

УДК 595.384.12

О ПЛОДОВИТОСТИ КРЕВЕТКИ *ALPHEUS LOBIDENS* DE HAAN 1849 (DECAPODA, ALPHEIDAE) С ЛИТОРАЛИ ОМАНСКОГО МОРЯ

© 2020 г. Р. Н. Буруковский^а, *, З. Ансари^а, **, А. Махсудлю^б, ***

^аКалининградский государственный технический университет,
Калининград 236022, Россия

^бИранский национальный институт океанографических
и атмосферных знаний, № 3, Tehran, IR, Iran

*e-mail: burukovsky@klgtu.ru

**e-mail: zeinab6228@gmail.com

***e-mail: Wahab@inio.ac.ir

Поступила в редакцию 26.03.2019 г.

После доработки 07.06.2019 г.

Принята к публикации 10.06.2019 г.

Для креветки *Alpheus lobidens*, обитателя индо-востпацифической каменистой литорали, описаны следующие показатели: абсолютные индивидуальная плодовитость (количество зрелых ооцитов в преднерестовой гонаде – АИП), абсолютная реализованная плодовитость (количество яиц, вынашиваемых самкой на плеоподах – АРП) и удельная минимальная популяционная реализованная плодовитость – ПРП; определение ниже). Материал собран в 2014–2015 гг. на литорали Оманского моря на станциях Джод (25°26'58" с.ш., 59°30'28" в.д) и Тисс (25°21'10" с.ш., 60°36'08" в.д.). Исследованы 443 самки, из них 48 были преднерестовыми (10.8%) и 309 – (69.7%) яйценосными. В гонадах преднерестовых креветок длиной 23–46 мм имелось от 32 до 1011 зрелых ооцитов. Их число быстро возрастало с увеличением размеров самок. Яйца почти сферические, их диаметр 0.6 мм. Относительные размеры яйца составляют 1% от наибольшей общей длины креветки, поэтому *A. lobidens* относится к видам с К-г репродуктивной стратегией. АРП варьирует от 37 (самка длиной 16 мм) до 1843 (длина самки 43 мм). Потери яиц невелики. Они возникают во время поимки и фиксации креветок. АРП резко возрастает до достижения креветками длины 43 мм, потом АРП уменьшается. *A. lobidens* живет около года, поэтому удельной минимальной популяционной плодовитостью можно считать долю (в процентах, т.е. приходящуюся на 100 яйценосных особей) вклада каждой размерной группы креветок в общий пул откладываемых яиц. Вкладом мелких самок (16–23 мм) можно пренебречь, т.к. их вклад составляет лишь 3.5%. Среднеразмерные особи (24–35 мм – около половинны всех яйценосных самок) доминируют с конца предмуссонного периода и в течение всего лета (муссонный период) со средним АРП 127–358 яиц. Их вклад в ПРП составляет 46.8% всех яиц. Крупные самки (36–47 мм – составляют около 20%) со средним АРП 519–722 яиц, появляющиеся в ноябре – в постмуссонный период, приносят в ПРП тоже около 50% яиц. Следовательно, эти две группы самок вносят в ПРП примерно одинаковое количество яиц, но среднеразмерные это делают в муссонный период (“летнерестовые”), а крупные, менее многочисленные, – в пост- и предмуссонный периоды (“зимнерестовые”). Они не просто более плодовитые самки, а особи, прошедшие через сито естественного отбора, что не может не сказаться на оставленном ими потомстве.

Ключевые слова: *Alpheus lobidens*, каменисто-песчаная литораль, Оманское море, абсолютная индивидуальная плодовитость, абсолютная реализованная плодовитость, популяционная реализованная плодовитость

DOI: 10.31857/S0044513420030046

Род *Alpheus* Fabricius 1798 – один из крупнейших родов креветок, насчитывающий более 300 видов (De Grave, Fransen, 2011; WORMS, 2019). Яркая окраска, уникальные, так называемые “пистолетные клешни”, сложное поведение многих представителей рода, участие некоторых видов из-за этой их особенности в качестве “героев” в популярных литературе и видеофильмах,

контрастируют с общим низким уровнем знаний о них. Это вызвано чрезвычайной сложностью их таксономии (Anker, 2001). Как одно из следствий этого, до недавнего времени был очень низок уровень изученности объекта нашего исследования – *Alpheus lobidens*. Довольно большой список работ о местах его находок контрастирует с бедностью информации о его биологии. Такие пуб-

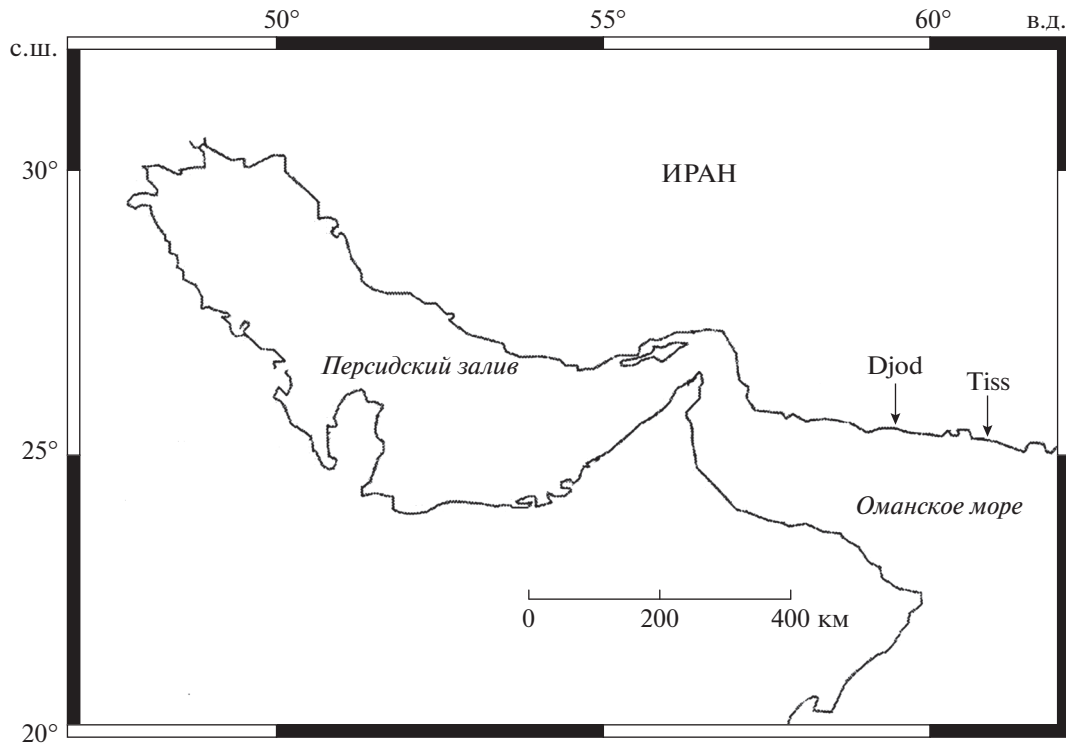


Рис. 1. Места сбора материалов.

ликации единичны, а об *A. lobidens* в водах Ирана, кроме упоминания его в видовых списках, существуют три публикации, одна из которых затрагивает лишь некоторые аспекты его поведения (Dabbagh et al., 2012), а две другие принадлежат нам (Буруковский и др., 2017, 2018). В них подробно рассмотрены особенности морфологии этого вида в водах Оманского моря, которые необходимо использовать для его идентификации (Буруковский и др., 2017), а по результатам исследования было доказано, что *A. lobidens* – санитар литорали этого региона (Буруковский и др., 2018). Предлагаемая здесь работа представляет логическое продолжение наших исследований и посвящена описанию различных аспектов плодовитости *A. lobidens* в водах Оманского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в 2014–2015 гг. на двух станциях литорали Оманского моря: Джод (Djod): 25°26'58" с.ш., 59°30'28" в.д.) и Тисс (Tiss): 25°21'10" с.ш., 60°36'08" в.д.). Расстояние между станциями 110 км (рис. 1).

Станция Тисс располагается в заливе Чехбахар, к северо-западу от крупного одноименного морского порта, на типичном берегу эрозионного происхождения с хорошо развитыми клиффом и бенчем (по: Сафьянов, 1996). Бенч сложен из камней и песка, образующих чередующиеся

участки длиной 200–300 м и шириной 50–70 м. Каменистые участки имели относительно небольшую илистую фракцию. Они тянутся ближе к урезу высокой воды. Далее в сторону моря, литораль к ее середине становится каменистой, сложенной из гравия, гольшей и крупных камней. Нижняя сизигийная граница литорали образует ступеньку – причину возникновения мощного штормового прибоя в зимнее время. Этот тип литорали разделяется участками чисто песчаного грунта аккумулятивного происхождения примерно такой же протяженности. Именно участки песчано-илистой литорали с галькой и мелкими валунами служат биотопом *A. lobidens*.

Станция Джод находится северо-западнее предыдущей станции. Это участок побережья аккумулятивного происхождения, клифф отсутствует. Однако, как и на станции Тисс, средняя часть литорали сложена галечно-каменистыми породами эрозионного происхождения, образующими полосы примерно такой же протяженности и ширины, как и на предыдущей станции. Количество камней и их размеры несколько меньше. Вмещающая часть субстрата скорее илисто-песчаная. Макрофиты – как живые, так и в виде выбросов – отсутствовали.

Общее количество собранных и исследованных креветок – 872 экз, из которых 443 были самками. Последние и послужили объектами для нашего исследования.

Для отлова креветок раскапывали грунт лопатой или руками, или же вручную удаляли крупные валуны и гальку на песчано-илистых и илисто-песчаных островках галечно-валунного поля литорали. Освободившиеся участки с мелкими фракциями субстрата и образовавшиеся при удалении крупных камней ямы тут же заполнялись водой. В них, вручную, отлавливали креветок и фиксировали их в 4%-ном нейтрализованном растворе формалина.

В лабораторных условиях креветок подвергали биологическому анализу. В него входили: измерение длины тела, определение пола, стадий зрелости гонад у самок, стадий эмбрионального развития яиц в кладке у яйценосных особей (Буруковский, 1992). За размеры тела принята его общая длина, измеренная от конца роострума до заднего края тельсона вдоль спинной стороны. Измерение креветок и диаметра ооцитов и яиц производили с помощью окуляр-микрометра стереоскопического микроскопа МБС-10 с точностью до 0.1 мм.

Каридные креветки во время нереста откладывают яйца на плеоподы. Поэтому у них различают два вида плодовитости: разовая абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП), или количество ооцитов в гонаде, готовой к нересту, и разовая абсолютная реализованная плодовитость (АРП), т.е. количество яиц в кладке, вынашиваемой на плеоподах (Буруковский, 1998; Буруковский, Андреева, 2010; Судник, 2017). Для определения стадий зрелости гонад и стадий эмбрионального развития яиц на плеоподах мы использовали пятибалльные шкалы (Буруковский, 1992).

Стадии зрелости самок:

I стадия — гонада кажется отсутствующей, так как чаще всего совершенно неразличима на фоне других органов;

II стадия — гонада в виде маленького, прозрачного и с трудом различимого листика;

III стадия — гонада утолщается, несколько вытягивается в длину и теперь занимает примерно 1/3 длины карапакса;

IV стадия — гонада еще больше увеличивается в размерах и занимает от 1/2 до 3/4 длины карапакса;

V стадия — гонада очень крупная и у живых и только что зафиксированных особей хорошо видна сквозь экзоскелет. Занимает всю спинную часть головогруды, и ее дистальный конец немного заходит в I-й сегмент абдомена;

Шкала для определения стадий эмбрионального развития (Буруковский, 1992 с изменениями, обусловленными особенностями развития яиц у исследуемого вида).

1 стадия — яйца полупрозрачные. Желток гомотенный, без следов дробления;

2 стадия — яйца полупрозрачные, заметна зародышевая полоска в виде полумесяца. Желток занимает три четверти объема яйца;

3 стадия — зачаток глаза в виде тоненькой черной полоски; желток занимает от одной трети до половины объема яйца, остальное пространство занято эмбрионом;

4 стадия — отличается от предыдущей стадии наличием хорошо выраженных глаз. Количество желтка меньше, чем в предыдущей стадии;

5 стадия — внутри яйцевой оболочки полностью сформированная личинка, готовая к вылуплению. Остатки желтка заключены внутри ее карапакса.

Поскольку у *A. lobidens* оказалась относительно невысокая плодовитость, АИП и АРП были определены прямым подсчетом количества ооцитов в преднерестовой гонаде и количества эмбрионов в яйцекладке. Гонадо-соматический индекс определить не удалось, т.к. из-за высокой повреждаемости конечностей невозможно корректное определение массы тела креветок.

Некоторые другие методические аспекты исследования будут освещены в соответствующем разделе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Абсолютная разовая индивидуальная плодовитость (АИП)

Из 443 исследованных самок лишь 48 (10.8%) имели преднерестовые гонады (находящиеся в V стадии зрелости). Количество ооцитов варьировало от 32 до 1011, то есть примерно в 30 раз. Однако лишь 4 особи с длиной тела 23–31 мм имели в гонадах менее 100 зрелых ооцитов, и лишь единственная особь длиной 43 мм имела в гонаде 1011 ооцитов (диапазон варьирования длины тела у преднерестовых самок примерно в 2 раза, и в 30 с небольшим раз диапазон варьирования АИП). У большинства преднерестовых особей, имевших длину тела 31–46 мм, в гонадах было 133–689 зрелых ооцитов. Следовательно, реальный диапазон варьирования уменьшается до 5 раз.

Зависимость АИП от размеров тела креветок хорошо выражена (рис. 2). Особи с длиной тела 23–26 мм имеют в гонаде не более 100 зрелых ооцитов. Среди самок с длиной тела 30–40 мм лишь единственная (с длиной 31 мм) имела в гонаде 88 ооцитов. У остальных их количество варьировало от 133 до 689. Обращает на себя внимание высокая индивидуальная изменчивость АИП у одноразмерных особей *A. lobidens*. Имеются признаки, что у самых крупных особей АИП уменьшается (рис. 2).

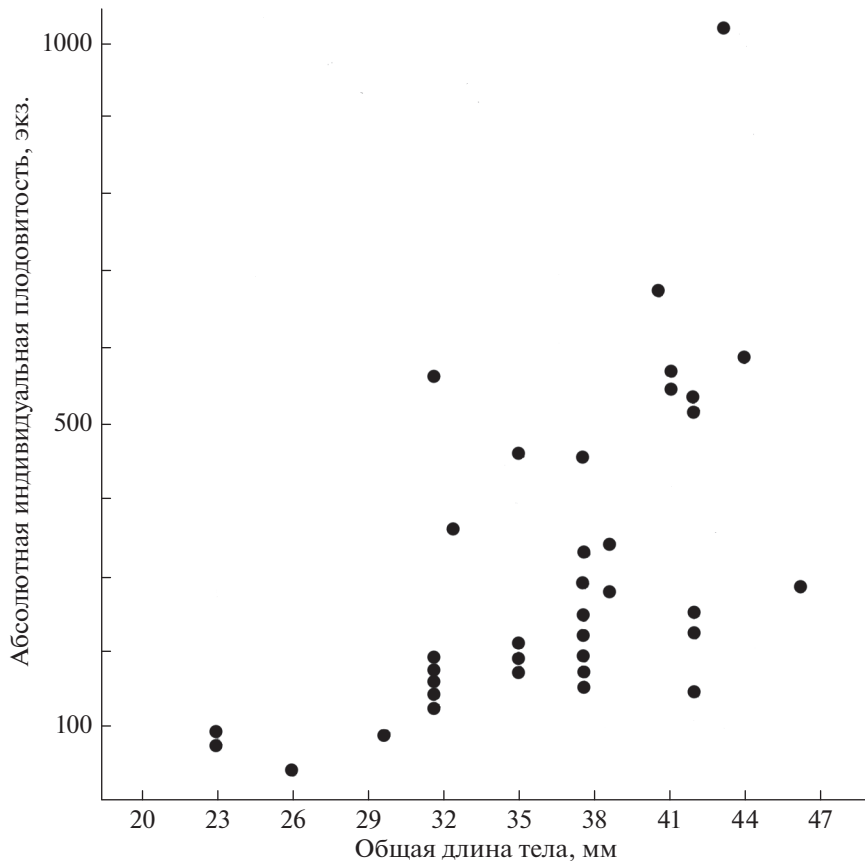


Рис. 2. Абсолютная разовая индивидуальная плодовитость у *A. lobidens*: зависимость от размеров тела самки.

Абсолютная реализованная плодовитость (АРП)

Только что отложенные на плеоподы яйца *A. lobidens* не окрашены, как это наблюдается, например, у креветок из семейств Penaeidae, Aristeidae, Pandalidae (Буруковский, 1992). Они типично желтоватые, имеют почти сферическую форму и диаметр 0.6 мм. В процессе эмбрионального развития форма яиц меняется несущественно, а диаметр становится равен примерно 0.7 мм.

Нами были исследованы 443 самки, из которых яйца на плеоподах несли 309 особей, или 69.7%. У 196 самок (63.4% от всех яйценосных особей) они были только что отложены (стадии 1 и 2 эмбрионального развития). Количество яиц на плеоподах варьирует от 4 до 1843. В преднерестовой гонаде наименьшее количество зрелых ооцитов варьирует (в зависимости от размеров тела, от 33 до 133 ооцитов (см. выше), следовательно, меньшее количество яиц на плеоподах по сравнению с таковым в преднерестовой гонаде говорит об их утрате. Но по какой причине? С первого взгляда кажется беспорядком, что в процессе вынашивания. Действительно, у креветки с наибольшим АРП (1843 яйца) они находились на стадии 1 эмбрионального развития. У самок с яйцами на следующей стадии их наиболь-

шее число чуть ли не вдвое меньше (1091 яйцо), примерно столько же (954 яйца) у креветок с яйцами в стадии развития 3. Но у одной особи с яйцами в стадии развития 4 на плеоподах оказалось 1610 яиц. А в следующей по величине кладке с яйцами в стадии 4 их было почти на 700 меньше (975). Наибольшее количество яиц с эмбрионами, готовыми к вылуплению (стадия 5 эмбрионального развития), было равно 768.

Однако лишь у 8 самок величина кладки превышала 1000 яиц (1002–1843 яйца). Это всего 2.6% от всех яйценосных самок. Из них у шести особей яйца были только что отложены (на 1 стадии), у одной они находились на второй, и у последней – на 4 стадии эмбрионального развития. Все остальные креветки имели 942–975 яиц и меньше. Следовательно, потери яиц самками не зависят от времени их нахождения на плеоподах.

Еще лучше это демонстрирует рис. 3, где показана АРП креветок с только что отложенными (стадии 1 и 2) и продвинутыми в развитии (стадии 3–5) яйцами. Распределение частоты встречаемости креветок с кладками разных размеров у тех и других категорий идет почти параллельно. Различия определяются не потерями яиц, а количеством самок, несущих только что отложенные и

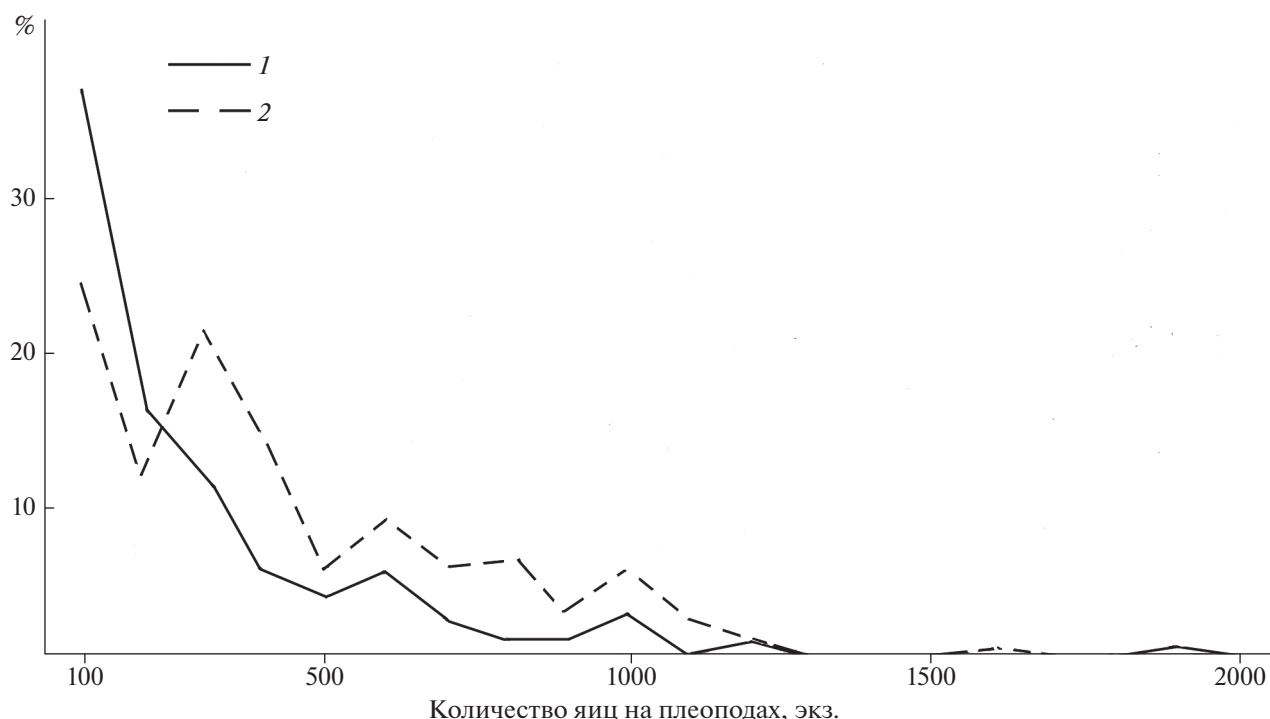


Рис. 3. Частота встречаемости самок креветок с только что отложенными (эмбрионы на стадиях развития 1 и 2) (1) и самок с продвинутыми в развитии яйцами (эмбрионы на стадиях 3–5) (2).

относительно давно вынашиваемые яйца. Следовательно, можно предположить, что потеря яиц происходит во время их поимки и фиксации. Это подтверждается обнаружением некоторого количества яиц на дне банок, в которых креветок фиксировали.

У преднерестовых самок с длиной тела до 29 мм в гонаде не было встречено менее 33, а у более крупных самок — менее 133 зрелых ооцитов. Поэтому можно считать, что у яйценосных особей с такой же длиной тела не должно быть меньшее количество яиц. Исходя из этого, если на плеоподах яйценосных самок встречается меньшее количество яиц, чем ооцитов в гонаде преднерестовых самок, значит, это — артефакт. При расчете среднего АРП (см. следующий раздел) самок с таким количеством яиц мы исключали из подсчета во избежание занижения результатов.

Наименьшая общая длина яйценосной самки 16 мм. Таких особей было всего две (0.7%), и они несли на плеоподах 37 и 48 (т.е. меньше 50) яиц. Из 14 самок с длиной тела 19–21 мм 10 самок (71.4%) имели на плеоподах менее 50 яиц. Оставшиеся четыре — более 50, но менее ста (55–82) яиц. Далее облако точек демонстрирует резкое возрастание максимальной АРП каждой последующей размерной группы креветок.

У яйценосных самок с длиной тела более 33 мм АРП не бывает менее 100, а у самок с длиной тела 36–39 мм — менее 200. Поэтому четыре особи из

размерной группы 39–45 мм, имеющие в кладке менее 300 яиц, можно без сомнения считать жертвами потерь части кладки (рис. 4).

Максимальная АРП, как и максимальная АИП, обнаружена у особи с длиной тела 43 мм. У большинства самок число только что отложенных яиц варьирует от 82 до 975. Сходство формы облаков точек АИП и АРП на рис. 2 и 4 и сильная вариабельность их у одноразмерных самок, возможно, имманентное свойство данного вида.

Удельная минимальная популяционная реализованная плодовитость (ПРП)

Под популяционной плодовитостью рыб понимают количество икринок, выметываемых всеми самками популяции за один нерестовый сезон (Козлов, Абрамович, 1982). У *A. lobidens* нерестящиеся самки встречались в течение всех семи месяцев наблюдений. Длительность жизни у него составляет около одного года (см. ниже), в течение которого самка может откладывать яйца на плеоподы до трех-четырех раз. Поэтому у данного вида под популяционной плодовитостью мы понимаем всю совокупность яиц, откладываемых креветками в течение жизни. Исходя из этого, при расчете ПРП мы предполагаем, что (1) суммарная кривая размерного состава яйценосных самок отражает их соотношение в населении креветок на станциях Джод и Тисс и (2) креветки

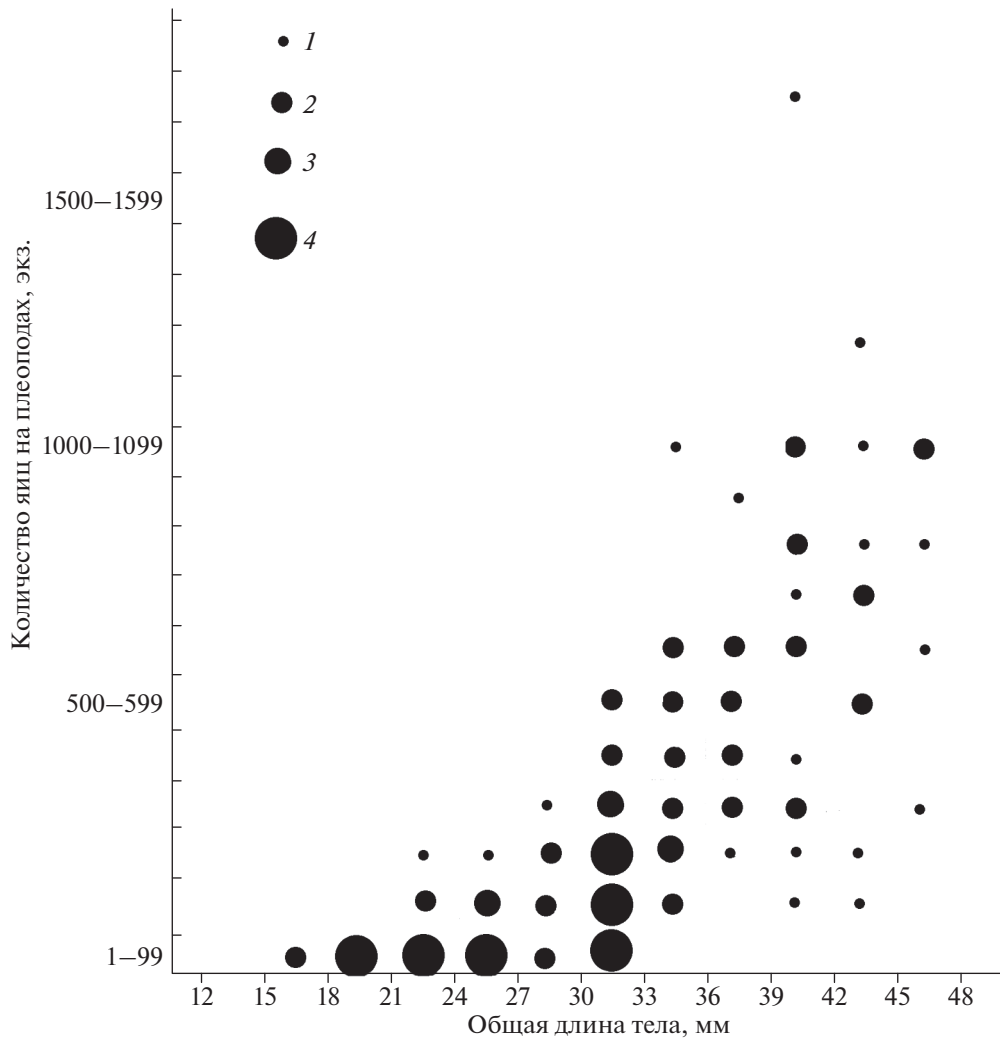


Рис. 4. Онтогенетическая изменчивость абсолютной реализованной плодовитости. Встречены: 1 —единственная особь, 2 — 2–5 особей, 3 — 6–9 особей, 4 — 10 и более особей.

обеих станций относятся к одной популяции. Следовательно, если рассчитать среднюю АРП для каждой размерной группы яйценосных самок и перемножить полученные результаты на долю в процентах каждой такой группы самок, мы получим относительную удельную минимальную АРП каждой размерной группы самок. Их суммирование дает нам АРП ста яйценосных самок, а перевод ее в проценты — относительный вклад каждой размерной группы самок в общий популяционный пул отложенных ими яиц, т.е. удельную минимальную ПРП (рис. 5).

Общая длина самок варьирует от 11 до 59 мм. Яйца на плеоподах имеют самки от 16 (две особи или 0.7%; мы их не учитываем) до 47 мм. Среди более крупных особей встречена единственная самая крупная яйценосная самка с длиной 59 мм. Прочие яйценосные самки могут быть разделены на четыре хорошо различимые размерные группы

(рис. 5). Первая, с длиной тела от 18 до 29 мм, составляет 30.7% всех самок. Вторая охватывает очень узкую группу особей (30–32 мм), но она составляет 25.9% всех яйценосных особей. Следовательно, это модальная группа. Следующая группа имеет длину 33–38 мм (16.2%). Наконец, последняя имеет длину тела 39–47 мм (12.8%).

Внос самок первой группы, составляющих почти треть всех яйценосных особей, в общий пул яиц равен лишь 13.6%, тогда как особи с длиной тела 30–32 мм откладывают 25.6% яиц. Почти столько же (26.0%) вносят значительно менее многочисленные самки с длиной 33–38 мм. Наконец, последняя группа, самые крупные и самые малочисленные особи, вносят в общий пул 34.4% яиц. Следовательно, почти 100% яиц откладывают средне- и крупноразмерные особи.

Размерный состав креветок имеет хорошо выраженную сезонную динамику (рис. 6). У побере-

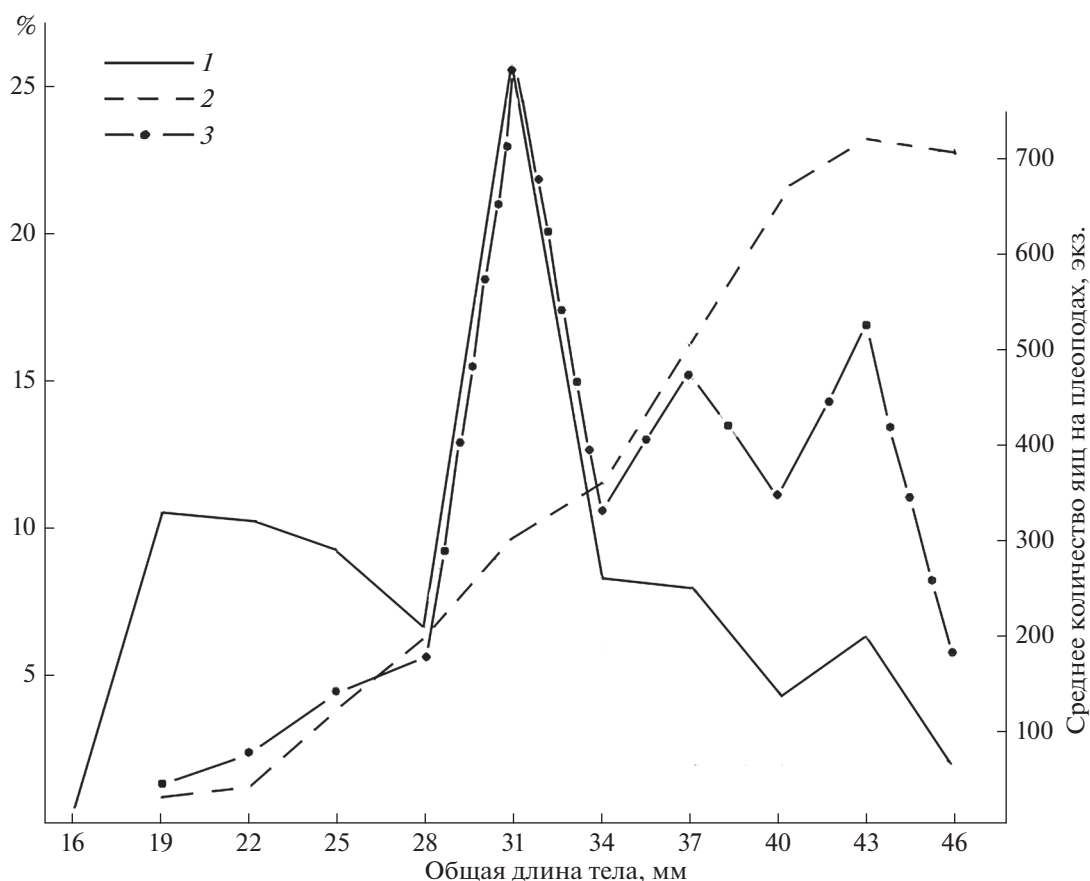


Рис. 5. Вклад креветок разных размеров в популяционную плодовитость: 1 – размерный состав самок, 2 – средняя удельная реализованная плодовитость, 3 – средняя удельная популяционная реализованная плодовитость.

жья Оманского моря господствуют юго-западные муссоны. В зависимости от их активности год подразделяется на муссонный (май–сентябрь), постмуссонный (октябрь–февраль) и предмуссонный (март–апрель) периоды (Робинсон, 1974; География Ирана, 2016; Chiffings, 1995; Fatemi, 2006; Taheri et al., 2010).

С этим связана цикличность сезонных колебаний размерного состава (рис. 6). Ее особенности подтверждают предположение о том, что креветки живут около года. Об этом свидетельствуют постепенное, но полное выклинивание крупных особей к середине муссонного периода, их замещение более мелкими креветками, растущими в течение муссонного периода, и их появление вновь и увеличение относительной численности к началу постмуссонного периода. Что происходит в декабре–феврале, нам неизвестно из-за мощного штормового прилива, захлестывающего участки литорали с биотопом *A. lobidens*. Это препятствовало сбору материалов. Закономерно предположить, что крупные особи в зимнее время если не доминируют, то играют значительно более существенную роль в населении креветок, чем летом.

Итак, мелкие (12–23 мм) и среднеразмерные особи (24–35 мм) доминируют среди креветок с конца предмуссонного периода. Вкладом в ПРП первых можно пренебречь, т.к. он составляет лишь около 3.5% яиц. В течение всего лета (муссонный период) главную роль в формировании пула яиц в популяции имеют среднеразмерные креветки, средний АРП которых 127–358 яиц. Их вклад в ПРП составляет 46.8% всех яиц. Наконец, “зимние” крупные особи со средним АРП 519–722 яиц, появляющиеся вновь в ноябре – в постмуссонный период, приносят в ПРП около 50%, и его большая часть должна приходиться именно на зиму.

Следовательно, существуют две группы самок, которые вносят в ПРП примерно одинаковое количество яиц, но среднеразмерные (“летненерестящиеся”) делают это летом (в муссонный период), а крупные (“зимненерестящиеся”), менее многочисленные, – в пост- и предмуссонный периоды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение полученных нами данных об АИП и АРП *A. lobidens* с литературными невозможно

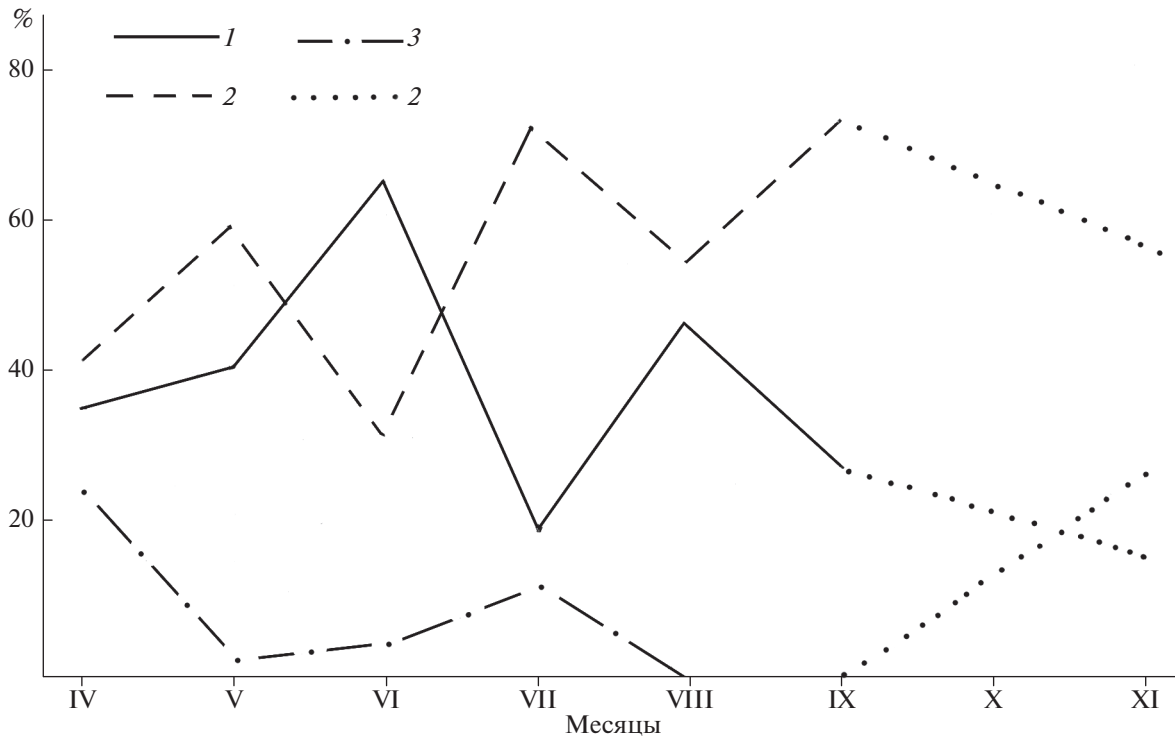


Рис. 6. Сезонная динамика размерного (мм) состава креветок на станции Тисс в апреле–ноябре 2015 г.: 1 – 12–23, 2 – 24–35, 3 – 36–47, 4 – экстраполяция от сентябрьских к ноябрьским данным.

или чрезвычайно затруднено по целому ряду причин. Не с чем сравнивать, например, наши результаты исследования АИП, т.к. в известной нам литературе такие данные отсутствуют. Наличие яиц на плеоподах и преобладание среди альфусов мелких и очень мелких видов не стимулируют исследователей вскрывать карапакс, определять состояние гонад и подсчитывать число зрелых ооцитов в преднерестовых яичниках. К тому же у *A. lobidens* не только очень сильная онтогенетическая вариабельность числа зрелых ооцитов, но и у одноразмерных особей число их варьирует в несколько раз (от трех до почти 10), и, конечно, эта особенность сохраняется и в вариациях величины АРП. Это предъявляет повышенные требования к объему материалов исследования.

К тому же в известной нам литературе очень мало данных и об АРП у креветок рода *Alpheus*. Немногочисленные исследователи ограничиваются подсчетами яиц, отложенных отдельными самками на плеоподы у небольшого числа видов, т.е. мы имеем дело со спорадическими определениями, поэтому провести сравнительный анализ с другими видами нам не представилось возможным. В одной из работ, претендующей на некие обобщения (Corey, Reid, 1991), приводятся данные об АРП 33 видов каридных креветок из девяти семейств, в том числе трех видов из рода *Alpheus*, но количество исследованных креветок для

каждого вида составило 4–7 экз. Среди них экземпляры *A. heterochaelis* Say 1818, максимальная длина которого 55 мм (Ratliff, 2014) сравнима с таковой *A. lobidens* (59 мм), были представлены относительно мелкими особями. Поэтому в упомянутой статье АРП этого вида составляет всего лишь 133–336 яиц, что явно занижено по отношению к возможной реальной АРП.

Значительно продуктивнее подход Судник (2017), которая подразделила креветок по их репродуктивным стратегиям на два типа в зависимости от уровня заботы о потомстве: со слаборазвитым (I тип – инфраотряд *Dendrobranchiata*) и хорошо развитым уровнями заботы о потомстве (II тип – инфраотряд *Pleocyemata*, к которому относится и семейство *Alpheidae*). Креветки внутри этого типа подразделяются на классы в зависимости от морфологии и анатомии гонад, особенностей распределения в гонадах ооцитов на разных стадиях их созревания, абсолютной индивидуальной плодовитости, абсолютной реализованной плодовитости и, наконец, абсолютному и относительному диаметру преднерестовых ооцитов. Именно эти последние параметры репродуктивных стратегий (коэффициент относительного размера ооцитов – КОРЗО) являются предметом обсуждения в нашей статье. КОРЗО выражается в процентах большого диаметра зрелого ооцита от максимальной длины самки.

Таблица 1. Сравнительная характеристика относительных размеров только что отложенных яиц у некоторых видов рода *Alpheus*

Вид рода <i>Alpheus</i>	Ареал	Максимальная общая длина, мм	Большой диаметр яйца, мм	Относительная длина яйца, %	Источник
<i>lobidens</i> De Haan 1849	Индо-Вестпацифика	59	0.6	1.0	Наши данные
<i>euphrosyne</i> De Man 1897	Индо-Вестпацифика	45	0.5	1.1	Yeo, Ng, 1996
<i>formosus</i> Gibbes 1850	Троп. Зап. Атлантика	27	0.5	1.8	Anker, 2001
<i>heterochaelis</i> Say, 1818	Троп. Зап. Атлантика	55	1.75	3.2	Ratliff, 2014
<i>cyanoteles</i> Yeo et Ng 1996	Малайзия, пресноводный	46	1.5	3.2	Yeo, Ng, 1996
<i>schmitti</i> Chace 1972	Троп. Зап. Атлантика	20	0.7	3.9	Anker, 2001
<i>paracrinitus</i> Miers 1881	Пантропический	17.4	0.68	3.9	Anker, 2001
<i>paludicola</i> Kemp 1915	Озеро Чилка, Индия	22	1.3	5.9	Yeo, Ng, 1996
<i>malleodigitus</i> (Bate 1888)	Индо-Вестпацифика	12.5	0.9	7.2	Anker, 2001
<i>alcyone</i> De Man 1902	Индо-Вестпацифика	11	1.4	7.8	Anker, 2001

Исходя из вышесказанного, Судник (2017, стр. 449) внутри типа II выделила следующие классы (цитирую): “2.1. *K*-стратегии с тенденцией к *r*-стратегии (*K-r*): КОРЗО 0.38–1.17%; 2.2. Средневыраженные *K*-стратегии (*K*): КОРЗО 1.2–2.4%. 2.3. Сильно выраженные (экстремальные) *K*-стратегии (*KK*): КОРЗО 1.5–5.6%. 2.4. Смена *K-r*-стратегии на *r*-стратегию (отказ от заботы о потомстве) (гидротермальные *Alvinocarididae*): КОРЗО около 0.9–1.5%”.

Креветки из рода *Alpheus* в круг исследованных С.А. Судник видов не попали. Это дало нам возможность искать их место в классификации репродуктивных стратегий. К сожалению, ооциты, выделенные нами из гонад во время макроскопического исследования, очень сильно деформированы при фиксации формалином и их измерение неточно. Поэтому мы использовали для сравнения относительную длину только что отложенных яиц, с поправкой на то, что диаметр яйца больше зрелых ооцитов (табл. 1). Виды креветок, относительная длина яиц которых была использована для сравнения с таковой у *A. lobidens*, выбраны практически случайно. Их круг, к сожалению, довольно узкий, был ограничен доступной нам литературой.

Среди видов, выбранных нами для сравнения, были обитатели литорали в манграх, эстуариях, между камней, в песке и илу: *A. lobidens*, *A. formo-*

sus и *A. heterochaelis* (Anker, 2001). Кроме них попались литоральные-сублиторальные виды, тяготеющие к мертвым и живым кораллам, роющие в них туннели, демонстрирующие некоторые признаки симбиоза с живыми кораллами, с седентарными полихетами (*A. schmitti*, *A. malleodigitatus*, *A. paracrinitus* – по: Anker, 2001). Еще два вида (*A. paludicola*, *A. cyanoteles*) перешли к обитанию в пресных водах. Первый живет в солоноватоводной лагуне Чилка (Индия, штат Орисса), соединяющейся с океаном, а второй – в мелководных пресных потоках п-ова Малайзия и севера о-ва Борнео (Yeo, Ng, 1996).

Наконец, *A. alcyone* живет в губках и мертвых кораллах, а также совместно с полипоидом *Stephanoscyphus racemosus* (Scyphozoa, Cnidaria), а *A. saxidomus* – в базальтовых скалах, в которых ухитряется сверлить для себя норы (Anker, 2001).

У упомянутых выше креветок рода *Alpheus* относительные размеры только что отложенных яиц варьируют от вида к виду от 1.0 до 8.3% (табл. 1), т.е. перекрывая КОРЗО всех классов, выделенных Судник (2017), не считая, конечно, гидротермальных креветок. Альфеусы, на основании данных табл. 1, образуют три группы: 1 – *A. lobidens*, *A. euphrosyne* и *A. formosus*, с коэффициентами 1.0–1.8% (их можно считать представителями класса *K*-стратегов с тенденцией к *r*-стратегии), 2 – *A. schmitti*, *A. malleodigitatus*, *A. paracrinitus*,

A. heterochaelis с коэффициентами 3.2-3.9% (представители класса средневывраженных *K*-стратегов), а также: 3 — *A. paludicola*, *A. cyanoteles*, *A. alcyone* и *A. saxidomus* с коэффициентами 5.9–8.3% (ярко выраженные экстремальные *K*-стратегии или *KK*).

Следовательно, креветки рода *Alpheus* по ширине спектра их репродуктивных стратегий превосходят всех прочих креветок (не считая гидротермальных Alvinocarididae), т.к. они имеют все переходы от *K-r*- стратегии к стратегиям *K* и *KK* (по: Судник, 2017).

Нам неизвестны другие работы, в которых описывали бы популяционную плодовитость креветок. Они, вероятно, просто отсутствуют так же, как сравнимые с нашей работы по исследованию плодовитости креветок рода *Alpheus*. Поэтому нам не с чем сравнить наши результаты. На данном этапе изученности этой проблемы мы просто хотели бы обратить внимание на то, что, во-первых, разделение всех самок на две неравнозначные по величине группы — массовые летненерестящиеся и относительно немногочисленные зимненерестящиеся — приводит к тому, что из-за разной величины АРП у каждой из этих групп они делают практически одинаковый вклад в популяционный пул яиц. А, во-вторых, летом это впервые и вторично нерестящиеся самки, существенная часть которых гибнет по тем или иным причинам. В зимний же период яйца на плеоподы откладывают не просто более плодовитые самки. Это выжившие особи, прошедшие через сито естественного отбора, что не может не сказаться на качестве оставляемого ими потомства.

БЛАГОДАРНОСТИ

З. Ансари помогали собирать креветок на литорали Оманского моря ее друзья П. Заре, В. Сепакханд и Мр. Барани. А. Анкер (Dr. A.Anker, Museu Zoologia Universidade de São Paulo, Brazil) консультировал нас относительно систематики Alpheidae. Ч.М. Нигматуллин (АтлантНИРО, Калининград), Е.А. Пахомов (Dr. E. Pakhomov, Department of Earth, Ocean & Atmospheric Sciences, Institute for the Oceans and Fisheries, University of British Columbia, Vancouver, Canada), Тин-Ям Чан (Dr. Chan T.-Y., Institute of Marine Biology, National Taiwan Ocean University, Keelung, Taiwan) помогли в поиске отсутствующей у нас литературы. Ч.М. Нигматуллин (АтлантНИРО), кроме этого, читал рукопись и сделал ряд существенных замечаний.

Всем перечисленным выше друзьям и коллегам мы выражаем нашу искреннюю признательность за помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буруковский Р.Н., 1992. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических

креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: ВНИРО. С. 77–84.

Буруковский Р.Н., 1998. О биологии креветки *Acanthephyra purpurea* A. Milne-Edwards 1881 (Decapoda, Natantia, Oplophoridae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 103. № 6. С. 17–25.

Буруковский Р.Н., 2012. Глубоководные креветки семейства Nematocarcinidae: история изучения, систематика, географическое распространение, биологическая характеристика. СПб.: Проспект Науки. 288 с.

Буруковский Р.Н., Андреева В.М., 2010. О географическом распространении, батиметрическом распределении и биологии креветки *Acanthephyra pelagica* (Risso 1816) (Decapoda, Oplophoridae) // Journal Siberian Federal University. Biology. V. 3. № 3. P. 303–321.

Буруковский Р.Н., Ансари З., Махсюдю А., 2017. Морфология креветки *Alpheus lobidens* De Haan, 1849 с литорали Оманского моря (Иран) // Известия КГТУ. № 45. С. 72–82.

Буруковский Р.Н., Ансари З., Махсюдю А., 2018. Состав пищи у креветки *Alpheus lobidens* De Haan, 1849 (Decapoda: Crustacea: Alpheidae) с литорали Оманского моря // Invertebrate zoology. 15(4). P. 383–401.

География Ирана, 2016. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://ru.wikipedia.org/wiki>. Дата обновления: 04.12.2016

Козлов В.И., Абрамович Л.С., 1982. Краткий словарь рыбовода. М.: Россельхозиздат. 160 с.

Робинсон М.К., 1974. Аравийское море // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеоздат. С. 22–25.

Сафьянов Г.А., 1996. Геоморфология морских берегов. М.: МГУ. 400 с.

Судник С.А., 2017. Эволюционные аспекты репродуктивных стратегий креветок // Ученые записки Казанского университета. Серия естественных наук. Т. 159. Кн. 3. С. 443–454.

Anker A., 2001. Taxonomie et évolution des Alpheidae (Crustacea: Decapoda). Thèse pour l'obtention du grade de Docteur. Fasc. II. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle. 365 p.

Chiffings A.W., 1995. Arabian Seas. A global representative system of Marine Protected Areas // Kelleher G., Bleakley C., Wells S. (eds). Central Indian Ocean, Arabian Seas, East Africa and East Asian Seas. Great Barrier Reef Marine Park Authority. International Union for Conservation of Nature/World Bank 3. P. 39–70.

Corey S., Reid D.M., 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans. I. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimp // Crustaceana. № 60. P. 270–294.

Dabbagh A.-R., Kamrani E., Taherzadeh M.R., 2012. Studies on Social Monogamy in the Snapping Shrimp, *Alpheus lobidens* De Haan, 1849 // Asian Journal of Animal and Veterinary Advances. V. 7. № 4. P. 361–365.

De Grave S., Franssen C.H.J.M., 2011. Carideorum catalogus the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crusta-

- cea, Decapoda) // Zoologische Mededelingen. V. 85. № 9. Leiden: NCB Naturalis. P. 195–588.
- Fatemi M.R., 2006. Ecology of Oman Sea // Publication Department of Environment. Iran. 16 p.
- Ratliff S., 2014. “*Alpheus heterochaelis*” (Online), animal diversity web [Электронный ресурс] Режим доступа: http://animaldiversity.org/accounts/Alpheus_heterochaelis. Дата обновления: 20.02.2017
- Taheri M., Foshtomi Y., Bagheri H., 2010. Community structure and biodiversity of intertidal sandy beach macrofauna in Chabahar Bay, Northeast of Oman Gulf, IR Iran // Journal Persian Gulf. P. 19–25.
- WORMS register of Marine species. 2019. *Alpheus* Fabricius, 1798. [Электронный ресурс] <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=106978>. Дата обновления: 17.03.2019
- Yeo D.C.G., Ng P.K.L.N., 1996. A new species of freshwater snapping shrimp, *Alpheus cyanoteles* (Decapoda: Caridea: Alpheidae) from peninsular Malaysia and a re-description of *Alpheus paludicola* Kemp, 1915 // The Raffle Bulletin Zoology. V. 44. № 1. P. 37–63.

ON THE FECUNDITY OF THE SHRIMP, *ALPHEUS LOBIDENS* DE HAAN 1849 (DECAPODA, ALPHEIDAE) FROM THE LITTORAL OF THE OMAN SEA

R. N. Burukovsky^{1,*}, Z. Ansarib^{1,**}, A. Maghsoodlou^{2,***}

¹Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad 236022, Russia

²Iranian National Institute of Oceanographic and Atmospheric Knowledge № 3, Tehran, IR, Iran

*e-mail: burukovsky@klgtu.ru

**e-mail: zeinab6228@gmail.com

***e-mail: Wahab@inio.ac.ir

The shrimp, *Alpheus lobidens* inhabits the stony littoral in the Indo-West Pacific. The absolute individual fecundity (AIP, the number of ripe oocytes in the pre-spawning gonads), the absolute realized fecundity (ARP, the number of eggs on the pleopods of the female) and the specific minimal population realized fecundity (PRP, its definition see below) were studied. The material was collected in 2014–2015 on the littoral of the Oman Sea at Jod (25°26'58" N, 59°30'28" E) and Tiss (25°21'10" N, 60°36'08" E) stations. Altogether, 443 females were analyzed, 48 of them pre-spawning (10.8%) and 309 (69.7%) with eggs on the pleopods. The gonads of pre-spawning females 23–46 mm long contained from 32 to 1011 ripe oocytes. Their number increased rapidly with the size of the females. Eggs were nearly spherical, their diameter was 0.6 mm. The relative sizes of the eggs (diameter of egg in percentage to the maximum total length of the shrimp) were equal to 1%. Therefore, *A. lobidens* belongs to species with a K-r reproductive strategy. The ARP values varied from 37 (female length 16 mm) to 1843 (female length 43 mm). The loss of eggs was minor and occurred during the capture and fixation of shrimps. The ARP values increased sharply with an increase in shrimp total length until 43 mm, decreasing thereafter. The *A. lobidens* life span was found to last about one year. That is why the PRP value is a share (in percentage for 100 females with eggs on the pleopods) of each shrimp size group in the total pool of spawned eggs. Small females (16–23 mm long) can be neglected as their contribution was only 3.5% PRP. The medium-sized females (24–35 mm, about half of all females with eggs on the pleopods) dominated from the end of the pre-monsoonal period and throughout the summer (the monsoon period) with the ARP averaging 127–358 eggs. Their contribution was 46.8% PRP. Large females (36–47 mm, about 20% of all females with eggs on the pleopods) with an average ARP of 519–722 eggs appeared in November, already in the post-monsoonal period. They also contributed about 50% of eggs to the PRP value. Consequently, the medium- and large-sized groups of females “brought” similar numbers of eggs in the PRP, but medium-sized did this in the monsoonal period (summer spawning group), and less numerous large-sized ones in the post- and pre-monsoonal periods (winter spawning group). These latter were not only more fecund, but were also the females that passed through the “sieve” of natural selection and thus must have had their offspring affected.

Keywords: *Alpheus lobidens*, rocky-sandy littoral, Sea of Oman, absolute individual fecundity, absolute realized fecundity, population realized fecundity