0-772061

На правах рукописи

СУДНИК Светлана Александровна

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ КРЕВЕТОК

03.00.16 - Экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Калининград - 2008

Работа выполнена в Федеральном государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Калининградский государственный технический университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор

Буруковский Рудольф Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Никитина Светлана Михайловна
РГУ имени Канта

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА КГУ
0000467755

кандидат биологических наук
Спиридонов Василий Альбертович
Институт океанологии
им. П.П. Ширшова РАН

Ведущая организация: Лаборатория экологии и морфологии
морских беспозвоночных
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится 29 октября 2008 г. в 16.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.084.04 при ФГОУ ВПО «Российский государственный университет им. И. Канта» по адресу : г.Калининград, ул.Университетская, 2, факультет биоэкологии, аудитория 143.

Отзывы на автореферат направляются по адресу: 236040, г. Калининград, ул. Университетская, 2, факультет биоэкологии, кафедра ботаники и экологии растений.

Факс: (4012) 53-37-07; (4012) 53-37-75

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Российского университета им. И. Канта (г. Калининград, ул. Университетская, 2).

Автореферат разослан «24» сентября 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета И.Ю. Губарева

0. 772061

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Креветки, несмотря на то, что их вылов составляет лишь около 3% мирового улова, играют важную роль в экономике мирового рыболовства, особенно в странах, имеющих ресурсы креветочного промысла или условия для их разведения. Это связано с высокой стоимостью и устойчивым ростом спроса на них [Ikeda, 1993]. Креветки – важнейший компонент морских и пресноводных биоценозов [Буруковский, 2003, 2007; Martin, Haney, 2005]. Отсюда – актуальность исследований репродуктивной биологии креветок.

Результат размножения – ключевой этап экологии каждого вида. Характеристики воспроизводства – центральные проблемы промысловой, популяционной и эволюционной экологии. Репродуктивные адаптации (их совокупность – репродуктивные стратегии) интегрируют все остальные адаптации организменного и популяционного уровня и определяют характер тактики жизненного цикла и популяционный адаптивный комплекс [Нигматуллин, 1988, 2005]. Они, как любые иные, формируются и реализуются на разных иерархических уровнях – от клеточного, органного и организменного до популяционного с контролем на экосистемном уровне [Шмальгаузен, 1969].

Понятие "репродуктивная стратегия" включает совокупность репродуктивных характеристик, или адаптивных "ответов" организма, связанных с размножением (моно- или полициклия, размер и возраст полового созревания, степень заботы о потомстве, тип оогенеза, созревания гонады, размер яиц, плодовитость, продолжительность репродуктивного периода, уровень энергетических затрат на репродуктивную активность). Оно отражает приспособленность вида к конкретной среде обитания и испытывает действие отбора. Репродуктивные адаптации обеспечивают достижение главной цели популяции – квазиустойчивое и расширенное воспроизводство [Нигматуллин, 1988; Касьянов, 1989].

Корректное познание популяционных репродуктивных параметров возможно лишь на основе целевого изучения их индивидуальных характеристик, формирования и реализации плодовитости в онтогенезе. Особенности репродуктивной стратегии различимы уже в созревании яичника. Оно характеризуется общностью для всех животных с одной стороны, и наличием специфических черт у каждого вида, или, скорее, данной экологической группы – с другой. У некоторых видов уже на его ранних этапах можно обнаружить первые признаки адаптации к конкретным условиям размножения. Следовательно, созревание яичника – фундамент репродуктивной биологии вида.

Несмотря на это, его изученность у креветок недостаточна и крайне неравномерна, ограничивается объектами промысла или аквакультуры (в основном шельфовые

мелководные виды). Глубоководные креветки почти не изучены. Описания созревания самок креветок часто поверхностны, утилитарны и несравнимы. Имеется разрыв между высоким уровнем исследования биохимии, регуляции процессов размножения у креветок [Adiyodi et al., 1970; Charniaux-Cotton, 1985; Krol et al., 1992; Quackenbush, 2001] и отсутствием хорошей интерпретации полученных результатов. Наша работа позволяет впервые получить картину путей репродуктивных адаптаций у креветок в целом.

Цель и задачи исследования. Описать основные черты репродуктивных характеристик зарывающихся, эпибентосных, придонных и пелагических креветок разных глубин (шельфа, его кромки, материкового склона) и климатических зон, с выделением репродуктивных стратегий и анализом их экологической обусловленности. Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Исследовать оогенез креветок у представителей разных экологических групп и провести их сравнение и типизацию установок на развитие яйца.

2. Описать строение яичников и характер их созревания у креветок разных экологических групп, провести типизацию особенностей их созревания в качестве основополагающего признака репродуктивной стратегии.

3. Охарактеризовать у зрелых самок креветок с разной экологией изменчивость величин разового гонадо-соматического индекса (ГСИ).

4. Разработать для самок креветок разных экологических групп сравнимые шкалы для определения стадий созревания яичника и стадий зрелости репродуктивной системы.

5. Описать изменчивость размеров зрелых ооцитов и величин абсолютной разовой плодовитости (АРП) креветок.

6. Описать типы репродуктивных стратегий самок креветок и экологические предпосылки их формирования.

Положения, выносимые на защиту:

1. На каждом из трех уровней созревания репродуктивной системы самок креветок (клеточном (оогенез), органном (созревание яичников) и организменном (функциональное созревание особи)) проявляются не только характерные особенности репродуктивной стратегии, но и ее экологическая обусловленность.

2. Для исследованных креветок характерен прерывистый тип оогенеза, сочетающий непрерывную асинхронность протоплазматического и синхронность трофоплазматического роста, что обеспечивает единовременный вымет всех вителлогенных ооцитов. При установке на формирование крупных яиц у креветок появляется 2-й перерыв оогенеза – между оогониями и ооцитами протоплазматического роста.

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА
им. Н. И. ЛОБАЧЕВСКОГО
КАЗАНСКОГО ГОС. УНИВЕРСИТЕТА

3. Изменчивость размера зрелых ооцитов и величин абсолютной разовой плодовитости креветок экологически определены следующими условиями: степенью связи с дном, соленостью, глубиной обитания и географической широтой.

4. Репродуктивные стратегии креветок обусловлены слабо (пенеоидные) или хорошо (каридные) развитой заботой о потомстве и экологическими условиями (степенью связи с дном и глубиной обитания).

Научная новизна. Применен трехуровневый подход к описанию созревания репродуктивной системы самок креветок. Предложены методологические и методические подходы, позволяющие получить сравнимые репродуктивные характеристики креветок различных экологических групп. Впервые по единой методике описан оогенез 14 видов, получены данные о величине разового ГСИ у 60 видов креветок. Проведен сравнительный анализ величин АРП и размера зрелого ооцита у 44 видов креветок из разных таксономических (11 семейств) и экологических (8) групп. Исследована их изменчивость в зависимости от экологических условий (глубины и широты обитания, связи с дном, солености). Выделены 8 классов репродуктивных стратегий самок морских креветок и выполнен анализ их экологической обусловленности.

Теоретическая и практическая значимость. Обнаружено, что характер оогенеза, особенности морфологии и анатомии яичников креветок имеют важное макротаксономическое значение. Разработаны представления об экологической эволюции оогенеза креветок. Типизация репродуктивных стратегий самок морских креветок создала основу для углубленной разработки концепции адаптивной иррадиации креветок и экологических аспектов их эволюции.

Описан оогенез пяти промысловых видов креветок. Созданные шкалы состояния гонад креветок могут служить основой для разработки таковых у всех десятиногих раков, в том числе промысловых видов. Это дает возможность получения более точных репродуктивных параметров при разработке научно обоснованных методов управления их запасами. Материалы по изучению гонад креветок могут быть использованы в учебных курсах по "Зоологии беспозвоночных", "Гидробиологии", "Экологии", "Биологии гидробионтов".

Апробация работы. Материалы работы были доложены и обсуждались на научных конференциях НАФО (Канада, 1997, 1998); конференции молодых ученых "Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов" (Владивосток, 1999); 3-й межвузовской научно-технической конференции аспирантов и соискателей "Научно-технические разработки в решении проблем рыбопромыслового флота..." (Калининград, 1999); международной научной конференции, посвященной 70-летию КГТУ (Калининград, 2000); 8-м Коллоквиуме по десятиногим ракообразным Средиземного моря (Греция, 2002);

8-м и 9-м съездах ГБО РАН (Калининград, 2001: Тольятти, 2006); 7-й Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (Мурманск, 2006); Международных Чтениях памяти В.Л. Вагина "Морская зоология и паразитология: поиски и открытия" (Казань, 2007).

Декларация личного участия автора. Исследования проводятся автором с 1997 г. на базе "КГТУ": описан оогенез 14 видов креветок, для чего на основании изучения 1578 гистологических препаратов яичников 263 особей выполнены измерения ооцитов, их структур, фолликулярных клеток (всего 13000 промеров), сделаны микрофотографии, схемы строения яичников; у самок 60 видов (974 экз.) проанализированы величины разового ГСИ; у 30 видов (650 экз.) – АРП; у 19 видов (190 экз.) – размера зрелого ооцита; для *P. borealis* выполнен полный биологический анализ 1920 экз., изучены особенности формирования и функционирования репродуктивной системы. Всего исследовано 3198 экз. креветок.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 14 работ, из них 3 в журналах из списка ВАКа.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из списка сокращений, введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложения. Основной текст изложен на 187 страницах машинописного текста, включающих 5 таблиц и 7 рисунков. Приложение содержит 14 таблиц, 50 рисунков. Библиографический список насчитывает 310 названий, из которых – 223 на иностранных языках.

Благодарности. Приношу сердечную благодарность Р.Н. Буруковскому за предоставление материала и неоценимую помощь при подготовке работы; Ч.М. Нигматуллину – за чтение рукописи и ценные замечания; В.В. Лаптиховскому и Е.Н. Науменко – за обсуждение ряда аспектов работы; Л.Л. Роменскому – за передачу для обработки материала; В.А. Никифоровой и И.А. Дмитриевой – за большой объем технической помощи. А.А. Елисееву – за содействие в изготовлении микрофотографий; М.В. Панкратову – за всестороннюю поддержку и помощь в обработке данных.

1. ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ КРЕВЕТОК

Выполнен анализ истории развития исследований репродуктивной биологии креветок, которая во многом отражает историю развития промысла и промышленного разведения креветок, а также смену приоритетов в этих процессах (по результатам изучения 200 работ, с 1930 по 2007 г.). В той или иной степени изучены промысловые креветки рода Penaeidae и Pandalidae, в меньшей – сем. Aristeidae и Sergestidae, а также культивируемые Palaemonidae и Atyidae. Показано отсутствие экологического анализа имеющихся данных и фрагментарность сведений о репродуктивной биологии креветок вследствие специфики целей и, соответственно, методологических подходов, различия в терминологии, что привело

к несравнимости полученных результатов. Буруковский [1970] впервые унифицировал терминологию по оогенезу креветок и остался фактически единственным, кто использовал полноценный подход при описании созревания самок. Его работы [1970-1977] стали основой для разработки методологии данной диссертации: изучения морфо-анатомических и цитоморфологических особенностей формирования и развития репродуктивной системы креветок на базе единых подходов и методов для получения сравнимых результатов. Подчеркивается важность различения физиологического и функционального созревания креветок, особенно у видов, меняющих пол, так как без учета этого делаются неверные выводы и даются неоправданные рекомендации по промыслу.

Показана актуальность нашей работы, выявившей необходимость уточнения полевых, макроскопических шкал для определения стадий зрелости креветок, их сравнимости, возможности более точной интерпретации состояния самок, что важно при решении проблем управления промыслом креветок и контроля их состояния в аквакультуре.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в экспедициях Управления "Запрыбпромразведки", АО "Рыбпрогноз", АтлантНИРО и ИОАН СССР в различных климатических и экологических зонах Мирового океана на глубинах 15-3600 м в 1963-2005 гг. (табл. 1) и, с официального разрешения, передан автору научным руководителем Р.Н. Буруковским в виде 1578 гистологических препаратов яичников 263 особей 14 видов (для описания оогенеза), проб *P. borealis* (1920 экз.) и карточек полного биологического анализа 1015 экз. 62 видов для камеральной и статистической обработки. Объекты исследования включают зарывающиеся, эпибентосные, придонные, эпи-, мезо- и батипелагические виды шельфа, его кромки и материкового склона [экологические группы по: Буруковский, 1983].

Яичники для выполнения гистологии отбирались во всем диапазоне их визуально различимых изменений и фиксировались жидкостью Буэна или смесью 10% раствора формальдегида и ледяной уксусной кислоты, т.е. жидкостью Буэна без пикриновой кислоты (10:1). Для изучения оогенеза пробы были обработаны в АтлантНИРО с помощью стандартных гистологических методик [Роскин, Левинсон, 1957]. Срезы красили железным гематоксилином по Гейденгайну или по Маллори. Для выявления локализации жировых включений в ооцитах применялась окраска Суданом черным Б [Лилли, 1969]. У ооцитов всех фаз развития проводили не менее 10 измерений большого диаметра (БД) ооцита, ядрышковых структур, ядер, желтковых вакуолей, ядер фолликулярных клеток (ФК).

Состояние креветок-гонохористов оценивалось по методике биологического анализа Р.Н. Буруковского [1992], а протерандрических гермафродитов – по Б.Г. Иванову, В.И. Соколову [1997] в нашей модификации. В анализ входили определения длины (от орбит глаз

до заднего края тельсона, ДТ) и массы тела, пола и стадии зрелости. При подсчете вителлогенных ооцитов преднерестовых самок определяли значения АРП. Разовый ГСИ рассчитывали как отношение массы зрелых яичников к массе тела самки без гонад (в %).

Таблица 1 - Сведения об исследованном материале

№	Вид исследования	Районы сбора	Время сбора	Материал	
				Количество видов	Количество особей
1.	Оогенез	Восточная и Тропическая Атлантика	1976-1984 гг.	14	263
2.	ГСИ	Атлантический, Индийский, Тихий, Южный океаны	1963-2005 гг.	60	974
3.	АРП		1963-2005 гг.	30	650
4.	Размер зрелого ооцита		1963-2005 гг.	19	190
5.	Функциональное созревание *P. borealis*	банка Флемиш, СЗА	1996, 1999 гг.	1	1920
Итого				66	3198

КОРЗО (коэффициент относительного размера зрелого ооцита) – как отношение БД зрелого ооцита (БДЗО) к ДТ преднерестовой самки (в %). Для математической обработки полученных результатов и построения графиков использован пакет компьютерных программ Excel, для изготовления рисунков – Adobe Photoshop CS2 для Windows XP.

Терминология и понятийный аппарат. Мы различаем термины и понятия, обозначающие состояние ооцитов (фазы и периоды), яичников (стадии созревания) и репродуктивной системы в целом (стадии зрелости) [по: Сорокин, 1957; Буруковский, 1970, 1975]. *Стадии созревания яичников* – последовательные этапы, которые гонада проходит в своём созревании, характеризуются определенным расположением ооцитов в яичнике и фазой, в которой находится наиболее развитая генерация ооцитов, то есть гистологическими картинами. *Стадии зрелости репродуктивной системы* – изменения яичников и акцессорных органов, определяемые невооружённым глазом. Описание стадий созревания яичников служит фундаментом для создания шкалы зрелости репродуктивной системы, поскольку каждая стадия зрелости привязана к одной или нескольким определённым стадиям созревания яичников.

Для креветок характерен единовременный нерест. Однако в течение одного репродуктивного сезона в разных частях ареала один и тот же вид может нереститься от одного до 2-3, а, возможно, и более раз [Буруковский, 1993]. Поэтому количество ооцитов, созревающих в течение данного гонадного цикла, не всегда равно абсолютной индивидуальной плодовитости (АИП) в ее общепринятом понимании [Иванков, 1985; Овен, 2000]. То же, относительно ГСИ преднерестовых самок. Мы не имеем ни технической, ни фактологической возможностей определить АИП и рассчитать ГСИ за репродуктивный период для каждого исследованного нами вида. Поэтому мы сравниваем между собой

количество зрелых ооцитов, имеющееся в преднерестовых яичниках (эту величину мы назвали абсолютной разовой плодовитостью – АРП (= butchfecundity ихтиологов: [Murua, Saborido-Rey, 2003])) и величину ГСИ одного гонадного цикла (разовый ГСИ).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Сравнительно-экологическая характеристика исследованных креветок

Все исследованные 66 видов мы разделили на следующие экологические группы: **1.** *зарывающиеся (З) шельфа (Ш)* – сем. Penaeidae, Solenoceridae, Crangonidae; **2.** *З кромки шельфа (КШ) и материкового склона (МС)* – сем. Solenoceridae, Crangonidae, Glyphocrangonidae; **3.** *эпибентосные (ЭБ) Ш, КШ* – сем. Pandalidae, Palaemonidae, Stylodactylidae; **4.** ***ЭБ МС*** – сем. Nematocarcinidae, Pandalidae; **5.** *придонные (ПД) МС* – сем. Aristeidae, Benthesicymidae, Pasiphaeidae, Pandalidae; **6.** *эпи-, мезо- и батипелагические (ЭП, МП и БП)* – сем. Benthesicymidae, Penaeidae, Sergestidae, Pasiphaeidae, Oplophoridae, Pandalidae.

Пенеоидные креветки – наименее специализированные и наиболее примитивные в системе декапод [Буруковский, 2003а]. Большинство из них откладывают яйца в воду (слабая забота о потомстве). Из яйца вылупляется планктотрофная личинка науплий. Среди каридных представитель сем. Nematocarcinidae имеет самые примитивные признаки, сближающие его с пенеоидными. Другой полюс – креветки сем. Pandalidae, Crangonidae и Palaemonidae, относящиеся к "высшим креветкам", [терминология по: Буруковский, 2003б] а последнее – одна из самых молодых групп фауны креветок, тяготеющая к пресным водам. Сем. Oplophoridae и Pasiphaidae находятся между ними. Первое, вероятно, ближе к нематокарцинусам, вторые – к пандалидам. Маленькое сем. Stylodactylidae, вероятно, реликтовая группа. Каридные креветки имеют более развитую заботу о потомстве: вынашивают яйца на плеоподах. Эмбриогенез у некоторых из них достигает почти прямого развития [Burukovsky, 1993; Судник, 2007б].

Проведенный нами анализ позволяет описывать особенности оогенезов, отражающих их эволюцию и развитие репродуктивных стратегий у креветок.

3.2. Экологические аспекты клеточного уровня созревания особи

Описаны оогенез и созревание яичников, изученные нами у 14 видов креветок. Это предваряется характеристикой каждого вида (ареал, батиметрия, краткий очерк экологии и промысла). Суть результатов и их обсуждения заключаются в следующем.

1. **Строение ядрышкового аппарата ооцитов.** У мелкояйцовых *зарывающихся видов шельфа* (пенеидные *Melicertus kerathurus*, *Parapenaeus longirostris*, *Parapenaeopsis atlantica*, *Solenocera africana*) и *придонных батиальных* креветок (аристеидные *Aristaeopsis*

edwardsiana, *Aristeus varidens*) в течение оогенеза увеличивается количество ядрышковых структур (ЯС) и образуются крупные ядрышковые комплексы неправильной формы. У мелкояйцовых ***ЭБ*** креветок *шельфа и его кромки* множественные мелкие ЯС есть только в ооцитах начала ПР, к концу оогенеза их количество уменьшается до 1-3 экз. (каридных *Nematocarcinus africanus*, *Plesionika edwardsii*), а у другого вида из этой экологической группы – каридной *Plesionika ensis*, откладывающей более крупные яйца, в ядре ооцитов лишь одно сложно устроенное округлое ядрышко, размер которого в течении ПР существенно увеличивается. У *эпи-мезопелагической* пенеидной *Funchalia danae* с относительно крупными яйцами, так же как у крупнояйцовых *мезо-* и *батипелагических* каридных креветок (*Glyphus marsupialis*, *Pasiphaea tarda*, *Parapasiphaea sulcatifrons*, *Systellaspis debilis*) в ядрах ооцитов формируются крупные ядрышки или ядрышковые комплексы неправильной формы.

Выделены **4 типа строения ядрышкового аппарата**: **1.** пенеоидный (мелкие овальные или продолговатые ядрышки, сливающиеся в несколько бесформенных ядрышковых комплексов); **2.** нематокарцинидный (множество мелких ЯС образуют 1-3 небольших ядрышка неправильной формы); **3.** фунхалиидно–пасифеидно–оплофоридный (отдельные ЯС формируют крупное ядрышко неправильной формы или сложный ядрышковый комплекс); **4.** пандалидный (одно средней величины округлое сложное ядрышко). Первый характерен для *зарывающихся* видов *шельфа* и *придонных батиальных* видов, второй – для *эпибентосных* креветок *шельфа* и **его** *кромки*, третий – для *пелагических* креветок, четвертый – для *эпибентосных* креветок *кромки шельфа* и *верхней части материкового склона*. Это, возможно, отражает экологическую эволюцию оогенеза от пенеоидных и низших каридных креветок к высшим. Ее суть – упорядочение строения ядрышек: крупные ядрышковые комплексы → относительно крупные ядрышки неправильной формы → относительно мелкие, но сложные, округлые ядрышки.

2. **Размеры ядер ооцитов.** Уже у оогоний креветок из разных экологических групп размеры ядер сильно отличаются: у ♂ ***ЭБ, ПД*** креветок (пенеоидных, каридных *N. africanus* и *Pl. edwardsii*) – 6-19 μм, по сравнению с *мезо-батипелагическими* креветками (*Gl. marsupialis*, *P. tarda* и *S. debilis*) – 60-70 μм (что предполагает у последних полиплоидию). Различие в размерах ядер оогоний предопределяет значительные различия в дефинитивном размере ядер ооцитов креветок 2-х групп: у пенеоидных он сравним во всех фазах развития ооцита, достигая 63-150 μм, что меньше такового у каридных в 1,6 раза (до 240 μм). Общее увеличение ядра ооцитов в обеих группах (Penaeoidea и Caridea) примерно одинаково – в 6-8 раз (табл. 2).

Таблица 2 – Размеры ядер ооцитов у креветок (БД, μм)

Виды	Ооогонии	Ооциты протоплазматического роста			Ооциты трофоплазматического роста		
		1 фаза	2 фаза	3 фаза	1 фаза	2 фаза	3 фаза
Aristeus varidens	8-12	14-20	24-32	40-68	50-80	—	—
Aristaeopsis edwardsiana	—	15-25	20-47	—	—	—	140*
Melicertus kerathurus	6-14	4-19	12-37	24-60	22-63	—	—
Parapenaeopsis atlantica	8-19	8-16	15-42	—	—	36-102*	—
Funchalia danae	—	—	24-88	54-90	—	—	200*
Parapenaeus longirostris	—	8-19	18-62	43-90	83-112	73-130*	—
Solenocera africana	—	6-19	9-50	22-119	42-150	38-231*	44-125*
Farfantepenaeus notialis [1]	—	13-15	21-28	44-50	до 52	—	—
Marsupenaeus japonicus [2]	—	—	—	14-28	20-77	24-42*	—
Nematocarcinus africanus	10-14	13-16	до 30	50-60	50-60	—	75*
Systellaspis debelis	25-62	50-70	75-150	130-200	150-200	160-225*	—
Glyphus marsupialis	20-70	50-105	75-150	140-225	150-240	225-245*	—
Pasiphaea tarda	38-60	50-88	90-155	130-180	—	—	—
Parapasiphaea sulcatifrons	—	55-145	75-220	—	—	—	—
Plesionika ensis	12-19	16-43	31-62	50-75	48-100	62-70*	62-100*
Plesionika edwardsii	до 10	16-18	до 25	40-48	до 40	40*	40*

* – примерный размер измененного ядра; 1 – по Буруковский, 1970; 2 – по Yano, 1988.

3. **Размеры ооцитов.** Изменения размеров ооцитов и их динамика в течение оогенеза у креветок соответствует изменениям у них размера ядер (табл. 3). Уже оогонии у *батипелагических* пасифеид и оплофорид в 3-6 раз крупнее, чем у 3, ***ЭБ, ПД*** креветок (большинство пенеид, аристеид, каридных видов других семейств), к концу оогенеза разница увеличивается до 8-16 раз.

Размер зрелых ооцитов у пенеоидных достигает 250-360 μм. Среди них выделяется *F. danae* – *эпи-мезопелагический* вид: размер его ооцитов на каждом этапе развития превышает в 2-3 раза таковой у других пенеоидных – *зарывающихся* на *шельфе* и *придонных* креветок ***МС*** (0,68 мм, в отличие от 0,25-0,45 мм, соответственно). Среди каридных наименьшие ооциты – у *N. africanus* и плезионик (0,4-0,6 мм) – *эпибентосных* обитателей ***КШ*** и *верхней части* ***МС*** (около 430-600 μм), а наибольшие – у пасифеид и оплофорид (*Gl. marsupialis*, *Par. sulcatifrons* и *S. debilis*, до 6,4 мм) – интерзональных *мезо- и батипелагических* креветок.

Специфический признак зрелого ооцита у пенеоидных и у примитивных каридных видов (нематокарцинид) – появление на периферии ооплазмы кортикальных структур (крипт). Они могут иметь разную форму – округлую (*A. varidens*), грушевидную (*F. danae*), зерновидную (*S. africana*). Их наличие связано с тем, что пенеоидные откладывают яйца в воду, формируя для увеличения их плавучести сложные оболочки. Каридным, вынашивающим эмбрионы, крипты, видимо, не нужны. У примитивной каридной *N. africanus* мы нашли подобие кортикальных структур в виде периферической зоны, гомологичной криптам пенеоидных. Это, вероятно, анцестральный признак, доставшийся им от общих с пенеидами предков.

Таблица 3 – Размеры ооцитов у креветок и других декапод (БД, μм)

Виды	Ого-нии	Ооциты ПР			Ооциты ТР		
		1 фаза	2 фаза	3 фаза	1 фаза	2 фаза	3 фаза
Aristeus varidens	8-12	18-36	32-40	48-72	80-140	160-220	до 250
Arist. edwardsiana	—	18-34	40-99	—	—	—	254-350
Mel. kerathurus	8-26	8-40	19-75	42-125	45-159	—	250-400
Par. atlantica	—	9-24	21-90	—	—	171-240	—
Funchalia danae	—	—	36-100	108-213	—	—	350-675
Par. longirostris	—	12-34	31-130	81-147	190-235	200-340	—
Solenocera africana	—	9-31	12-87	56-193	131-287	156-330	220-350
Far. notialis [1]	—	17-30	20-60	50-80	80-230	170-370	220-440
Far. duorarum [2]	—	—	—	110-200	150-220	200-280	250-320
Far. aztecus [2]	—	—	—	—	180	220-250	280
Fen. monodon [3]	—	< 55		< 100	< 250		< 300
Lit. vannamei [15]	—	до 50			300		
Fen. semisulcatus [6]	—	до 100			100-300		450
Mar. japonicus [17]	< 10	10-34	30-80	68-88	80-144	110-237	200-288
Litopenaeus setiferus [2]	—	—	—	150	200	240-260	290
Fen. indicus [4]	—	до 80			80-240	180-300	220-380
Parap. stylifera [4]	—	до 96			100-250	160-320	190-350
Metapenaeus dobsoni [4]	—	до 80			80-190	140-250	140-320
Trach. curvirostris [14]	—	48-98			91-266		
Aristeus antennatus [5]	—	—	—	80-100	—	—	—
Ar. foliacea [5]	—	< 200			—	—	410
Sycionia ingentis [10]	—	—	—	—	—	—	225
Glyphus marsupialis	35-75	75-260	225-525	500-700	575-940	950-2275	3000-6375
Pasiphaea tarda	50-103	75-262	205-475	530-675	—	—	—
Par. sulcatifrons	—	140-295	445-600	—	—	—	> 2015*
Systellaspis debilis	31-106	70-170	150-625	625-925	925-1625	1350-2700	—
Nem. africanus	13-15	20-25	30-40	80-90	100-120	—	430-600
Plesionika ensis	19-32	19-55	50-106	83-125	96-165	144-212	350-540
Plesionika edwardsii	14-18	20-24	40-72	72-100	100-112	100-240	200-400
Nem. lanceopes [16]	—	16-280			200-450	300-800	1100-1800
Pandalus montagui [7]	—	< 100			—	—	~ 600
P.borealis [11]	—	< 50	< 150	> 150	—		530
Hept. futilirostris [8]	—	< 200		200-	300-500		
Neocar. denticulata [13]	—	—		—	—	—	590-820
Proc. ascensionis [12]	—	—	—	—	—	—	< 300
Eriocheir japonica [9]	8-15	15-100		120-240	240-320	280-360	300-400

* — приблизительный размер зрелого ооцита;
1 — по Буруковский, 1970;
2 — по Guitart et al., 1978;
3 — по Tan-Fermin et al., 1989, 1991;
4 — по Rao, 1968;
5 — по Levi et al., 1988;
6 — по Khayat et al., 2001;
7 — по Allen, 1963;
8 — по Oya, 1987;
9 — по Kobayashi, 2003;
10 — по Clark et all, 1991; Bergström, 2000;
11 — по Allen, 1959;
12 — по Felgenhauer et al., 1988;
13 — по Oh et al., 20036;
14 — по Yamada et al., 2007;
15 — по Quackenbush, 2001;
16 — по Gorny et al., 1997;
17 — по Yano, 1988.

Налицо совокупность цито-морфологических типов, которые таксономически значимы и, возможно, отражают эволюционный ряд с эколого-специфическими признаками: крупные ядрышковые комплексы в небольших ядрах мелких ооцитов *зарывающихся и придонных* пенеоидных креветок и *эпибентосных* нематокарцинид ***Ш, КШ*** *и верхней части* ***МС*** → относительно крупные ядрышки неправильной формы в крупных ооцитах *мезо- и батипелагических* каридных оплофорид, пасифеид *нижней части* ***МС*** → относительно небольшие круглые ядрышки со сложной внутренней структурой в небольших ядрах относительно мелких ооцитов *эпибентосных* каридных креветок ***Ш и КШ*** (у пандалид, палемонид).

4. **Периоды развития ооцитов.** В литературе отсутствуют четкие критерии для обозначения границы между двумя периодами оогенеза – ПР и ТР [King J.E, 1948; Oka, Shirahata, 1965; Primavera, 1982; Anderson et al., 1985; Oya, 1987; Tan-Fermin, 1991; Demestre et al., 1992 и др.]. Полученные нами результаты позволяют принимать, что период ПР начинается с только что образованных ооцитов и тянется до формирования фолликула, а ТР — после образования фолликула до формирования зрелого ооцита.

Этап оогенеза, когда желток в ооците накапливается еще до оформления вокруг него фолликула, назван эндогенным вителлогенезом (**В**) (желток синтезирован органеллами ооцита), в отличие от экзогенного **В** (с помощью ФК) [Charniaux-Cotton, 1978, 1980, 1985; Айзенштадт с соавт., 1977].

У большинства исследованных креветок изменение структуры ооплазмы начинается до оформления фолликула вокруг ооцита, т.е. во время ПР ооцитов (выражается в ее грануляции, вакуолизации) – проявление эндогенного **В**. Наименее это выражено у *мелкояйцевых* пенсоидных (*всех экологических групп*) и части каридных креветок (нематокарцинид с пандалидами – *эпибентосных* ***Ш*** и ***КШ***) (грануляция ооцитов начала 3-й фазы ПР), видимо, из-за наличия у них относительно мелких яиц, наиболее – у *пелагических крупнояйцовых* каридных пасифеид и оплофорид (вакуолизация ооцитов 2-й и даже конца 1-й фазы ПР). У каридных креветок происходит смещение 1-й части **В** на более ранние этапы оогенеза для обеспечения яиц большим количеством желтка без заметного удлинения оогенеза, а затем эмбриогенеза и вылупления хорошо развитой личинки. Это отражается на вакуолизации ооцитов: она начинается от ядра – у пасифеид и оплофорид (где раньше начинается эндогенный **В**), и с периферии – у пенеоидных креветок, нематокарцинид и пандалид (когда начало эндогенного и экзогенного вителлогенеза практически совпадает по времени, а второй – более интенсивен). У оплофоридной крупнояйцовой *S. debilis* признаки эндогенного **В** есть только в созревающих яичниках, а в незрелых их нет. Что должно уменьшить продолжительность следующего гонадного цикла.

Описанные выше особенности вителлогенеза отражают установку на развитие крупных яиц, и, следовательно, продвинутых в развитии личинок у *интерзональных пелагических* видов, то есть в сторону формирования хорошо выраженной К-стратегии.

Период эндогенного накопления желтка точнее называть "протовителлогенезом" (в отличие от превителлогенеза, как раньше его называли [Буруковский, 1970; Charniaux-Cotton, 1978, 1985; Айзенштадт с соавт., 1977], а ТР – "вителлогенезом" или "эувителлогенезом". Предложены контуры новой 6-и стадийной шкалы развития ооцитов.

3.3. Экологические аспекты гонадного уровня созревания особи. Сравнительная характеристика и классификация типов созревания яичника

3.3.1. Сравнительная морфология яичников креветок

У креветок яичник парный. У пенеоидных он тянется от основания рострума до тельсона, состоит из 3 отделов; исключение – *эпи-мезопелагическая F. danae* с рудиментарными задними рогами. У каридных парность яичников часто лишь анатомическая. Представители сем. Nematocarcinidae и Procarididae демонстрируют сходный с пенеоидными план строения гонады, что говорит об их близости. У ***ЭБ*** нематокарцинусов почти отсутствуют передние рога, и полностью – боковые. У *пелагических* пасифеид боковых рогов нет, передние и задние рудиментарны. У *интерзональных* ***П*** оплофорид и ***ЭБ*** пандалид гонада слитна и компактна, в абдомен не заходит. Эволюция яичника идет по пути редукции его придатков, что связано с общим уменьшением плодовитости у каридных по сравнению с пенеоидными, особенно при переходе к *интерзональному пелагическому* образу жизни, с подъемом в *эпипелагиаль*.

3.3.2. Сравнительная анатомия яичников креветок

1. Зона пролиферации (ЗП, включает оогонии и ооциты 1 фазы ПР) метамерна, ограничена с боков соединительно-тканными септами, которые делят яичник на доли, лучше развита у впервые созревающих креветок. Налицо тяготение ее расположения к вентральной стороне яичников. У пенеоидных креветок *всех экологических групп* ЗП широкая, глубоко вдается в яичник, примыкая к его стенке. У каридных тоже *всех экологических групп* – компактна (связано с общим значительным уменьшением их плодовитости): у мелкояйцовых *эпибентосных* креветок *шельфа* и его *кромки* (нематокарцинид и пандалид) вытесняется созревающими ооцитами вглубь яичника; у крупнояйцовых ***МП и БП*** пасифеид и оплофорид – в течение всего развития яичника прилегает к его оболочке, что объясняется спецификой взаимного расположения крупных ооцитов. Эволюция строения яичника идет в сторону смещения ЗП внутрь яичника.

Выделено два типа строения яичников. **1-й** — у креветок *всех экологических групп* пенеоидных (3 и ***ПД шельфа*** и ***МС***) и *эпибентосных* каридных с относительно некрупными ооцитами обитателей *шельфа* и *его кромки* (пандалид и нематокарцинид), — своеобразное послойное расположение ооцитов. Просвет ЗП (пенеоидные) или медиальная полость яичника (мелкояйцовые каридные) служит для вывода зрелых ооцитов к яйцеводам во время нереста; **2-й** — у крупнояйцовых *интерзональных пелагических* каридных креветок (некоторых пасифеид и оплофорид) — в виде пласта клеток ("канала") увеличивающейся толщины, изогнутого так, что его ось приобретает вид синусоиды, проходящей от ЗП дорсо-латерально, к отходящим отсюда яйцеводам (возможно, пролиферация оогоний происходит поодиночке). ЗП таких креветок включает малое количество оогоний.

2. У всех креветок фолликул образуется сначала вокруг периферических ооцитов ПР. Оболочка ФК неразличима, форма и размер ядер изменчивы. Пролиферация ФК происходит в герминативном эпителии около ЗП ооцитов. ФК участвуют в резорбции ооцитов: у мелкояйцевых пенеоидных и каридных видов это, в основном, происходит в после нереста (финальная); у крупнояйцевых каридных она длительна и протекает параллельно оогенезу (перераспределение питательных веществ в пользу гамет, участвующих в вымете – регуляционная резорбция [терминология по: Нигматулин, 2000].

3.3.3. Типизация характера созревания яичника у креветок разных экологических групп

У исследованных нами креветок один тип созревания яичника — прерывистый оогенез: сочетание непрерывной асинхронности ПР с синхронностью ТР (перерыв асинхронности развития яичника возникает между единственной генерацией вителлогенных ооцитов и ооцитами ПР).

Учитывая не совсем одновременное вступление ооцитов из разных частей яичника в вителлогенез, реальное время этого перерыва у креветок *всех экологических групп* – вступление наиболее развитых ооцитов во 2-ю фазу ТР (когда в гонаде полностью исчезают ооциты фазы оформленного фолликула — последней фазы ПР, т.е. когда все самые развитые ооциты в нем — вителлогенные). На этом же этапе созревания яичника у *мезо-батипелагических* крупнояйцовых каридных в ЗП становится заметной разница в размере между оогониями и ооцитами ПР (примерно в 10 раз). Оогонии перестают пополнять фонд ооцитов ПР, когда у самых развитых ооцитов начинается активный ТР. Это может указывать на появление второго перерыва созревания яичника (между оогониями и ооцитами ПР), наступающего одновременно с 1-м. Прекращение пополнения ооцитов ПР, возможно, экономит место в яичнике для крупных желтковых ооцитов.

Стадия созревания яичника характеризуется определенным взаимным расположением производных герминативного эпителия в яичнике и фазой, в которой находится наиболее продвинутая в развитии генерация ооцитов [термин по: Буруковский, 1970]. На гонадном уровне созревания у исследованных нами самок 14 видов наблюдается смешанный эффект от взаимодействия морфо-анатомического базиса и особенностей экологии размножения. В результате выделено **три варианта развития и созревания яичника;** каждый из них описан 7-балльной шкалой (1 вариант. пенеоидный и нематокарцинидный – для *зарывающихся пенеид и* части родственных им *эпибентосных нематокарцинид*; 2. оплофоридный и пасифеидный – для *пелагических крупнояйцовых каридид*; 3. пандалидный – для других, эволюционно более молодых групп *эпибентосных* каридных креветок). В пределах каждой из этих групп имеются вариации, но они второстепенны по сравнению с объединяющими их чертами строения и особенностями созревания яичников. Мы определили, что состояние яичника, при котором реально происходят оба перерыва асинхронности развития ооцитов – начало IV стадии его созревания, у крупнояйцовых креветок тогда же отмечен активный эндогенный вителлогенез в ооцитах ПР, что позволяет уменьшить длительность следующей волны оогенеза.

Это – основа для разработки сопоставимых шкал созревания яичников креветок и других ракообразных, с учетом специфики их оогенеза, что создает условия сравнимости данных о репродуктивных стратегиях ракообразных, обитающих в разных условиях.

3.3.4. Гонадо-соматический индекс у преднерестовых самок креветок

Мы принимаем, что разовый ГСИ – основная характеристика созревания яичника, что обусловлено единовременным выметом всех вителлогенных ооцитов у креветок. Данные о величинах ГСИ были получены для 17 видов (из 5 сем. Penaeoidea) и 43 видов (из 8 сем. Caridea). Это не таксономическая, а экологическая характеристика. У Penaeoidea и Caridea средний ГСИ видов варьирует в сравнимых пределах (4-12,5%); у каридных максимальное значение ГСИ может достигать бóльших величин (23,9%), по сравнению с таковыми у пенеоидных видов (16,6%). Вариации величины ГСИ не зависят напрямую от изменения ДТ самок креветок.

Крайние варианты обеих репродуктивных стратегий (экстремальные r- (*придонные батиальные*) и K-стратеги (интерзональные *пелагические* и *склоновые зарывающиеся*)) "стóят" организму креветки, в целом, дороже (ГСИ разового созревания 15-20%), чем обеспечение средних для креветок каждого таксона репродуктивных параметров (около 10% – ♂ ***ЭБ*** и ***ПД*** *шельфа* и *его кромки*). Величина ГСИ возрастает у креветок из *холодных вод высоких широт* и *пресных водоемов*, видимо, вследствие их однократного нереста в год.

3.4. Экологические аспекты организменного уровня созревания самок креветок

3.4.1. Функциональное созревание репродуктивной системы креветок

Процессы, протекающие на органном и организменном уровне созревания особи, могут не совпадать по срокам. Состояние, когда гонада уже содержит зрелые ооциты, но особь не готова к откладке яиц или к спариванию, мы предлагаем назвать физиологическим созреванием яичника, а когда весь организм готов к размножению – функциональным созреванием репродуктивной системы особи. У креветок-гонохористов строение и функционирование репродуктивной системы, перенос мужских половых продуктов в семяприемники самки, сохранение их там до оплодотворения, тесно связаны в репродуктивной динамике. Для протерандрических гермафродитов Caridea эта проблема имеет особое значение, так как у особи между созреванием мужской и женской фаз онтогенеза появляется интеркалярный этап – период смены пола. Пример – *Pandalus borealis* (сем. Pandalidae) – важный промысловый вид. Оценка границ этого этапа неоднозначна. При исследовании особенностей развития и формирования первичных и вторичных половых признаков у 1920 экз. *P. borealis* с банки Флемиш Кап (Северо-Западная Атлантика) было выявлено, что у настоящих интерсексов яичники визуально не определимы. Мы считаем, что функциональными *самцами* следует считать особей с нормально развитыми мужскими совокупительными органами без визуально определимого яичника; *интерсексами* – особей с редуцирующимися мужскими совокупительными органами без визуально определимого яичника; *функциональными самками* – креветок, у которых визуально через покровы или при вскрытии определима стадия зрелости яичника независимо от наличия или отсутствия рудиментов мужских совокупительных органов, так как они не мешают выполнять функции самки.

Принятие единого определения понятий "самец", "самка", "интерсекс" обеспечивает сравнимость результатов у разных наблюдателей в полевых условиях, что важно при разработке рекомендаций для расчета общего допустимого улова.

3.4.2. Размер зрелых ооцитов и плодовитость креветок как результирующие параметры созревания особи

Исследован большой диаметр зрелого ооцита (БДЗО) у 19 видов (190 самок): 3-х – пенеоидных и 16-и – каридных. Он изменялся от 0,2 мм (*G. brevirostris*) до 6,4 мм (*Gl. marsupialis*). У каридных размах вариации БДЗО много шире (примерно в 20 раз: 0,3-6,4 мм), чем у пенеоидных (в 4-5 раз: 0,15-0,68 мм). БДЗО изменчив в широких пределах у видов из разных семейств, внутри семейств у разных родов и у одного вида из разных участков ареала. Это не таксономическая, а, скорее, экологическая характеристика, которая у

креветок напрямую не связана с ДТ. Для межвидового анализа мы используем его относительный размер (ОРЗО) в виде коэффициента – КОРЗО: отношение БДЗО к общей ДТ самки креветок (в %).

У креветок выделено 3 экологических типа изменчивости размера зрелого ооцита: **1. В зависимости от степени связи креветок с дном и глубины обитания.** У жизненной формы *З* на *шельфе* ОРЗО широко варьирует, возрастая при переходе на *кромку шельфа* → при некотором *сохранении связи с дном* (жизненные формы ***ЭБ*** и ***ПД***) ОРЗО уменьшается, особенно **с** *увеличением глубины обитания* → при окончательном переходе *в пелагиаль*, особенно у *интерзональных* видов с подъемом в *эпипелагиаль*, ОРЗО достигает максимальных величин и у Penaeoidea, и у Caridea. **2. В зависимости от солености воды.** При переходе креветок к обитанию в пресных водоемах ОРЗО увеличивается (наблюдается среди палемонид). **3. В зависимости от температурного режима** – ОРЗО существенно возрастает у видов из высоких широт (среди нематокарцинид и пандалид).

Плодовитость — один из главных параметров репродуктивной стратегии. Большинство креветок полицикликличны. АРП – главный параметр функционального созревания самок креветок, так как нерест у них единовременный. Величины АРП определены у 30 видов креветок (рис. 1), данных по АРП которых в литературе нет.

АРП пенеоидных варьирует от 596 у *мезопелагической G. brevirostris*, до 1300000-1500000 ооцитов у *придонного A. antennatus*, *зарывающегося шельфового M. kerathurus*, что значительно больше АРП каридных (от 9 ооцитов у *интерзональных пелагических O. novaezeelandiae* и *S. debilis* до 45590 ооцитов у *верхнесклонового H. sibogae*).

По величинам АРП креветки разделены на 5 групп (до 50 ооцитов: *планктонные* Luciferidae, *интерзональные пелагические* оплофориды и некоторые *мезопелагические* пасифеиды; до 500: большинство *мезопелагических* пасифеид, некоторые *склоновые* глифокрангониды, бентесицимиды; до 10000: некоторые пандалиды, нематокарциниды, соленоцериды *кромки шельфа и верхней части склона* и *макроплантконные* сергестиды *(Acetes)*; до 50000: ***склоновые*** пандалидные *Heterocarpus*, некоторые *мезопелагические* сергестиды; до 1500000 ооцитов: *придонные склоновые* аристеиды и *шельфовые* пенеиды.

У исследованных креветок выделено 4 экологических типа изменчивости АРП: **1. В зависимости от отношения к субстрату.** Среди *зарывающихся* креветок: в пределах таксона Penaeoidea наблюдается более широкий **размах вариации** величины АРП (около 300 раз: 4000-1,3 млн. ооцитов), у Caridea АРП изменяется примерно в 20 раз (90-1500 ооцитов) → при переходе от *З* образа жизни к ***ЭБ*** значение АРП несколько **возрастает** (у каридных – 1200-5000 ооцитов), → далее, у *придонных* – может **увеличиваться** в обоих макротаксонах **до максимума** (300 тыс.-1,5 млн. у пенеоидных и 2 тыс.-45,6 тыс. ооцитов у

каридных), → а при переходе в *пелагиаль*, особенно у *интерзональных*, – **снижается до минимума** (21 тыс.-596 – у пенеоидных и 1150-15 ооцитов – у каридных).

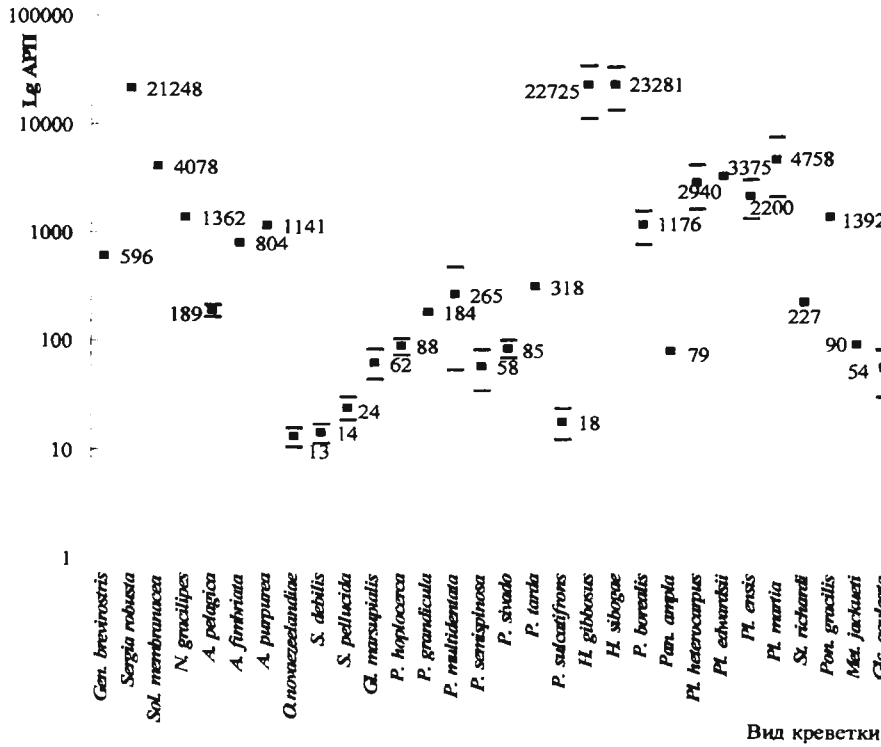

Рисунок 1 – Величины АРП у 30 видов креветок (– – значение доверительного интервала)

2. В зависимости от глубины обитания. Величина АРП увеличивается с глубиной у *придонных* (пенеоидные аристеиды и каридные *Heterocarpus*) и уменьшается – у *пелагических* видов, особенно *интерзональных* (пенеоидные бентесицимиды и сергестиды и каридные пасифеиды и оплофориды). **3. В зависимости от географической широты** – у видов из высоких широт значения АРП уменьшаются (у видов *Pandalus*, *Nematocarcinus*). **4. В зависимости от солености воды** – у пресноводных видов величина АРП тоже уменьшается (у креветок сем. Palaemonidae). Каждый случай – вариант реализации перехода от r- к K- репродуктивной стратегии.

Среди 30 исследованных видов у 3-х АРП достоверно растет с изменением ДТ и, следовательно, с возрастом. У прочих – такая же стойкая тенденция, для подтверждения достоверности которой нам пока не хватает материала. При межвидовом анализе величины АРП предложено использовать коэффициент ОРЗО (КОРЗО), т.к. он лучше, чем БДЗО,

демонстрирует взаимосвязь АРП с величиной размера зрелого ооцита и ДТ у видов с разной репродуктивной стратегией, что показано в таблице 4.

Таблица 4 – Связь ОРЗО, АРП и ГСИ креветок (виды расположены по возрастанию КОРЗО)

Семейство	Вид	ДТ, мм*	БДЗ О мм	К ОРЗО	ГСИ, %	АРП, ооцитов
Aristeidae	*A. antennatus*	220	0,15	0,07	—	1500000*
Penaeidae	*Fen. monodon*	336	0,3	0,09	—	142000*
Penaeidae	*Mel. kerathurus*	225	0,25	0,11	—	1300000*
Penaeidae	*Litop. setiferus*	235	0,29	0,12	—	860000*
Penaeidae	*Litop. vannamei*	230	0,3	0,13	—	200000*
Penaeidae	*Mars. japonicus*	200	0,29	0,15	—	700000*
Aristeidae	*Ar.foliacea*	225	0,35	0,16	до 15,6*	250000*
Penaeidae	*F. merguiensis*	240	0,4	0,17	—	142000*
Sycionidae	*Syc. ingentis*	105	0,22	0,21	—	—
Penaeidae	*Met. stebbingi*	139	0,35	0,25	до 12,0*	104000*
Solenocerdae	*Sol. africana*	138	0,35	0,25	—	—
Penaeidae	*Far. notialis*	160	0,44	0,28	—	1000000*
Penaeidae	*Tr. curvirostris*	98	0,27	0,28	до 15,4*	120000*
Sergestidae	*Sergia robusta*	84	0,28	0,33	7,6±1,1, n=9	21248, n=2
Pandalidae	*Pan. montagui*	160	0,6	0,38	—	3800*
Nematocarcinida	*N. gracilipes*	86	0,35	0,41	—	1362, n=2
Pandalidae	*Pl. edwardsii*	77	0,4	0,52	5,3, n=3	3375, n=2
Nematocarcinidae	*N. africanus*	10	0,6	0,58	9,5±2,7,n=62	—
Benthesicymidae	*Gen. brevirostris*	33	0,2	0,61	6,6±2,8, n=4	596, n=1
Pandalidae	*Pl. martia*	84	0,55	0,65	7,1±3,1,n=22	4758±2662,n=18
Pandalidae	*Pl. ensis*	80	0,59	0,74	6,0±3,2,n=13	2200±869,n=12
Penaeidae	*Funchalia danae*	90	0,68	0,76	—	—
Solenoceridae	*S. membranacea*	81	0,65	0,80	—	4078, n=2
Pandalidae	*Pandalus borealis*	13	1,28	0,98	9,8±3, n=118	1176±411,n=223
Pandalidae	*Het. gibbosus*	10	1,02	1,02	6,7±2, n=14	22725±11507,n=5
Pandalidae	*Pl. heterocarpus*	51	0,54	1,06	6,1±3, n=211	2940±1321,n=116
Pandalidae	*H. sibogae*	10	1,14	1,10	6,1±1,6,n=34	23281±10130,n=2
Nematocarcinidae	*N. lanceopes*	12	1,5	1,17	до 17,7*	1522
Procarididae	*Pr. ascensionis*	25	0,3	1,20	—	—
Crangonidae	*Pont. gracilis*	40	0,5	1,25	9,4±3,2, n=7	1392, n=3
Oplophoridae	*Ac. purpurea*	60	0,9	1,50	до 7,3*	1141, n=1
Pandalidae	*Hep. futilirostris*	31	0,5	1,61	—	2193, n=
Pasiphaeidae	*Pas. multidentata*	10	2	1,94	8,0±3,3,n=11	265±212, n=8
Pasiphaeidae	*Pas. sivado*	60	1,48	2,47	6,9±1,6, n=8	85±16, n=9
Pasiphaeidae	*Pas. semispinosa*	52	1,3	2,50	7,3±3,3,n=67	58±24, n=103
Pasiphaeidae	*Par. sulcatifrons*	75	2	2,67	6,4±1,5,n=23	25±6, n=5
Atyidae	*Neoc. denticulata*	30	0,82	2,73	до 18,0*	—
Pasiphaeidae	*Gl. marsupialis*	17	6,4	3,72	10,7±3,3,n=2	62±19, n=7
Crangonidae	*Metacr. jackueti*	36	1,48	4,11	до 11,3, n=1	90, n=1
Oplophoridae	*Sys.debilis*	63	3,18	5,05	7,2±3,1,n=67	14±3, n=79
Oplophoridae	*Sys. pellucida*	60	3,06	5,10	7±2,9, n=12	24±6, n=13
Oplophoridae	*O.novaezealandiae*	48	2,7	5,63	12,7±2,5,n=8	13±3, n=82

В таблице 4: * – макс. значение, по лит. данным; (a±b, n) - a- величина ГСИ, b - ее дов.интервал, n - кол-во исследованных самок.

4. РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ КРЕВЕТОК

Описаны 2 ***экологических типа*** (8 классов) ***репродуктивных стратегий*** самок креветок: **I тип. Кревстки со слабо развитой заботой о потомстве** (пенеоидные): установка на развитие мелкого яйца, из которого вылупляется планктотрофный науплий; подавляющее большинство откладывают яйца в воду. Включает 4 класса: **1.** Наиболее выраженные (экстремальные) r-стратеги (rr) – ***ПД*** *батиальные*; **2.** Средне выраженные r-стратеги (r) – *З на шельфе*; **3.** r-стратеги с тенденцией к K-стратегии (r-K) – *З на кромке шельфа* и *пелагические*, особенно *интерзональные*; **4.** Смена r-K-стратегии на "псевдо-K"-стратегию (усиление заботы о потомстве через вынашивание эмбрионов) – *планктонные эпипелагические над шельфом* из сем. Luciferidae. **II тип. Креветки с хорошо развитой заботой о потомстве** (каридные): установка на развитие относительно крупного яйца, из которого вылупляется лецитотрофная зоза, в предельном случае – постличинка; вынашивают эмбрионов на плеоподах. Включает тоже 4 класса: **5.** K-стратеги с тенденцией к r-стратегии (K-r) – ***ЭБ и ПД*** *на шельфе и его кромке*; **6.** Средне выраженные K-стратеги (K) – *З на шельфе*; **7.** Экстремальные K-стратеги (KK) – *З склоновые и интерзональные пеланические*; **8.** Смена K-r стратегии на "псевдо-r"-стратсгию ("отказ от заботы о потомстве" – "r"): откладывают яйца на плеоподы, но тут же сбрасывают их, эмбриогенез происходит в толще воды, вылупляется личинка, стадия которой пока не определена – *гидротермальные креветки* из сем. Alvinocarididae.

Эволюция креветок – телогенез пульсирующего типа [Буруковский, 2003]. Древняя фауна креветок возникла на мелководье. Позднее в результате иррадиации на родовом уровне они освоили материковый склон и пелагиаль. Мелководные виды затем были вытеснены новыми видами креветок, заселяющими шельф. Предыдущие виды остались лишь на материковом склоне, как бы окаймляя его. Часть их уходила еще глубже, а часть переходила к жизни в пелагиали. Этот процесс повторялся неоднократно, и каждый раз представители самой древней и следующей за ней фаун оказывались на еще больших глубинах. Одновременно шел и другой процесс: в связи с ограниченностью пищевых ресурсов на склоне и в абиссали, происходил отрыв склоновых видов от субстрата и переход к жизни в пелагиали.

Описанные нами выше явления многократного перехода внутри отдельных групп креветок от r- к K-стратегии очень хорошо укладываются в эту схему. r-стратеги и молодых, и старых таксонов тяготеют к шельфу. В каждой таксономической группе *пелагические*, и, особенно *эпипелагические*, а, следовательно, более специализированные виды имеют более выраженные признаки K-стратегии, чем остальные. Вероятно, поэтому, у *зарывающихся* креветок на *шельфе* формируются средневыраженные репродуктивные показатели, как-

будто оставляющие место для эволюции в ту или иную сторону: у пенеоидных — r -, а у каридных — K-стратегии. У *эпибентосных* и *придонных* креветок, особенно с уходом на глубину, – сужение специализации в сторону r-стратегии: у пенеоидных - rr, у каридных - K-r. У *глубоководных зарывающихся* и *пелагических* креветок происходит сужение специализации в сторону K-стратегии (rK или KK). У креветок *из высоких широт* и *пресных водоемов* тоже наблюдается усиление K-стратегии, по сравнению с другими представителями их таксонов из низких широт и морскими креветками.

Следовательно, для каждой жизненной формы креветок характерно присущее именно ей направление r - или K-отбора, исходный пункт которого – степень развития заботы о потомстве, степень связи с дном и глубина обитания. Смещение акцентов стратегий обусловлено сложным комплексом экологических факторов, среди которых, кроме обеспеченности пищей, – уменьшение температуры воды в результате ухода в батиаль и смещения в более высокие широты. Распространение разных типов репродуктивных стратегий морских креветок подчиняется (1) широтной и, частично, (2) циркумполярной зональности [терминология по: Касьянов, 1989]: уменьшение доли видов с r-стратегией (1) по мере перехода от тропиков в высокие щироты и (2) с увеличением глубины обитания креветок при параллельной потере их связи с дном и подъемом в эпипелагиаль, хотя эти закономерности не носят абсолютного характера.

5. ШКАЛЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ САМОК КРЕВЕТОК

Шкалы для определения стадий зрелости репродуктивной системы предназначены для полевых условий, но они должны быть научно обоснованы. В предлагаемых нами шкалах каждая стадия зрелости привязана к одной или нескольким определениым стадиям созревания яичника этого вида. Выделены 7 стадий зрелости репродуктивной системы. Уточнен подход Буруковского [1992], с учетом того, что у креветок наступление II стадии зрелости характеризуется появлением в развивающихся ооцитах признаков эндогенного вителлогенеза; на этой стадии самки спариваются впервые. Время повторного спаривания у самок связано со степенью заботы о потомстве и цикличностью размножения: у пенеидных с закрытым теликумом (отсутствует кладка яиц) и каридных с прерывистой цикличностью размножения (некоторые пандалиды, нематокарциниды высоких широт), повторное спаривание происходит на IV-II стадиях зрелости, что запускает следующий гонадный цикл. У пенеоидных с открытым теликумом и большинства каридных с непрерывной цикличностью размножения, чтобы исключить потерю помещенного поверхностно сперматофора и вследствие параллельного развития ооцитов в яичнике и эмбрионов на плеоподах, повторное спаривание происходит на V стадии зрелости. Сравнимые шкалы

зрелости самок креветок позволят, например, быстрее и точнее оценить время их нереста (разводимых и диких), сформулировать адекватные промысловые меры по защите креветочных популяций в этот критический период.

ВЫВОДЫ

1. Цито-морфологическая эволюция оогенеза от пенеоидных и низших каридных креветок к высшим идет по пути упорядочения строения ядрышек в направлении: крупные ядрышковые комплексы → относительно крупные ядрышки неправильной формы → относительно мелкие круглые сложные ядрышки.

2. У крупнояйцовых каридных (*интерзональных пелагических*) по сравнению с остальными креветками первый этап вителлогенеза (эндогенный) смещается на более ранние этапы оогенеза. Адаптивное значение – обеспечение вынашиваемых эмбрионов бóльшим количеством желтка без заметного удлинения оогенеза, получение хорошо развитой личинки.

4. Для исследованных нами креветок характерен прерывистый тип оогенеза - сочетание непрерывной асинхронности протоплазматического и синхронности трофоплазматического роста ооцитов (рост протоплазматических ооцитов останавливается при переходе яичника к вителлогенезу). У крупнояйцовых каридных (*интерзональных пелагических*) появляется 2-й перерыв развития яичника – между оогониями и ооцитами протоплазматического роста.

5. У креветок положение зоны пролиферации филогенетически связано с вентральной стороной яичника. Ее прерывистость – следы ее былой метамерности у предковых форм. Эволюция строения яичника идет в сторону смещения ЗП внутрь его, уменьшения ее относительного размера и редукции придатков гонады, возможно, вследствие общего уменьшения плодовитости у каридных креветок по сравнению с пенеоидными.

6. У исследованных нами креветок выделено 2 типа строения яичников. 1-й – с послойным расположением некрупных ооцитов (у пенеоидных и части каридных креветок разных экологических групп); 2-й – с единственным, изогнутым синусоидально слоем крупных ооцитов (у некоторых *интерзональных пелагических* каридид), что позволяет им при созревании продвигаться непосредственно к яйцеводам.

7. Разработаны сравнимые 7-ми балльные шкалы стадий созревания яичника для трех таксономических групп креветок (пенеоидный и нематокарцинидный вариант созревания яичника; оплофоридно-пасифеидный; пандалидный), выделенных по совокупности объединяющих их черт строения и особенностей созревания яичников. Уточнена существовавшая ранее шкала для определения стадии зрелости репродуктивной системы самок креветок.

8. Функциональное созревание промысловой креветки *Pandalus borealis* – пример созревания репродуктивной системы креветок-протерандрических гермафродитов. Предложенное единое определение понятий "самец", "самка", "интерсекс" обеспечивает сравнимость результатов, полученных разными наблюдателями в полевых условиях, что важно при разработке рекомендаций для расчета общего допустимого улова.

9. На формирование репродуктивных стратегий креветок оказывается комплексное воздействие факторов внешней среды (температуры, солености, пищевой обеспеченности), определяемое экологическими условиями (связью с дном, глубиной и географической широтой).

10. У морских креветок выделены 2 типа (8 классов) экологически обусловленных репродуктивных стратегий, отражающих степень заботы о потомстве (**I тип** – слабая: 4 класса репродуктивных стратегий пенеоидных креветок – установка на развитие пелагической планктотрофной личинки, большинство откладывают яйца в воду; **II тип** – хорошо развитая: 4 класса репродуктивных стратегий каридных креветок – установка на развитие лецитотрофной личинки, большинство вынашивают эмбрионы на плеоподах) и комплексное влияние экологических условий (степени связи с дном и глубины обитания).

11. В экологической эволюции морских креветок наблюдаются многократные переходы от r- к K-стратегии и обратно в связи с освоением придонных вод (усиление r-стратегии) и пелагиали (усиление K-стратегии) из исходных шельфовых биотопов (средние параметры r- и K-стратегии), на фоне увеличения заботы о потомстве (исключая гидротермальные венты, где наблюдается обратное направление адаптивной эволюции), что объясняется общим телогенетическим характером эволюции креветок:

ПУБЛИКАЦИИ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Судник, С. А. О паразитировании *Hemiarthrus abdominalis* (Kroyer) (Crustacea, Isopoda, Phryxidae) у креветки *Pandalus borealis* банки Флемиш Кап / Судник С.А. // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, N 4. - С. 429-437.

2. Судник, С. А. Некоторые аспекты оогенеза креветки *Aristaeus varidens* Holthuis 1952 (Decapoda, Aristeidae) / Р. Н. Буруковский, С. А. Судник // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, N 3. - С. 288-298.

3. Судник, С. А. Оогенез креветки *Systellaspis debilis* (A. Milne-Edwards, 1881) (Decapoda, Oplophoridae) / Судник С.А. // Ученые записки Казанского государственного университета. Серия естественные науки. - Казань, 2007. – Т. 149, книга 3. – С. 168-173.

Прочие публикации:

4. Судник, С. А. О репродуктивной биологии креветки *Pandalus borealis* банки Флемиш Кап / Судник С. А. // Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана: сб. науч. тр. АтлантНИРО / АтлантНИРО. - Калининград, 2000. – Т. 2. – С. 85-92.

5. Судник, С. А. Оогенез креветки *Glyphus marsupialis* Filhol,1884 (Decapoda, Pasiphaeidae. / Судник С.А. // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. К 70-летию со дня рождения Бориса Георгиевича Иванова: труды ВНИРО / ВНИРО. - Москва, 2007. - Т. 147. - С. 237-253.

6. Sudnik, S. A. On realized fecundity of northern shrimp (*Pandalus borealis*) at Flemish Cap during spring-summer 1996 / S. A. Sudnik, R. N. Burukovsky // NAFO SCR. - 1997. - 5 p. - Doc. 97/94, Ser. № N2941.

7. Sudnik, S. A. On absolute individual fecundity of shrimp (*Pandalus borealis*) at Flemish Cap / Sudnik S. A. // NAFO SCR . - 1998. - 6 p. - Doc. 98/88, Ser. № N3089.

8. Sudnik, S. A. Some aspects of *Aristeus varidens* Holthuis, 1952 shrimp oogenesis (Decapoda, Aristeidae) / R. N. Burukovsky, S. A. Sudnik // 8th Colloquium Crustacea Decapoda Mediterranea: book of abstracts. - Corfu, 2002. – С. 42.

9. Судник, С.А. О репродуктивной биологии креветки *P. borealis* банки Флемиш Кап / Судник С. А. // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов : тез. докл. конф. мол. ученых / ТИНРО-ЦЕНТР. - Владивосток, 1999. – С. 96–98.

10. Судник, С. А. Размерно-возрастная и половая структура популяции *P. borealis* банки Флемиш Кап в 1996 году / Судник С. А. // Научно - технические разработки в решении проблем рыбопромыслового флота и подготовки кадров : тез. докл. 3-й межвузовской науч.-техн. конф. аспирантов и соискателей / БГА РФ. - Калининград, 1999. – С. 33-34.

11. Судник, С. А. Паразитизм изоподы *Hemiarthrus abdominalis* у северной креветки (*P. borealis*) банки Флемиш Кап / Судник С. А. // Международная научно - техническая конференция: материалы / КГТУ.- Калининград, 2000. – Ч. 1 - С. 103-104.

12. Судник, С. А. Размерно-возрастной состав северной креветки банки Флемиш Кап (СЗА) в августе 1999 г. / Судник С. А. // Тез. докл. 8 Съезда ГБОРАН, АтлантНИРО: сборник докладов /АтлантНИРО. - Калининград: Изд- во КГТУ, 2001. – Т. 3 – С. 80-81.

13. Судник, С. А. Сравнительная характеристика оогенезов у креветок надсемейства Penaeoidea / Р. Н. Буруковский, С. А. Судник // Тезисы докладов конф. по пром. беспозвоночным: сборник материалов / ПИНРО. - Мурманск, 2006. – С. 150-152.

14. Судник, С. А. О физиологическом и функциональном созревании репродуктивной системы северной креветки *Pandalus borealis* Kr. (Crustacea, Decapoda) / Судник С.А. // Тезисы докладов 9 Съезда ГБОРАН: сборник материалов. - Тольятти, 2006. – С. 175.

Подписано к печати 17.09.2008 г.

Формат бумаги 60*84 (1/16).

Объем 1,6 п.л. Тираж 100 экз. Заказ № 35.

ФГОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет»

236000 г. Калининград, Советский проспект, 1.