями корма, сколько местом его падения, характером расположения укрытия, направлением и интенсивностью перемешивания воды в ёмкостях. В результате в условиях нашего эксперимента данный показатель оказался неинформативным для характеристики кормов. Для использования этого показателя требуется изменение условий проведения эксперимента: в первую очередь, в ёмкости должны отсутствовать потоки воды, создаваемые оборудованием, а распространение аромата должно происходить за счёт диффузии и токов воды, создаваемых самим раком.

После передачи кормового объекта ротовым конечностям раки проводили активные манипуляции по

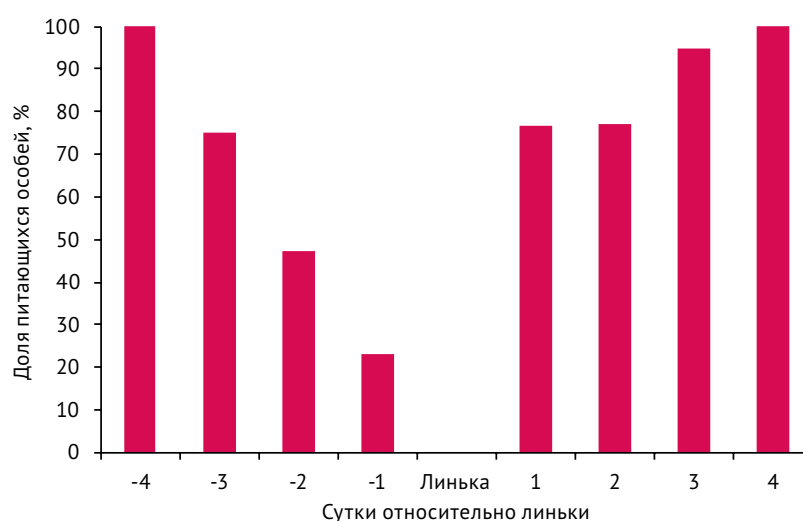


Рис. 2. Влияние линьки на активность питания (потребление комбикорма TetraWaferMix в контроле) у молоди рака *C. quadricarinatus*.

Fig. 2. The effect of molting on nutrition activity (consumption of TetraWaferMix compound feed in control) in *C. quadricarinatus* crawfish juveniles

его ощупыванию, оцениванию и наиболее удобному размещению для дальнейшей механической обработки. В процессе обработки корма ротовыми конечностями основную роль в его удержании играла третья пара максиллипед, кроме того, в некоторых случаях третья пара максиллипед участвовала непосредственно в захвате кормовых объектов. Основную роль при размельчении, откусывании, раздавливании пищи выполняли мандибулы, а совместно с третьей парой максиллипед они разрывали крупные пищевые объекты. Помимо механической обработки, важной функцией ротовых конечностей являются хеморецепция и оценка пищевых качеств объекта. Больше всего хеморецепторных сенсилл несёт базиподит второй пары максилл [Garm et al., 2003]. Схожие по строению щетинки имеются и на других ротовых конечностях.

Характер действий, проводимых активно питающимся раком с кормовым объектом, зависел от химической привлекательности корма, его твёрдости и скорости размягчения в воде. Мы выделили следующие варианты поведения: минимальная механическая обработка и быстрое поглощение пищевого объекта; механическая обработка (откусывание кусков) и поглощение корма; выбрасывание пищевого объекта без его механической обработки; откусывание крупных кусков и выбрасывание их; крошение пищевого объекта на мелкие куски. В некоторых случаях наблюдали, как особь длительное время (более минуты) удерживает корм ротовыми конечностями, не предпринимая действий по его механической обработке.

Наличие длительных перерывов в механической обработке кормового объекта можно рассматривать как следствие низкой пищевой привлекательности корма. Ещё одной причиной такого поведения могут быть его твёрдость и медленное размокание в воде.

Следует отметить, что, выбросив куски корма или раскрошив его, раки могли вернуться к нему позже, подобрать и съесть.

Выбрасывание корма, его крупных кусков или крошение в межлиночный период, по нашему мнению, должны рассматриваться как проявление негативной реакции на пищевые качества корма. Фактически все три варианта соответствовали отказу от корма, а чёткую границу между ними в некоторых случаях было достаточно сложно провести. Поэтому мы объединили все три варианта поведения в один показатель — «выбрасывание корма или его частей» (таблица). Случаи, когда особи не съедали тестируемый образец, но съедали корм в контроле, рассматривались как проявление негативной реакции на тестируемый образец.

Более 15% особей, не съевших тестовый образец корма (таблица), наблюдали в экспериментах с соей (21,9%), горохом (18,2%) и семенами подсолнечника (30,6%), но статистически значимой была только доля особей, не съевших корм, в варианте с подсолнечником.

Доля особей, бросивших и/или раскрошивших тестовый образец при кормлении в вариантах с необжаренными (зелёными) семенами гречихи составила 81,1%, подсолнечником — 36,1% и сушёной крапивой в гранулах — 56,8%. Эти показатели были статистически значимо выше, чем в контроле (комбикорм Tetra Wafer Mix). При этом в случае с сушёной крапивой более половины особей сначала выбрасывали и крошили тестовый образец, а затем, в отсутствии других кормов, возвращались и съедали его.

Доля особей, длительное время удерживавших корм ротовыми конечностями, была статистически значимо выше в случае необжаренных семян гречихи (32,4%), сои (71,9%) и гороха (57,6%).

Наименьшее количество негативных реакций у молоди раков зарегистрировано на корма животного происхождения (личинки *Chironomus* sp., мясо кальмара, *Gammarus* sp., личинка *Hermetia illucens* (L., 1758)) и растительные корма с высоким содержанием крахмала (семена овса, пшеницы, гречихи (обжаренные), корнеплоды свёклы и клубни картофеля) (таблица).

Время потребления кормов

Время, за которое раки потребляли тестируемые корма в эксперименте, существенно различалось и, в первую очередь, зависело от типа корма и таких его характеристик как твёрдость и скорость размягчения в воде (рис. 3 А). Меньше всего времени (менее минуты) молодь рака тратила на потребление личинок *Chironomus* sp. Среднее время потребления для других видов кормов животного происхождения составило менее 5 мин. Несмотря на крупные куски, раки быстро, в среднем за 2–3 мин., съедали свёклу и картофель. На поедание семян молодь раков тратила статистически значимо больше времени, чем на животные корма и корнеплоды (рис. 3 А). Для всех вариантов, кроме овса, оно составило более 15 мин. Медленнее всего раки поедали семена сои (46,3 мин.), гороха (36,6 мин.), необжаренной гречихи (36,2 мин.), пшеницы (30,9 мин.) и семена подсолнечника (28,1 мин.). Быстрее всего из зерновых раки съедали овёс — 9,3 мин. Предлагаемые тестовые корма отличались твёрдостью. По-видимому, большую часть семян раки могли размельчить и съесть только после некоторого времени их пребывания в воде, что значительно увеличило время их потребления.

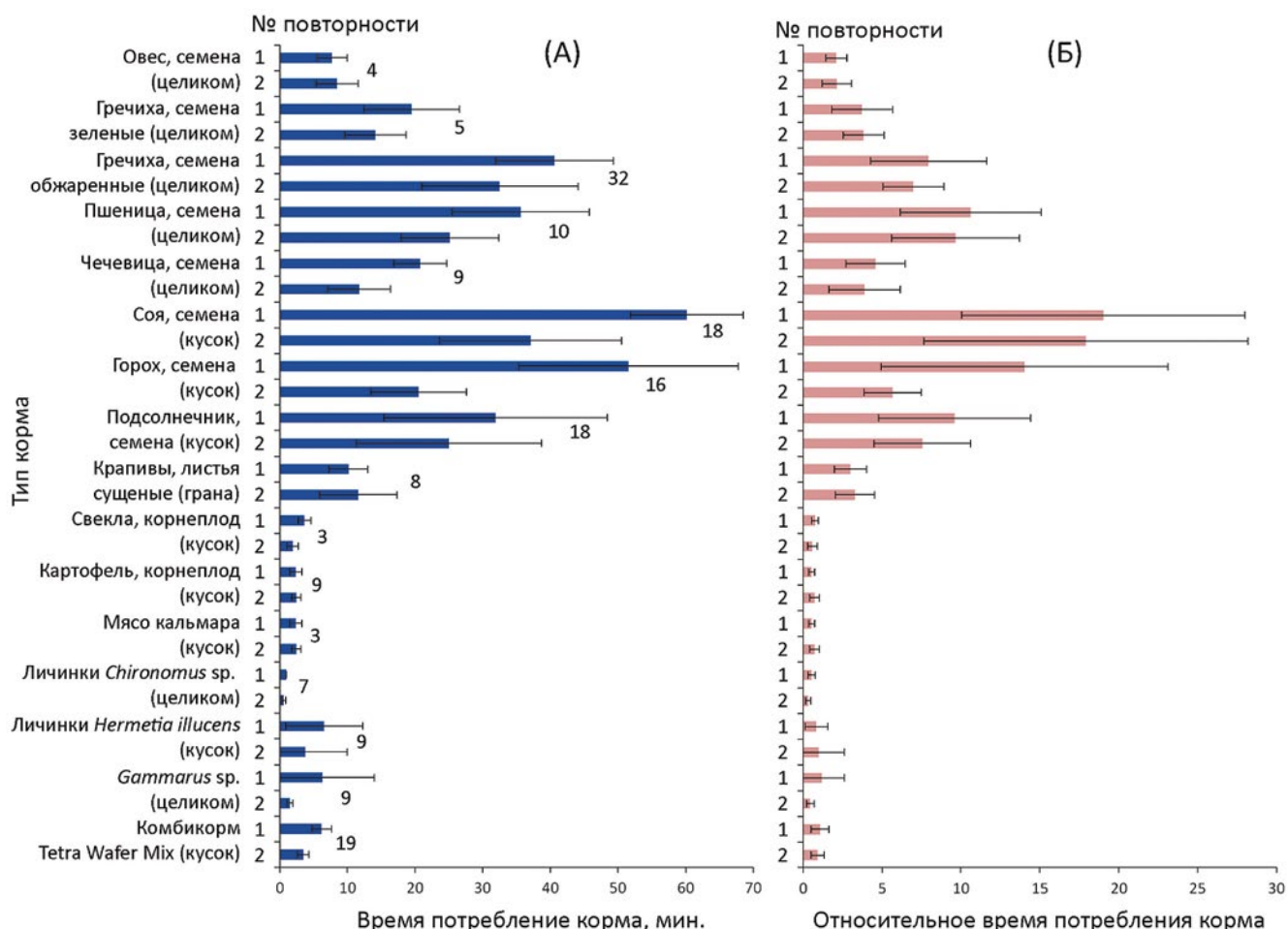


Рис. 3. Потребление молодью рака *C. quadricarinatus* тестируемых кормовых объектов: А – время потребления тестового образца корма; Б – относительное время потребления (отношение времени потребления тестового образца корма к времени потребления корма в контроле). Напротив столбцов диаграммы указан промежуток между повторностями в сутках

Fig. 3. Consumption of juveniles of *C. quadricarinatus* of the tested feed objects: A – the time of consumption of the test sample of feed; B – the relative time of consumption (the ratio of the time of consumption of the test sample of feed to the time of consumption of feed in the control). The interval between replications in days is indicated opposite the columns of the diagram

Различия во времени потребления кормов отмечены не только между разными тестируемыми кормами, но и между первой и второй повторностью в эксперименте (рис. 3 А). Для большинства кормов (кроме овса, сушёной крапивы и личинок *H. illucens*) время потребления при повторном (через несколько суток) внесении корма было статистически значимо меньше. Это касалось не только тестируемых кормовых образцов, но и используемого в контроле комбикорма.

Для оценки возможности компенсации влияния размера особи на результаты эксперимента мы определили относительное время потребления кормовых образцов, которое рассчитывали как отношение времени, затраченного на потребление тестируемого корма, ко времени потребления комбикорма Tetra Wafer Mix в контроле (рис. 3 Б). Данный показатель расчи-

тывался индивидуально для каждой особи. Значения относительного времени потребления корма между первой и второй повторностями сблизились, при этом основные закономерности, связанные с характеристиками разных кормов, сохранились (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Важным условием проведения достоверных исследований по оценке пищевой привлекательности объектов является отбор для эксперимента особей, находящихся в хорошем физиологическом состоянии. Однако для десятиногих ракообразных оценить физиологическое состояние особей до начала эксперимента оказывается недостаточным. Десятиногие ракообразные имеют твёрдые, неподдающиеся растяжению внешние покровы, из-за чего рост и измене-

ния в морфологии особи становятся возможны только в результате линьки (смены кутикулярных покровов, в том числе выстилки желудка и задней кишки). Вследствие этого рост и развитие ракообразных оказываются дискретными (или ступенчатыми) процессами [Hartnoll, 2001]. Подготовка к линьке, непосредственно линька и следующее за ней отверждение новых покровов оказывают существенное влияние на характер поведения и проявление многих физиологических процессов, в т. ч. происходит снижение интенсивности и прекращение питания [Anger, 2001; Reynolds, 2002; Борисов, Кряхова, 2014; Загорский, Васильев, 2012 и др.]. Анализ полученных в ходе наблюдений данных показал, что процессы, связанные с линькой, приводят к отказу от корма в течение нескольких суток до и после линьки. Таким образом, идентификация особей, у которых отказ от корма вызван подготовкой линьки, является важным условием объективного эксперимента. Проведённые исследования показали, что данный вопрос может быть решён при использовании в качестве контроля корма, обладающего высокой пищевой привлекательностью. Отказ от контрольного образца является сигналом, что данные о поведенческих реакциях особи, полученные в этот день, не могут быть использованы в дальнейших расчётах. В целом, такой подход является универсальным и позволяет установить не только раков, которые не питаются из-за подготовки к линьке, но и по любым другим причинам, как например стресс или болезнь.

Полученные результаты показывают, что все использованные в тестировании растительные и животные варианты кормов в большей или меньшей степени потреблялись молодью рака в пищу (таблица). Поэтому для оценки мы опирались, в первую очередь, на наличие у молоди раков негативных реакций на корм. При этом для дальнейшей интерпретации оказались наиболее интересными два показателя: доля особей, бросивших и/или раскрошивших тестовый образец, и доля особей, длительное время удерживавших корм ротовыми конечностями. Для ряда кормов доля особей, продемонстрировавших такие реакции, была статистически значимо выше, чем в контроле. Тогда как доля особей, отказавшихся от корма, статистически значимо отличалась только в варианте с подсолнечником. По-видимому, данный параметр имеет ограниченную информативность и позволяет исключить только наименее подходящие кормовые объекты.

Применимость методики хорошо иллюстрируется сравнением результатов, полученных при оценке привлекательности обжаренных и не обжаренных семян гречихи. Для зелёных семян мы зафиксировали высокие показатели негативных ответов, в варианте

с обжаренными семенами негативных ответов отмечено не было (таблица). Такой результат может быть следствием изменения химических характеристик и пищевой привлекательности семян, произошедшего в ходе их термической обработки, и демонстрирует возможность отслеживать такие изменения в рамках обрабатываемой методики наблюдений.

Из испытанных кормовых объектов большая их часть (11 из 15) может быть охарактеризована как имеющая привлекательные для молоди рака *S. quadricarinatus* пищевые качества. Наиболее привлекательными для молоди оказались корма животного происхождения (личинки *Chironomus* sp., мясо кальмара, *Gammarus* sp., личинка *H. illucens*) и растительные корма с высоким содержанием крахмала (семена овса, пшеницы, гречихи (обжаренные), корнеплоды свёклы и клубни картофеля). Для этих категорий кормов зарегистрировано наименьшее количество негативных реакций (таблица).

Семена бобовых, необжаренная гречиха и подсолнечник потреблялись менее охотно. Низкая пищевая привлекательность бобовых в сравнении с другими тестируемыми кормами представляет интерес с учётом того, что именно соя рассматривается как основной вариант замены животных белков при изготовлении коммерческих кормов для раков [Muzinic et al., 2004; Gutierrez, Rodríguez, 2010; Saoud et al., 2012]. Отличием подсолнечника от других кормов, опробованных в эксперименте, было высокое (52,9%) содержание жиров. Большинство авторов сходятся на том, что ракообразные предпочитают корма с низким содержанием жира (не более 8%) [Wickins, Lee, 2002; Saoud et al., 2012]. Возможно, именно содержание большого количества масел стало причиной неактивного потребления семян подсолнечника раками. Исходя из полученных результатов, при использовании в кормах для раков бобовых и подсолнечника следует провести дополнительные испытания их пищевой привлекательности.

Характер поведения раков в случае с сушёной крапивой, когда особи сначала выбрасывали и крошили тестовый образец, а затем, в отсутствии других кормов, возвращались и съедали его, хорошо демонстрирует наличие разницы между первичной реакцией на корм на основе его обследования ротовыми конечностями и непосредственно потреблением корма. При этом следует отметить, что крапиву рекомендуют в качестве дополнительного корма при содержании ракообразных в аквариумистике [Хофштэттер, 2008]. С другой стороны, следует отметить, что в условиях аквакультуры поведение, при котором корм крошится и выбрасывается, может приводить к потерям кормов.

Время потребления кормов оказалось не информативным показателем с точки зрения определения привлекательности кормовых объектов раками. Так, на поедание овса, пшеницы или обжаренной гречихи у раков уходило существенно больше времени, чем на животные корма или картофель и свёклу. При этом негативных поведенческих реакций на овёс, пшеницу или обжаренную гречиху у раков отмечено не было (таблица). Исходя из полученных результатов, можно заключить, что время потребления кормов в большей степени иллюстрирует возможности их механической обработки ротовыми конечностями, а не пищевые предпочтения раков. Наблюдаемые в эксперименте различия во времени потребления кормов между первой и второй повторностью обусловлены происшедшим на протяжении эксперимента ростом особей. Подросшие раки затрачивали меньше времени на потребление корма, размеры которого в обеих повторностях были одинаковы. Таким образом, время потребления зависело как от твёрдости предлагаемых пищевых образцов, так и от размера раков, участвующих в тестировании, и не характеризовала напрямую их пищевую привлекательность.

Использование относительного времени потребления корма позволяет уменьшить влияние на результат размеров особей, при этом основные закономерности, связанные с твёрдостью и пищевой привлекательностью самих кормов, сохраняются (рис. 3). Данный подход может быть использован при проведении и анализе экспериментов на особях, отличающихся по размеру, а данные о скорости потребления раками кормов различного типа могут быть использованы при создании рекомендаций по кормлению раков в аквакультуре.

В природных водоёмах растительная пища и детрит доминируют в рационе взрослых особей рака *C. quadricarinatus*, а в рационе молоди рака обычно выше доля животной пищи [Saoud et al., 2012; Magufu et al., 2018; Zengeya et al., 2022]. Кроме того, многие авторы указывают, что, несмотря на превалирование растительности в рационе у других видов речных раков, животная пища остаётся для них наиболее привлекательной [Momont, 1995; Nystrom, 2002]. Аналогичная тенденция отмечена и в наших экспериментах. Молодь раков активно потребляла растительные корма, но при этом пища животного происхождения имела более высокую пищевую привлекательность.

Многие авторы сходятся во мнении, что речным ракам свойственна эврифагия и высокая пищевая пластичность, проявляющаяся в освоении новых пищевых объектов при сезонных или иных изменениях условий существования и в использовании разной пищи в разных водоёмах [Бродский, 1981; Momont, 1995; Askefors,

1998; Nystrom, 2002; Saoud et al., 2012]. Этим, по-видимому, объясняется тот факт, что для большинства тестируемых кормов в экспериментах нами получены положительные результаты оценки их пищевой привлекательности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основным показателем пищевой привлекательности корма у молоди раков *C. quadricarinatus* является характер их поведения при потреблении кормовых объектов. О неудовлетворительных пищевых качествах объектов свидетельствует высокая доля особей, бросивших или раскрошивших корм, не съевших корм, длительное время удерживавших корм ротовыми конечностями без попыток механической обработки.

Время, за которое раки поедают предлагаемые корма, зависит от их твёрдости и скорости размягчения в воде, а так же размера особей и не может отдельно от других показателей свидетельствовать о его пищевой привлекательности.

При проведении экспериментов на ракообразных необходимо учитывать влияние линек на их пищевое поведение. Выявить непитающихся особей в эксперименте можно осуществив контрольное внесение корма, обладающего высокой пищевой привлекательностью.

Из 15 использованных в эксперименте кормов активной всего молодь рака *C. quadricarinatus* потребляла корма животного происхождения, а среди кормов растительного происхождения наибольшей пищевой привлекательностью обладали семена овса, пшеницы и обжаренной гречихи, а также свёкла и картофель.

Полученные данные могут быть использованы при планировании экспериментов по определению пищевой привлекательности кормовых объектов для десятиногих ракообразных и разработке кормов для раков *C. quadricarinatus*.

Благодарности

Мы признательны коллективу отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» за помощь в проведении экспериментов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания «ФГБНУ ВНИРО» по теме «Разработка полно-

цикловых технологий выращивания перспективных объектов аквакультуры с учётом региональной специфики».

ЛИТЕРАТУРА

- Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Чертопруд Е.С. 2011. Речной рак. Биология, воспроизводство и культивирование. М.: Изд-во ВНИРО. 96 с.
- Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Акимова М.Ю., Паршин-Чудин А.В. 2013. Биология и культивирование австралийского красноклешнёвого рака *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1868). М.: Изд-во ВНИРО. 48 с.
- Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Артемов Р.В., Никонова И.Н., Арнаутов М.В., Артемов А.В., Гершунская В.В. 2022. Оценка эффекта применения комбикормов с различным уровнем белка для молоди австралийского красноклешнёвого рака в условиях УЗВ // Труды ВНИРО. Т. 187. С. 128–137.
- Борисов Р.Р., Кряхова Н.В. 2014. Динамика потребления пищи и её связь с личными процессами у личинок и молоди камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae) // Биология моря. Т. 40. № 2. С. 124–130.
- Бродский С.Я. 1981. Річкові раки. Фауна України. Т. 26. Вып. 3. Київ: Наукова думка, 210 с.
- Виноградская М.И., Касумян А.О. 2019. Вкусовая привлекательность водных организмов для нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* (Cichlidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 59. С. 318–328.
- Жигин А.В., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Загорская Д.С., Арыстангалиева В.А. 2017. Выращивание австралийского красноклешнёвого рака в циркуляционной установке // Рыбное хозяйство. № 1. С. 61–65.
- Загорский И.А., Васильев Р.М. 2012. Линька камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в искусственных условиях на побережье Баренцева моря // Мат. III научно-практ. конф. мол. учёных. М.: Изд-во ВНИРО. С. 26–29.
- Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2013. Вкусовая привлекательность различных гидробионтов для плотвы *Rutilus rutilus*, горчача *Rhodeus sericeus amarus* и радужной форели *Parasalmo (=Oncorhynchus) mykiss* // Вопросы ихтиологии. Т. 53. № 4. С. 479–489.
- Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Никонова И.Н., Чертопруд Е.С. 2020. Рост и развитие белоногой креветки *Penaeus vannamei* при питании разными типами комбикормов в искусственных условиях // Рыбное хозяйство. № 1. С. 78–82.
- Мельник Е.А., Рублевская О.Н., Панкова Г.А., Холодкевич С.В., Иванов А.В., Корниенко Е.Л., Сладкова С.В., Любимцев В.А., Куракин А.С. 2013. Биоэлектронная система контроля токсикологической безопасности биологически очищенных сточных вод // Водоснабжение и санитарная техника. № 1. С. 7–12.
- Пятикопова О.В., Анкешева Б.М., Тангатарова Р.Р., Бедрицкая И.Н. 2022. Гидрохимические условия выращивания австралийского красноклешнёвого рака (*Cherax quadricarinatus*) в Астраханской области // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 5, № 3. С. 32–47. DOI 10.47921/2619-1024_2022_5_3_32.
- Сладкова С.В., Холодкевич С.В., Сафронова Д.В., Борисов Р.Р. 2017. Кардиоактивность раков *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868) в различных физиологических состояниях // Принципы экологии. Т. 6. № 3. С. 43–58.
- Федотов В.П. 2009. Системы хемовосприятия у десятиногих раков // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 45. № 1. С. 3–24.
- Химический состав российских пищевых продуктов: Справочник. 2002 / Под ред. Скурихин И.М., Тутельян В.А. М.: ДеЛи плюс. 236 с.
- Хорошко А.В., Крючков В.Н. 2010. Новые направления прудовой аквакультуры в южных регионах России // Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса. № 2. С. 51–54.
- Хофштэттер К.В. 2008. Креветки и раки в аквариуме. М.: Изд-во Аква-Принт. 118 с.
- Шокашева Д.И. 2018. Специфика многолетней доместикации австралийского рака *Cherax quadricarinatus* в условиях западной части Российской Федерации // Известия ТИПР, Т. 194. С. 188–192.
- Anger K. 2001. The biology of Decapod Crustacean larvae // Crustacean Issue, Balkema Publ., Lisse. V. 14. 405 p.
- Askefors H. 1998. The culture and capture crayfish Fisheries in Europe // World Aquaculture. V. 29. № 2. P. 18–24.
- Chaoshu Z., Tubake T., Thi Thu Thuy N. 2014. Improving feeds and feeding practices for the redclaw aquaculture industry. Report. Rural Industries Research and Development Corporation, Barton, ACT, Australia. 48 p.
- Crandall K.A., Buhay J.E. 2008. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae, Decapoda) in freshwater // Hydrobiologia. V. 595. № 1. P. 295–301.
- Crandall K.A., Grave S. De. 2017. An updated classification of the freshwater crayfishes (Decapoda: Astacidea) of the world, with a complete species list // J. of Crustacean Biology. V. 37. № 5. P. 615–653.
- Derby C. 2021. The Crustacean Antennule: A Complex Organ Adapted for Lifelong Function in Diverse Environments and Lifestyles // Biol. Bull. V. 240. № 2. P. 67–81.
- Derby C.D., Steullet P., Horner A.J., Cate H.S. 2001. The sensory basis to feeding behavior in the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* // Mar. Freshw. Res. V. 52. P. 339–350. DOI: 10.1071/MF01099.
- Garm A., Hallberg E., Høeg J.T. 2003. Role of maxilla 2 and its setae during feeding in the shrimp *Palaemon adspersus* (Crustacea: Decapoda) // Biol. Bull. V. 204. № 2. P. 126–137.
- Gutierrez M.L., Rodriguez E.M. 2010. Effect of protein source on growth of early juvenile redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Parastacidae) // Freshwater Crayfish. V. 17. P. 23–29.
- Hallberg E., Skog M. 2011. Chemosensory sensilla in crustaceans // Chemical Communication in Crustaceans / T. Breithaupt, M. Thiel, eds. Springer, New York. P. 102–122.
- Hartnoll R.G. 2001. Growth in Crustacea – twenty years on // Hydrobiologia. V. № 1–3. P. 111–122.
- Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // Fish and Fisheries. V. 4. № 4. P. 289–347.
- Lawrence C., Jones C. 2002. *Cherax* // Biology of Freshwater Crayfish / D.M. Holdich ed. Blackwell Scientific Press, Oxford. P. 635–670.

- Loya-Javellana G.N., Fielde D.R., Thomea M.J. 1993. Food choice by free-living stages of the tropical freshwater crayfish, *Cherax quadricarinatus* (Parastacidae: Decapoda) // *Aquaculture*. V. 118. P. 299–308.
- Marufu L.T., Dalu T., Crispen P., Barson M., Simango R., Utete B., Nhwatiwa T. 2018. The diet of an invasive crayfish, *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1868), in Lake Kariba, inferred using stomach content and stable isotope analyses // *BiolInvasions Records*. V. 7. № 2. P. 121–132.
- Meakin C.A., Qin J.G., Mair G.C. 2008. Feeding behaviour, efficiency and food preference in yabbies *Cherax destructor* // *Hydrobiologia*. V. 605. P. 29–35.
- Momot W.T. 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems // *Reviews in Fisheries Science*. V. 3. № 1. P. 33–63.
- Muzinic L., Thompson K., Morris A., Webster C., Rouse D., Manomaitis L. 2004. Partial and total replacement of fish meal with soybean meal and brewer's grain with yeast in practical diets for Australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* // *Aquaculture*. V. 230. P. 359–376.
- Nystrom P. 2002. Ecology // *Biology of Freshwater Crayfish* / D.M. Holdich ed. Blackwell Scientific Press, Oxford. P. 192–235.
- Pacioglu O., Zubrod J., Schulz R., Jones J., Pârvulescu L. 2019. Two is better than one: combining gut content and stable isotope analyses to infer trophic interactions between native and invasive species // *Hydrobiologia*. V. 839. P. 1–11.
- Reynolds J.D. 2002. Growth and reproduction // *Biology of Freshwater Crayfish* / D.M. Holdich ed. UK, Oxford: Blackwell Science. P. 152–191.
- Saoud I., Garza de Yta A., Ghanawi J. 2012. A review of nutritional biology and dietary requirements of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868) // *Aquacult. Nutr.* V. 18. 349–68.
- Tulsankar S.S., Cole A.J., Gagnon M.M., Fotedar R. 2021. Time spent in post-feeding activities including feed preference by different weight groups of marron (*Cherax cainii*, Austin 2002) under laboratory conditions // *Applied Animal Behaviour Science*. V. 241. P. 1–6.
- Wickins J.F., Lee D.O.C. 2002. Crustacean Farming Ranching and Culture. Blackwell Science. Oxford (United Kingdom). 446 p.
- Zengeya T.A., Lombard R.J.-H., Nelwamondo V.E., Nunes A.L., Measey J., Weyl O.L. 2022. Trophic niche of an invasive generalist consumer: Australian redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, in the Inkomati River Basin, South Africa // *Austral Ecology*. V. 47. P. 1480–1494.
- Borisov R.R., Kovatcheva N.P., Chertoprud E.S. 2011. Biology, reproduction and cultivation of freshwater crayfish. M.: VNIRO Publishing. 96 p. (In Russ.).
- Borisov R.R., Kovatcheva N.P., Akimova M.Y., Parshin-Chudin A.V. 2013. Biology and cultivation of Australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868). Moscow: VNIRO Publishing. 48 p. (In Russ.).
- Borisov R.R., Kovatcheva N.P., Artemov R.V., Nikonova I.N., Arnautov M.V., Artemov A.V., Gershunskaya V.V. 2022. Efficiency assessment of the use of compound feeds with protein different levels for juveniles Australian red claw crayfish in RAS conditions // *Trudy VNIRO*. V. 187. P. 128–137. DOI: 10.36038/2307–3497–2022–187–128–137. (In Russ.).
- Borisov R.R., Kryakhova N.V. 2014. Feeding dynamics and the connection with the molting of larvae and juveniles of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae) // *Russian J. of Marine Biology*. V. 40, № 2, P. 112–118. DOI: 10.1080/17451000600672529.
- Brodskij S.Ja. 1981. Pichkovi paki. Fauna Ukraini. T. 26. Vyp. 3. Kiiv: Naukova dumka, 210 p.
- Vinogradskaya M.I., Kasumyan A.O. 2019. Palatability of water organisms for Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Cichlidae) // *J. of Ichthyology*. V. 59. № 3. P. 389–398. DOI: 10.1134/S0042875219030226. (In Russ.).
- Zhigin A.V., Borisov R.R., Kovacheva N.P., Zagorskaya D.S., Aristangaliev V.A. 2017. Cultivation of Australian red-claw crayfish in circulation systems // *Rybnoe hozyajstvo*. № 1. P. 61–65. (In Russ.).
- Zagorskiy I.A., Vasiliev R.M. 2012. Molting of the king crab (*Paralithodes camtschaticus*) under artificial conditions on the Barsky coast of the sea // *Mat. III scient.-pract. Conf. young scientists*. Moscow: VNIRO Publish. P. 26–29. (In Russ.).
- Kasumyan A.O., Tin'kova T.V. 2013. Gustatory attractiveness of various hydrobionts for roach *Rutilus rutilus*, bitterling *Rhodeus sericeus amarus* and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // *J. of Ichthyology*. T. 53. № 4. P. 479–489. DOI: 10.7868/S0042875213040024. (In Russ.).
- Kovatcheva N.P., Borisov R.R., Nikonova I.N., Chertoprud E.S. 2020. The growth and development of white leg shrimp *Penaeus vannamei* when feeding with different types of mixed fodders under artificial conditions // *Fisheries*. № 1. P. 78–82. DOI: 10.37663/0131–6184–2020–1–78–82. (In Russ.).
- Mel'nik E.A., Roublevskaya O.N., Pankova G.A., Kholodkevich S.V., Ivanov A.V., Kornienko E.L., Sladkova S.V., Lyubimcev V.A., Kurakin A.S. 2013. Bioelectronic system of monitoring the toxicological safety of biologically treated wastewater // *Vodosnabzhenie i sanitarnaja tehnika*. № 1. P. 7–12. (In Russ.).
- Pyatikopova O.V., Ankesheva B.M., Tangatarova R.R., Bedritskaya I.N. 2022. Some aspects of the growing conditions of the Australian red-clawed crayfish (*Cherax quadricarinatus*) in the Astrakhan Region // *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya*. T. 5, № 3. C. 32–47. DOI: 10.47921/2619–1024_2022_5_3_32. (In Russ.).
- Sladkova S.V., Kholodkevich S.V., Safronova D.V., Borisov R.R. 2017. Cardiac activity of crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868) in different physiological states // *Principles of the Ecology*. T. 24. № 3. P. 40–53. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6442. (In Russ.).
- Fedotov V.P. 2009. Chemo perception systems in decapod crayfish // *J. of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. V. 45. No. 1. P. 3–24. (In Russ.).
- Chemical composition of Russian food products: Handbook*. 2002. / Skurikhin I.M. Tutelyan V.A. ed. M.: Delhi plus. 236 p. (In Russ.).

REFERENCES

- Khoroshko A.V., Kryuchkov V.N. 2010. New directions of pond aquaculture in the southern regions of Russia // Theoretical and applied problems of the agro-industrial complex. № 2. P. 51–54. (In Russ.).
- Hofstjetter K.V. 2008. Shrimps and crayfish in the aquarium. Moscow: Aqua-Print Publishing House. 118 p. (In Russ.).
- Shokasheva D.I. 2018. Specific features of long-term domestication of australian crayfish *Cherax quadricarinatus* in conditions of the western part of Russian Federation // Izvestiya TINRO. V. 194. P. 188–192. DOI: 10.26428/1606–9919–2018–194–188–192. (In Russ.).
- Anger K. 2001. The biology of Decapod Crustacean larvae // Crustacean Issue, Balkema Publ., Lisse. V. 14. 405 p.
- Askefors H. 1998. The culture and capture crayfish Fisheries in Europe // World Aquaculture. V. 29. № 2. P. 18–24.
- Chaoshu Z., Tubake T., Thi Thu Thuy N. 2014. Improving feeds and feeding practices for the redclaw aquaculture industry. Report. Rural Industries Research and Development Corporation, Barton, ACT, Australia. 48 p.
- Crandall K.A., Buhay J.E. 2008. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae, Decapoda) in freshwater // Hydrobiologia. V. 595. № 1. P. 295–301.
- Crandall K.A., Grave S. De. 2017. An updated classification of the freshwater crayfishes (Decapoda: Astacidea) of the world, with a complete species list // J. of Crustacean Biology. V. 37. № 5. P. 615–653.
- Derby C. 2021. The Crustacean Antennule: A Complex Organ Adapted for Lifelong Function in Diverse Environments and Lifestyles // Biol. Bull. V. 240. № 2. P. 67–81.
- Derby C.D., Steullet P., Horner A.J., Cate H.S. 2001. The sensory basis to feeding behavior in the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* // Mar. Freshw. Res. V. 52. P. 339–350. DOI: 10.1071/MF01099.
- Garm A., Hallberg E., Høeg J.T. 2003. Role of maxilla 2 and its setae during feeding in the shrimp *Palaemon adspersus* (Crustacea: Decapoda) // Biol. Bull. V. 204. № 2. P. 126–137.
- Gutierrez M.L., Rodriguez E.M. 2010. Effect of protein source on growth of early juvenile redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Parastacidae) // Freshwater Crayfish. V. 17. P. 23–29.
- Hallberg E., Skog M. 2011. Chemosensory sensilla in crustaceans // Chemical Communication in Crustaceans / T. Breithaupt, M. Thiel, eds. Springer, New York. P. 102–122.
- Hartnoll R.G. 2001. Growth in Crustacea – twenty years on // Hydrobiologia. V. № 1–3. P. 111–122.
- Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // Fish and Fisheries. V. 4. № 4. P. 289–347.
- Lawrence C., Jones C. 2002. *Cherax* // Biology of Freshwater Crayfish / D.M. Holdich ed. Blackwell Scientific Press, Oxford. P. 635–670.
- Loya-Javellana G.N., Fielde D.R., Thomea M.J. 1993. Food choice by free-living stages of the tropical freshwater crayfish, *Cherax quadricarinatus* (Parastacidae: Decapoda) // Aquaculture. V. 118. P. 299–308.
- Marufu L.T., Dalu T., Crispen P., Barson M., Simango R., Utete B., Nhwatiwa T. 2018. The diet of an invasive crayfish, *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1868), in Lake Kariba, inferred using stomach content and stable isotope analyses // BiolInvasions Records. V. 7. № 2. P. 121–132.
- Meakin C.A., Qin J.G., Mair G.C. 2008. Feeding behaviour, efficiency and food preference in yabbies *Cherax destructor* // Hydrobiologia. V. 605. P. 29–35.
- Momot W.T. 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems // Reviews in Fisheries Science. V. 3. № 1. P. 33–63.
- Muzinic L., Thompson K., Morris A., Webster C., Rouse D., Manomaitis L. 2004. Partial and total replacement of fish meal with soybean meal and brewer's grain with yeast in practical diets for Australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* // Aquaculture. V. 230. P. 359–376.
- Nystrom P. 2002. Ecology // Biology of Freshwater Crayfish / D.M. Holdich ed. Blackwell Scientific Press, Oxford. P. 192–235.
- Pacioglu O., Zubrod J., Schulz R., Jones J., Pârvulescu L. 2019. Two is better than one: combining gut content and stable isotope analyses to infer trophic interactions between native and invasive species // Hydrobiologia. V. 839. P. 1–11.
- Reynolds J.D. 2002. Growth and reproduction // Biology of Freshwater Crayfish / D.M. Holdich ed. UK, Oxford: Blackwell Science. P. 152–191.
- Saoud I., Garza de Yta A., Ghanawi J. 2012. A review of nutritional biology and dietary requirements of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868) // Aquacult. Nutr. V. 18. 349–68.
- Tulsankar S.S., Cole A.J., Gagnon M.M., Fotedar R. 2021. Time spent in post-feeding activities including feed preference by different weight groups of marron (*Cherax cainii*, Austin 2002) under laboratory conditions // Applied Animal Behaviour Science. V. 241. P. 1–6.
- Wickins J.F., Lee D.O.C. 2002. Crustacean Farming Ranching and Culture. Blackwell Science. Oxford (United Kingdom). 446 p.
- Zengeya T.A., Lombard R.J.-H., Nelwamondo V.E., Nunes A.L., Measey J., Weyl O.L. 2022. Trophic niche of an invasive generalist consumer: Australian redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, in the Inkomati River Basin, South Africa // Austral Ecology. V. 47. P. 1480–1494.

Поступила в редакцию 07.04.2023 г.

Принята после рецензии 02.06.2023 г.