

На правах рукописи



АНСАРИ ЗЕЙНАБ

**БИОЛОГИЯ КРЕВЕТКИ *ALPHEUS LOBIDENS* DE HAAN, 1849С
ЛИТОРАЛИ ОМАНСКОГО МОРЯ (ИРАН)**

03.02.10 – Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования "Калининградский государственный технический университет" (ФГБОУ ВО "КГТУ")

Научный руководитель **Буруковский Рудольф Николаевич**, профессор, доктор биологических наук, профессор кафедры ихтиопатологии и гидробиологии ФГБОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет», г. Калининград

Официальные оппоненты **Спирidonov Василий Альбертович**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии прибрежных донных сообществ ФГБУН «Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва

Марин Иван Николаевич, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ФГБУН «ИПЭЭ РАН»), г. Москва


Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение "Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии" (ФГБНУ "АтлантНИРО")

Защита диссертации состоится «06» октября 2017 г. в 14⁰⁰ на заседании диссертационного совета Д 307.004.01 при ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: 107140, г. Москва, Верхняя Красносельская, дом 17. Телефон: +7(499) 264-91-76, электронный адрес: sedova@vniro.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО» http://www.vniro.ru/files/disser/2017/Ansari_disser.pdf

Автореферат разослан «05» 07 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

 Марина Александровна Седова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Протяженность морских побережий Ирана около двух тысяч километров. В основном это мелководный Персидский залив и прибрежные воды Оманского моря. Иран имеет богатые запасы нефти и занимает второе в мире место по ее добыче среди стран ОПЕК. Это индустриальная страна с хорошо развитой нефтяной промышленностью. В стране развивается гидро- и ядерная энергетика. История Ирана охватывает почти пять тысяч лет, его исторические памятники привлекают туристов.

Это источники реальной опасности для экологического состояния литорали и супралиторали. Поэтому были предприняты исследования литорали о-ва Кешм (Ормузский пролив) (Ansari et al., 2012; Ansari et al., 2014, Ansari et al., 2014a), которые позволили описать его основные биотопы и фауну обитающих там десятиногих раков (Rahimi et al., 2016). Одновременно была завершена общая инвентаризация этой фауны в водах Ирана (Naderloo et al., 2015). В них обитают 258 видов из пяти инфраотрядов, из них лишь 17 видов креветок из инфраотряда Caridea. Это обусловило актуальность выявления видов, которые могут служить индикаторами при разработке природоохранных мероприятий, и изучения их биологии и послужило причиной выбора целей исследования, а в качестве его объекта – *Alpheus lobidens* De Naan 1849.

Цели и задачи работы.

Цель работы – обоснование выбора *Alpheus lobidens* как индикаторного вида при оценке загрязненности литорали и разработке природоохранных мероприятий при рекреационной деятельности и нефтедобыче.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие **задачи**:

- 1) описать морфологию объекта исследования для подтверждения его принадлежности к виду *Alpheus lobidens* De Naan 1849;
- 2) описать размерный состав *Alpheus lobidens* на литорали Оманского моря и его сезонную динамику, а также установить длительность его жизни;

3) исследовать особенности репродуктивной стратегии вида (соотношение полов, размерно-половую структуру и ее динамику, индивидуальную и реализованную плодовитость);

4) описать состав пищи *Alpheus lobidens* и его онтогенетическую и сезонную динамику.

Научная новизна. В роде *Alpheus* почти 300 видов. В него входят преимущественно литоральные и шельфовые виды, о поведении которых имеется обширная литература. Но не более, чем о половине их имеются только разрозненные биологические сведения (даже об размерах тела!), и лишь у единичных видов известны отдельные черты биологии. Поэтому практически вся информация по морфологии и разным аспектам биологии вида *A. lobidens* с литорали Оманского моря исследованы впервые и являются новыми для науки.

Теоретическая и практическая значимость работы. Впервые для креветок семейства Alpheidae применен полный биологический анализ и получены сравнимые с другими каридными креветками результаты по репродуктивной биологии и питанию.

Впервые выявлены основные экологические аспекты репродуктивных стратегий креветок рода *Alpheus*.

Установлено, что *A. lobidens*, благодаря особенностям его питания, может выполнять функции санитара литорали Оманского моря. На основании полученных результатов могут быть определены подходы к организации экологического мониторинга и разработке мероприятий по ограничению рекреационной нагрузки на супралитораль и литораль Оманского моря, а также охране гидробионтов, служащих объектом туристического интереса.

Полученные результаты могут быть использованы в учебной работе в курсах зоологии беспозвоночных и гидробиологии.

Методология и методы диссертационного исследования. Выбор объекта исследования был определен в процессе изучения литорали о-ва Кешм (Ормузский пролив, Иран), как одного из ландшафтов, наиболее подверженных антропогенному воздействию и со стороны моря, и со стороны суши (Ansari et

all., 2012; Ansari et al., 2014, Ansari et al., 2014a). *A. lobidens* был выбран, как один из наиболее распространенных на литорали Ирана видов креветок. Он ведет скрытный образ жизни на каменисто-гравийных субстратах. Ввиду неприменимости других орудий лова гидробионтов, сбор креветок вели вручную в двух районах Оманского моря, так как это – наименее затронутый антропогенным прессом и наименее изученный участок литорали Ирана.

В качестве методической основы нами приняты методы, разработанные Р.Н. Буруковским (1992, 2009, 2012 и др.), несколько видоизмененные с учетом особенностей *A. lobidens*. Были уточнены шкалы для определения стадий зрелости гонад самок и стадий развития эмбрионов в кладке, для оценки наполнения желудков. Все цифровые данные, требующие этого, были подвергнуты статистической обработке.

Положения, выносимые на защиту.

1. Большинство особей *A. lobidens* литорали Оманского моря живут около года или немного больше.

2. У самок *A. lobidens* существует непрерывная цикличность размножения и круглогодичный нерест. Среди самок постоянно присутствуют пять размерных группировок в рамках последовательных репродуктивных циклов, разделенных линьками спаривания и линьками нагула (если самка пропускает нерест). У *A. lobidens* существует социальная моногамия у половозрелых особей. Партнерство может распасться после первого нереста из-за гибели части самок.

3. *A. lobidens* – бентофаг (облигатный детритофаг, микромикофаг и растительноядный вид). Благодаря этому он фактически выполняет функцию санитара литорали. Следовательно, он может стать индикаторным видом для оценки загрязненности литорали и разработки природоохранных мероприятий.

Степень достоверности и апробации результатов. Результаты работы докладывались и обсуждались на Первой конференции по биоресурсам вод Ирана (Организация по охране биологических ресурсов; Бандарабас, 2010 г.), на первой национальной конференции по биологическим наукам моря Мекран, (Морской университет Чехбахара, 2010 г.), в 2011 г. – на Первой

международной конференции по океанографии Персидского залива (Тегеран) и на XI международном симпозиуме в Богоре, Индонезия. В 2014 и в 2015 гг. были сделаны доклады на научно-методических семинарах кафедры ихтиопатологии и гидробиологии ФГБОУ ВО "КГТУ", а в 2016 и 2017 гг. на 4-м и 5-м Балтийских морских форумах.

Личный вклад автора. Автор лично принимала участие в исследовании литорали о-ва Кешм в 2009-2010, в сборе креветок на литорали Оманского моря в 2014-2015 гг., лично выполнила все биологические анализы и исследования состава пищи креветок и всю остальную камеральную обработку.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 7 работ, в том числе 3 в рецензируемом научном издании из перечня ВАК Минобрнауки России.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 163 страницах машинописного текста и иллюстрирована 42 рисунками и графиками, 6 таблицами. Работа состоит из Введения, 6 глав, заключения и выводов. Список цитируемой литературы включает 202 источника, из них 154 – на романо-германских языках.

Благодарности. Я глубоко признательна моему научному руководителю Рудольфу Николаевичу Буруквскому. Он меня многому научил и всегда поддерживал все годы моей работы над диссертацией. Мои друзья П. Заре, В. Сепавханд и Мр. Барани участвовали в сборах материала на литорали. Др. Махсудлю Аболвахаб (руководитель Научно-исследовательского центра океанических исследований Иранского Национального института океанографии и атмосферных наук) был моим куратором.

А. Анкер (Dr. A.Anker, Museu Zoologia Universidade de São Paulo, Brazil), Ч.М. Нигматуллин (АтлантНИРО) и В.В. Лаптиховский консультировали при возникновении некоторых проблем. Администрация ФГБОУ ВО "Калининградский государственный университет" в лице сотрудников и преподавателей отделов аспирантуры и международных отношений, кафедр русского языка и литературы, ихтиопатологии и гидробиологии оказывали нам помощь. Автор благодарен им всем.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

В разделе "Введение" обоснованы актуальность работы, выбор объекта исследования, и намечены его цели и пути достижения.

Глава 1. История исследования десятиногих раков в водах Ирана и сопредельных с ним водах. Приводится подробный обзор исследований десятиногих раков с 1861 г. по 2015 г. Прослежен переход от описания случайных находок к планомерным сборам, которые завершились списком десятиногих раков (Naderloo et al., 2015) и их аутоэкологическими и биотопическими исследованиями. Работа автора – их логическое продолжение.

Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследований. Она создана на основании литературных данных и собственных наблюдений. Поскольку литораль – пограничная зона между морем и берегом, описываются геоморфология региона, его климатические особенности, циркуляция вод, сезонный ход температур воздуха и воды, роль в этом апвеллингов, муссонной деятельности.

Глава 3. Материалы и методы исследований. Сбор материала проводился в 2014-2015 гг. на литорали Оманского моря у города Чахбахар (Иран), на двух станциях: Djod (25°26'58" с.ш., 59°30'28" в.д) и Tiss (25°21'10" с.ш., 60°36'08" в.д. – рис. 1). Расстояние между ними 110 км. 28.08. 2014 года на станции Tiss были собраны 215 креветок. Кроме того, в 2015 г на ст. Tiss с апреля по сентябрь и в ноябре были проведены ежемесячные (в промежутке 27-29 числа каждого месяца) сборы креветок. Всего было собрано 345 особей. 26.08. 2014 года на станции Djod были собраны 315 креветок. Общий объем исследованных креветок – 875 экз. Из них 3 особи были использованы для изучения морфологии, а остальные – для полного биологического анализа.

Креветки собраны в максимум низкой воды среди валунов и гальки. Для этого раскапывали лопатой грунт песчано-илистых и илисто-песчаных островков галечно-валунного поля литорали, или же удаляли крупные валуны и гальку, освобождая участок с мелкими фракциями субстрата. Яма заполнялась водой, и в

ней, вручную, отлавливали креветок, которых затем фиксировали в 4%-ном нейтрализованном растворе формалина.



Рис. 1. Станция Tiss. Побережье Оманского моря. 28.08.2014. Типичный ландшафт обитания *A. lobidens*.

За основу биологического анализа взята методика биологического анализа креветок (Буруковский, 1992). В нее входили: измерение длины тела, взвешивание, определение пола, определение стадии зрелости гонад у самок, установление стадии эмбрионального развития яиц в кладке у яйценосных особей. Она была адаптирована к особенностям морфологии нашего объекта исследования.

У креветок определяли: (1) длину карапакса (ДК) от конца рострума до заднего края карапакса и (2), общую длину тела (ДТ) от конца рострума до заднего края тельсона вдоль спинной стороны. Измерение производили с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10 с точностью до 0,1 мм. Креветок взвешивали на электронных весах "Professional digital table top scale" с точностью до 0,1 г. Массу гонад преднерестовых самок и яйцекладок определяли на торсионных весах ТУ 64-1-990-72 с точностью до 0,005 г. Благодаря небольшой плодовитости мы полностью подсчитывали количество ооцитов в гонаде преднерестовой самки (абсолютная индивидуальная плодовитость: АИП) и число эмбрионов в яйцекладках (абсолютная реализованная плодовитость: АРП).

Для определения стадий эмбрионального развития использовалась пятибалльная шкала Р.Н. Буруковского (Буруковский, 1992, 1993, 1998) с некоторыми изменениями.

Длина и ширина десяти эмбрионов из кладок и десяти ооцитов из каждой преднерестовой гонады были измерены окуляром-микрометром. Объем эмбриона рассчитан по формуле $V = 1/6 \times \pi \times d_1 \times d_2^2$, где d_1 – больший диаметр, d_2 – меньший диаметр (Turner, Lawrence; Ансари, Махсудно, 2016, 2017). Для определения связи между длиной самки и количеством эмбрионов использовали нелинейный регрессионный анализ.

Стадии зрелости самок определяли визуально, по размеру и форме гонады, по пятибалльной шкале.

При исследовании содержимого желудков была использована методика Буруковского (2009) с изменениями, обусловленными особенностями объекта исследования. В частности, для определения наполнения желудка была использована не четырехбалльная (Буруковский, 2009), а трехбалльная шкала.

Желудок помещался в чашку Петри, его вскрывали препаровальными иглами и сначала определяли степень наполнения желудка пищей:

- 0 – пища в желудке отсутствует.
- 1 – пища заполняет менее половины объема желудка;
- 3 – желудок заполнен на половину его объема и более.

В неполных желудках определялся лишь состав съеденного. В полных, кроме этого, визуально оценивали долю основных объектов пищевого комка с точностью до 10%. Пищевые и не пищевые объекты, занимающие менее 10% от объема пищевого комка, просто перечисляли. Весовой метод определения доли пищевых объектов в полных желудках для креветок неприменим, т.к. масса тела самых крупных особей не достигает 2 г. Измельчение пищи околоротовыми придатками, делает сортировку фрагментов пищевых объектов невыполнимой. По результатам исследования всех желудков подсчитывали частоту встречаемости (процент встреч данного компонента пищи от общего числа исследованных желудков с пищей) и рассчитывали коэффициент

Фроермана (среднее количество пищевых объектов в желудке без учета песка и других несъедобных компонентов пищевого комка: Буруковский, 2009). Для этого суммировали все частоты встречаемости пищевых объектов, и делили сумму на 100. По результатам анализа полных желудков рассчитывали реконструированный усредненный (виртуальный) пищевой комок (средняя доля каждого компонента пищевого комка в его объеме, выраженная в процентах) и Индекс доминирования: частоту встречаемости полных желудков, где из жертв занимает 60% и более от его объема. Все компоненты пищевого комка, поддающиеся подсчету и измерению, пересчитывались и измерялись.

4. Морфология и таксономический статус креветки *Alpheus lobidens* De Naan 1849. Необходимость этого раздела обусловлена кризисом систематики рода. Выявлена его очень сложная внутренняя структура: обнаружены виды-двойники, отличимые лишь генетически и, возможно, все пантропические виды – видовые комплексы (D.M.&A.H. Banner, 1982; Anker, 2001).

Поэтому мы описали морфологию нашего объекта нашего исследования а для создания его морфологического "паспорта" в Оманском море по образцу, разработанному Анкером (Anker, Pachel, 2015). В результате мы можем быть уверены, что в Оманском море обитает именно *Alpheus lobidens* De Naan 1849.

Глава 5. Биология вида *Alpheus lobidens*

5.1 Размерный состав креветки. Общая длина тела креветки *A. lobidens* с литорали Оманского моря 11-59 мм. Наименьшая общая длина особей, у которых возможно различить пол (11 мм), у обоих полов совпадает. Длина вылупившейся личинки *A. lobidens* равна примерно 5 мм, и до формирования appendix masculina их общая длина увеличивается примерно в два раза. Максимальная длина самцов 51, а самок – 59 мм (единственные находки). Реальный максимальный размер креветок обоих полов – 49 мм.

Максимальные размеры тела – один из таксономических параметров видового уровня у альфеусов (см. выше, раздел о морфологии). Они определяют экологический статус вида, в том числе положение в пищевой сети

и некоторые черты репродуктивной стратегии. Поэтому, для определения места *A. lobidens* внутри рода *Alpheus*, мы собрали имеющиеся сведения о максимальной длине тела 152 видов креветок рода (Буруковский, 1990; Anker, 2001, 2010, 2012; Anker et al., 2007; Almeida, Anker. 2011; Anker, De Grave, 2012; Anker, Pachel, 2015; Hayashi, Nagata, 2002). Такие попытки никем не предпринимались. У креветок рода *Alpheus* она варьирует от 9 (*A. xishaensis* Liu&Lan 1980, Южно-Китайское море) до 95 мм (*A. strenuus* Dana 1852, Индо-Вестпацифика). Все виды рода оказалось возможным разделить на четыре группы: мелкие (9-24 мм) – 51 вид; среднеразмерные (25-44 мм) – 75 видов; крупные (45 – 59 мм) – 16 видов, и, наконец, "гигантские" (60-95 мм) с 10 видами. Следовательно, *A. lobidens* относится к крупным видам рода.

Кривые размерного состава *A. lobidens* заметно отклоняются от кривой нормального распределения. Как разовые, так и генерализованные графики (по материалам двух дней 2014 г. и 7 месяцев 2015 г.), – результат суммирования кривых, характеризующих какие-то внутривидовые группировки креветок.

Помесячная сезонная динамика размерного состава обоих полов подтверждает это: в течение муссонного сезона существуют минимум два пополнения населения литорали рекрутами, затем их быстрый рост и исчезновение из населения вида. В постмуссонное время, вероятно, численность креветок уменьшается из-за отсутствия пополнения (косвенное подтверждение: в ноябре с трудом удалось собрать лишь тридцать экземпляров креветок), среди них крупные особи, не встречавшиеся в другое время года. Быстрая смена группировок, появление как минимум дважды в течение полугодия рекрутов, позволяет предположить: большинство креветок живет около года. Лишь отдельные особи длиной более 50 мм могут жить дольше.

Глава 5.2. Репродуктивная биология

5.2.1 Соотношение полов. Известно, что соотношение полов у большинства видов креветок сильно варьирует. Ареал зарывающихся, эпибентосных, нектобентосных обитателей шельфа, его кромки и верхней части материкового склона, а также облигатных мезо- и батипелагических форм

состоит из нагульной и репродуктивной частей. Самцы и самки встречаются, в основном, в период спаривания, затем расставаясь.

У креветок рода *Alpheus*, напротив, наблюдают более или менее постоянные разнополые пары. Анкер (Anker, 2001) сообщает об этом у *A. armatus* Rathbun 1901, *A. californiensis* Holmes 1900, *A. clipeatus* Coutière 1905, *A. deuteropus* Hildendorf 1879, *A. euphrosyne* De Man 1897, *A. lottini* Guérin Méneville 1829, *A. parvirostris* Dana 1852 и *A. sudara* A.H&D.M. Banner 1966. Полагают даже, что это явление облигатно для рода (Ratliff, 2014). Его называют "социальной моногамией". Самец и самка живут в едином пространстве, вступают в сексуальные отношения и совместно выполняют ряд таких общих задач, как защита партнера (особенно самок во время линек спаривания), забота о потомстве. Это не только яйца, вынашиваемые самкой на плеоподах, но и постличинки, тяготеющие к территории, защищаемой самцом (Ratliff, 2014). Поведенческие аспекты этого явления изучали в экспериментах (Mathews, 2002a, 2002b; Rahman et al., 2003), в том числе и у *A. lobidens* (Dabbagh et al., 2012). Но цель этих работ – выяснение выгода "сотрудничества", или восстановить механизм отбора, приведшего к появлению моногамии.

Еще в процессе полевых сборов мы заметили, что креветки попадают парами. Редко – поодиночке или по трое. При определении пола в лаборатории мы обнаружили соотношение полов 1:1 (самцы – 49,2-51,7 а самки – 48,3-50,8%). Подтвердилось наличие разнополой парности у *A. lobidens*.

В течение 7 месяцев с апреля по ноябрь 2015 г. соотношение полов тоже в целом составляло приблизительно 1:1, что подтверждает сказанное выше. Отклонения от этого приходятся на апрель, июнь и август, вслед за подходами мелких особей. Формирование пар начинается по достижении половозрелости при длине тела примерно 20 мм. Возможно, инициаторы этого самцы. Они уступают самкам численно, и число пар, вероятно, определяется именно ими.

В процессе онтогенеза соотношение полов тоже остается близким к 1:1 (рис. 2). Для построения графика были использованы все 873 особи.

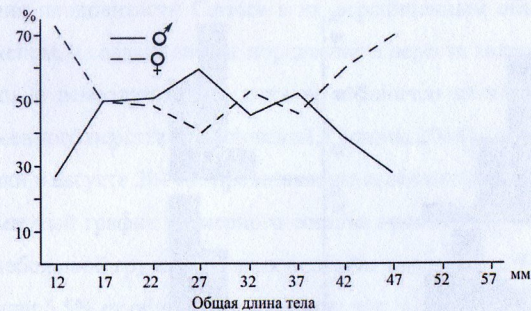


Рис. 2. Онтогенетическая динамика соотношения полов у креветки *A. lobidens* литорали Оманского моря.

На рис. 2 есть участки с соотношением полов равным или достаточно близким 1:1, и такие, где оно нарушается. В двух случаях отклонение в пользу самок, и в одном – в пользу самцов. Первое – у особей с длиной 14 мм и меньше. Их за все время встретилось лишь 20 экз. (4 самца, 16 – самок). Это неполовозрелые особи, еще не образовавшие пар. У креветок более 40-44 мм, возможно, происходит распад пар. Вероятная причина – раньше наступающая смертность самцов. Причина нарушения равновесного соотношения полов у креветок длиной 25-29 мм, где самцы составляют 60%, будет объяснено ниже.

5.2.2 Размерно-половая структура самок *A. lobidens* литорали Оманского моря. Для расшифровки размерно-половой структуры самок *A. lobidens*, как и у других каридных креветок (инфраотряд Caridea), нужно знать следующее. У тепловодных каридных креветок гонадный цикл синхронизирован с эмбриональным развитием яиц на плеоподах. Он состоит из: готовности к первому спариванию и созреванию гонады (впервые достигнута II стадия зрелости гонады), линьки, спаривания (после чего гонада вступает в вителлогенез, что соответствует III-V стадиям зрелости), откладки яиц на плеоподы (гонада возвращается во II стадию зрелости), вынашивания яиц, вылупления личинок, следующей линьки.

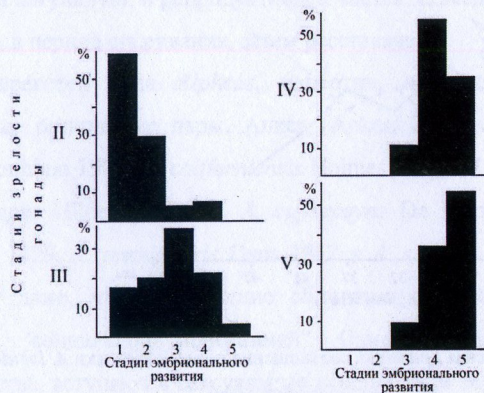


Рис. 5. Связь между созреванием гонад и развитием яиц на плеоподах у самок *A. lobidens*

У каридных креветок в благоприятных условиях начало очередного вителлогенеза («созревания гонады») совпадает с началом эмбриогенеза только что отложенных на плеоподы яиц (рис. 3). У самок с гонадами во II стадии зрелости на плеоподах только что отложенные яйца в 1 и 2 стадиях эмбрионального развития (наличие более продвинутых – см. ниже). Чем более развита гонада, тем более продвинуто и развитие эмбрионов. У преднерестовых в яйцах личинки, готовые к выклеву (Судник, 2008; Буруковский, 2012; Буруковский, Судник, 2014).

После вылупления личинок происходит линька. Во время нее (или сразу после) опять происходит спаривание, запускающее следующий репродуктивный цикл. Он начинается после откладки яиц на плеоподы и возвращении гонады во II стадию зрелости. Цикличность может прерываться по разным причинам, и тогда самка пропускает нерест. У такой «яловых особи» гонада во II стадии зрелости («стадия покоя»), а яйца — на 3-5 стадиях эмбрионального развития (рис. 3), самки с гонадами во II стадии зрелости).

Так возникает "непрерывная цикличность размножения": следование друг за другом репродуктивных циклов, не разделенных периодом «покоя» (у креветки нет яиц на плеоподах, а гонада – во II стадии зрелости: Буруковский, 1993, 1998, 2010, 2012; Буруковский, Андреева, 2010). Это компенсирует

уменьшения плодовитости Caridea с их ограниченным объемом пространства под абдоменом, и создает аналог порционного нереста гидробионтов, у которых нет линьки, и репродуктивный цикл не ограничен из-за этого облигатностью одновременного нереста (Буруковский, Судник, 2014).

Самки в августе 2014 г. представлены особями с общей длиной тела 11-51 мм. Суммарный график размерного состава практически унимодальный (мода 32 мм) с небольшой группой мелких особей с длиной тела 9-14 мм (мода 12 мм; n=14 экз. или 5,5% от общего числа самок: рис. 4, А, 2). 61,1% самок с гонадами во II стадии зрелости (рис. 4, Б), а из них 75,9% – яйценосные. 62% из них (рис. 4, В) – с яйцами в 1 и 2 стадиях эмбрионального развития. Значит, в августе шел достаточно активный нерест. В зависимости от размерного состава, состояния гонад, наличия или отсутствия яиц на плеоподах и их стадии эмбрионального развития, самки подразделяются на:

1. Самки без яиц на плеоподах (рис. 4 Г, 1, Д). Они представлены двухвершинной кривой с модами 12 и 22 мм и "хвостом" крупных самок. Она образована:

1.1. Неполовозрелые особи. Креветки длиной 11-13 мм, у них не были найдены яйца на плеоподах. Они образуют левый пик на рис. 4 Г, 1.

1.2. Самки с гонадами во II стадии без яиц на плеоподах. Длина 15-34 мм. Мода (22 мм) смещена влево. Это самки, готовые к первому спариванию (большинство) и 4 крупные особи, которые хотя бы раз нерестились, но, после вылупления личинок и линьки, снова не спаривались.

2. 2. Только что отнерестившиеся самки (гонады во II стадии зрелости, на плеоподах яйца в 1-2 стадиях эмбрионального развития) (рис. 4 Г, 2; Е). Длина тела 15-49 мм. Они составляют 44,4% от всех самок и 58,3% от самок с яйцами на плеоподах. У креветок с этой модой (27 мм) нарушается соотношение полов 1:1, и начинают преобладать самцы, составляющие в этой размерной группировке 59,7% (рис. 2). Это говорит о распаде пар (хотя бы части) и восстановлении их у перелинявших и подросших креветок. Вероятная

причина – повышенная смертность самок после вылупления личинок и последующей линьки. Такое известно у других креветок (Fu et al., 2001).

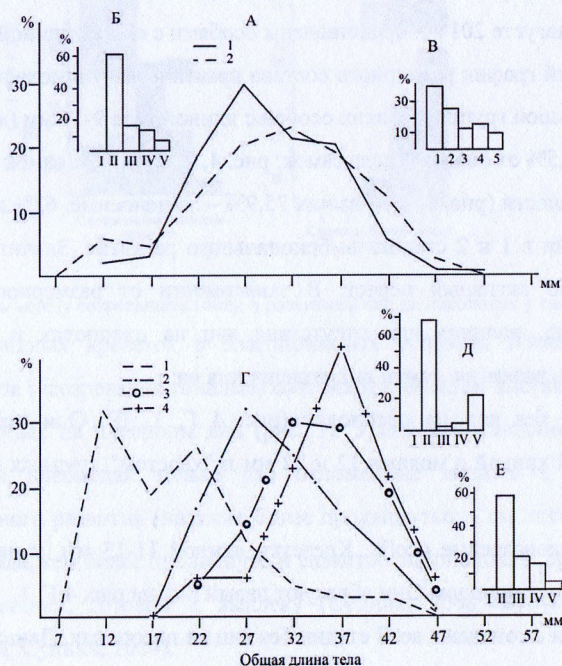


Рис. 6. Размерно-половая структура *Alpheus lobidens*. Побережье Оманского моря. 26.08.2014 г. (271 самец и 253 самки).

А – Размерный состав креветок (1 –самцы; 2 –самки); Б – стадии зрелости гонад.
 В – стадии эмбрионального развития яиц в кладках; Г – Размерный состав самок с гонадами в разных стадиях зрелости. 1 – самки без яиц на плеоподах; 2 – Только что отнерестившиеся самки (гонады во II стадии зрелости и только что отложенные яйца на плеоподах); 3 – Самки с яйцами на плеоподах и гонадами в III-V стадиях зрелости; 4 – самки без яиц на плеоподах и с гонадами в IV-V стадиях зрелости. Д – стадии зрелости гонад самок без яиц на плеоподах; Е – стадии зрелости гонад самок с яйцами на плеоподах.
 2. Только что отнерестившиеся самки (гонады во II стадии зрелости с яйцами на плеоподах в I и 2 стадиях эмбрионального развития) (рис. 6 Г, 2; Е).

3. Самки с яйцами на плеоподах в 3-5 стадиях развития и с гонадами в III-V стадиях зрелости (38% от всех самок с яйцами, большинство которых в 4-5 стадиях развития, т.е. близких к вылуплению личинок). Длина 20-47 мм. Это

явно креветки предыдущей генерации, отнерестившиеся впервые при длине 22 мм, после выхода личинок, во время линьки спаривания, достигшие 27 мм, и у них эмбрионы почти готовы или готовы к вылуплению. Судя по динамике размерного состава, данная линька была месяца за полтора до этого, т.е. в июле.

4. Самки с гонадами в IV-V стадиях зрелости и без яиц на плеоподах. Мода 37 мм. Это самки, оставшиеся яловыми после второго нереста. Вероятно, они не нашли нового партнера сразу после распада пары.

Итак, 26 августа 2014 года у самок *A. lobidens* существовало пять размерных групп, находящихся на разных последовательных этапах репродуктивного цикла, разделенных линьками нагула и линьками спаривания. Самые мелкие – неполовозрелые, а большинство самых крупных или преднерестовые, без яиц на плеоподах, или несут яйца с почти готовыми или готовыми к вылуплению эмбрионами. Налицо идущие одновременно процессы, сдвинутые по отношению друг к другу примерно на месяц.

Сезонная динамика стадий зрелости говорит о непрерывном пополнении литорали креветками, готовыми к спариванию и нересту, и о том, что в течение 8 месяцев с апреля по ноябрь включительно у *A. lobidens* нет заметных колебаний его интенсивности. Видимо, на литорали Оманского моря нерест у *A. lobidens* идет круглый год примерно одинаковыми темпами.

Самки *A. lobidens* линяют в среднем раз в 21 день (Dabbagh et al., 2012). У *A. heterochaelis*, по размерам тела близкого к *A. lobidens* (максимальная общая длина 57 мм), размножение круглогодично адекватно ритму 28-дневного личиночного цикла самки, плюс 3-5-дневный "период независимости", когда самка готова линять, спариваться и вступать в следующий гонадный цикл (откладка яиц и созревание гонады: Ratliff, 2014). Оба автора не сообщают о длине тела линявших креветок. Вероятно, они относятся к наиболее многочисленной группе особей. У *A. lobidens* это креветки с длиной тела 20-34 мм. И у самцов, и у самок они составляют около 50% всех особей. С увеличением длины тела длительность межличиночного периода должна возрастать после каждой линьки. Это, например, известно для краба

Chionocoetes opilio (Fabricius 1788). У его самок после пубертатной линьки интервал между линьками увеличивается (Залота, 2017)

Половозрелость у самок *A. lobidens*, вероятно, наступает в возрасте 2-3 месяцев, как у *A. heterochaelis* (Ratliff, 2014). Существуют четыре группы половозрелых самок, отличающихся по длине тела и отнерестившиеся от одного до 3 раз. Кроме них имеется некоторое количество особей с длиной тела более 40 мм и единичные самки, вышедших за пределы репродуктивного контингента. Суммирование всех этих данных позволяет предположить, что большая часть креветок живет около года. Это совпадает с нашими выводами, сделанными по результатам анализа динамики размерного состава.

5.2.3. Плодовитость.

5.2.3.1 Абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП – количество ооцитов в гонаде, готовой к нересту). У креветок рода *Alpheus* АИП не была определена ни у одного вида. Из 443 самок *A. lobidens*, исследованных нами, лишь 48, с длиной тела 31-46 мм, были преднерестовыми. Это 10,8% от их общего числа. АИП варьировала от 32 до 1011, т.е. примерно в 30 раз. 4 особи с длиной тела 23-26 мм имели в гонадах менее 100 зрелых ооцитов, и единственная – длиной 43 мм, – 1011 ооцитов (варьирование длины тела в примерно в 2 раза, и в 30 с небольшим раз – АИП). У большинства преднерестовых особей в гонадах было 133-689 зрелых ооцитов (диапазон варьирования АИП в 5 раз).

5.2.3.2 Абсолютная реализованная плодовитость (количество яиц в кладке, вынашиваемой на плеоподах – АРП). Только что отложенные на плеоподы яйца *A. lobidens* почти сферической формы, диаметром 0,6 мм. Абсолютные размеры яйца не позволяют судить об экологическом статусе вида и сравнивать между собой виды, отличающиеся размерами тела, а внутри рода *Alpheus* максимальная видовая длина тела варьирует от 9 до 95 мм. Поэтому мы рассчитали относительные размеры яйца: процент длины яйца от максимальной длины самки. Для рода *Alpheus* это ранее никогда не производилось.

Мы смогли найти данные по максимальной длине тела и диаметру только что отложенных яиц лишь для 11 видов рода *Alpheus*. Относительные размеры их яиц варьируют от 1,0 до 8,3%. Внутри этого диапазона выявились три группы: *A. lobidens*, *A. euphrosyne* и *A. formosus* (1,0-1,8%), *A. schmitti*, *A. malleodigitatus*, *A. paracrinitus*, *A. heterochaelis* (3,2-3,9%), а также *A. paludicola*, *A. cyanoteles*, *A. alcyone* и *A. saxidomus* (5,9-8,3%). Это говорит о совершенно разных направлениях их репродуктивных стратегий (Судник, 2008). И действительно, среди них имеются живущие в манграх, эстуариях, между камнями, в песке и илу (*A. lobidens*, *A. formosus*, *A. heterochaelis*), литоральные-сублиторальные виды, тяготеющие к мертвым и живым кораллам, роющие в них туннели, демонстрирующие некоторые признаки симбиоза с живыми кораллами или, например, с седентарными полихетами (*A. schmitti*, *A. malleodigitatus*, *A. paracrinitus*) (по Anker, 2001). Два вида (*A. paludicola*, *A. cyanoteles*) обитают в пресных водах (Yeo&Ng, 1996). *A. alcyone* живет в губках, кораллах и вместе с полипойдом *Stephanoscyphus racemosus* (Scyphozoa, Cnidaria) (Anker, 2001). *A. saxidomus* сверлит норы в базальтовых скалах (Holthuis, 1980). Поэтому не случайно, что у 11 видов креветок, подобранных только по наличию сведений о размерах яйца и длине тела, налицо все переходы от К-стратегии к стратегиям К-г и КК (по Судник, 2009). Несмотря на случайность выбора, и на то, что в роде около 300 видов, можно сделать вывод, что *A. lobidens*, относящийся к крупным видам рода, это вид с относительно мелкими яйцами, соответствующий видам с К-г репродуктивной стратегией у креветок (Судник, 2008).

Яйца *A. lobidens* на плеоподах несли 309 особей, или 69,7% самок. Из них 196 имели только что отложенные яйца (63,4%). Количество яиц на плеоподах варьирует от 4 до 1843. Наименьшая длина тела яйценосной самки равна 16 мм (n=2). Они несли меньше 50 яиц (37 и 48). Из 14 самок с длиной тела 19-21 мм 10 (71,4%) тоже несли менее 50 яиц. Оставшиеся четыре – более 50, но менее ста (55-82) яиц. Далее наблюдается резкое возрастание максимальной АРП каждой последующей размерной группы креветок.

У самок с длиной тела более 33 мм число яиц на плеоподах не менее 100, а с длиной тела 36-39 мм – не менее 200. Лишь АРП четырех особей из группы 39-45 мм, имеющих менее 300 яиц, можно считать результатом их потер самками. Максимальная АРП обнаружена у особи с длиной тела 40 мм (а максимальная АИП – 43 мм). Налицо рост АРП с увеличением длины тела самок до 40 мм. Потери яиц в процессе их вынашивания на плеоподах незначительны. У более крупных самок и АИП, и АРП уменьшается (возрастное уменьшение плодовитости). У большинства величина АРП варьирует от 82 до 975. Примерно то же – у *A. chilensis* Coutière 1902, со сходными максимальными размерами самок (61 мм): 74-938 яиц. (Anker, 2001).

Глава 6. Состав пищи у креветки *Alpheus lobidens* с литорали Оманского моря. Все компоненты пищевого комка *A. lobidens*, независимо от места сбора креветок, мы разбили на группы: песчинки, детрит, остатки растительного происхождения, неопределимые остатки животного происхождения и фрагменты животных, чей таксономический статус определялся хотя бы до класса (например, Hydrozoa, Polychaeta) или отряда (например, Harpacticoida).

Песчинки имеют преобладающие размеры 0,1-0,35 мм, т.е. они относятся к мелким и средним пескам (Петелин, 1967). Детрит (сложный комплекс из мертвого органического вещества, взвешенного в толще воды или отлагающегося на дно водоема в виде частиц различного размера, и живущих на нем микроорганизмов: Буруковский, 2009) представляет собой рыхлую бесструктурную массу, в падающем свете имеющую светло-серую окраску. Растительные остатки в желудках *A. lobidens* были представлены клубками нитей, имеющими сходство с отмершими талломами водоросли анфельция (Марфенин с соавт., 2006), обрывками нитчатых водорослей, бесформенными обрывками высших растений длиной от 0,5 до 1-1,5 мм. Из других пищевых объектов не животного происхождения обнаружены гифы преимущественно одноклеточных грибов.

Обрывки хитина и щетинки принадлежали мертвым особям высших ракообразных (амфиподам, креветкам, крабам и ракам-кротам (Urogebiidae gen.

sp.?) В желудках попадались также (чаще всего по одному, реже по два, максимум – восемь) яйца каких-то седентарных полихет (1×0,5-0,7 мм) с характерной, словно слегка вздутой ножкой для прикрепления к субстрату длиной около 1 мм. Следовательно, *A. lobidens* собиратель, питающийся детритом, растениями, грибами (то есть детрито-, фито- и микроикофаг) и мертвыми или сидячими формами некоторых беспозвоночных.

Такая малокалорийная пища – причина абсолютного преобладания у креветок особей с полными желудками. И в 2014, и в 2015 гг. их доля почти совпадает (65,1% и 66,2%, соответственно). В апреле-ноябре 2015 г. доля креветок с полными желудками варьировала от 90,5% в июле до 37,3% в августе, в остальное время составляя 73,8-80,4%.

На станции Djod по частоте встречаемости (ЧВ) пищевых объектов все компоненты пищевого комка образуют 4 неравноценные группы. Первая – детрит с заключенными в нем песчинками (87,9%). Это абсолютно доминирующий пищевой объект. Вторая группа – пищевые объекты не животного происхождения (высшие растения: 37,2%, гифы грибов – 48,0%, и сопутствующие им нитчатые водоросли – 14,6%). Она занимает второе место. Третья – остатки мертвых животных (высшие ракообразные, ЧВ 30,7%, а также насекомое, моллюски, кишечнополостные и обрывки губок). Особое значение имеют яйца полихет, регулярно находимые в желудках *A. lobidens*. Прочие пищевые объекты – случайные и спорадические.

По доле в объеме виртуального пищевого комка (ВПК) на станции Djod полностью доминирует детрит, составляя 40,2% от его объема. На втором месте высшие растения (20,0% объема ВПК). Почти в полтора раза чаще встречающиеся гифы грибов в два с половиной раза уступают им по доле в объеме ВПК. Следовательно, реже питаясь высшими растениями, креветка всегда поедает их в большем количестве, чем гифы грибов. Эти три объекта питания занимают почти 70% объема ВПК. Поскольку песок занимает 22,2% его объема, то на все остальные объекты питания остается менее 10%, и большая часть их – это высшие ракообразные и яйца седентарных полихет.

Отчетливее это выражено в частоте доминирования. В каждом 3-м полном желудке доминирует детрит, затем высшие растения (9,7%). Коэффициент Фроермана (K_{ϕ}) равен 2,6, как у хищников-собирателей (Буруковский, 2009).

На станции Tiss, находящейся от Djod на расстоянии 110 км, в желудках креветок присутствовали все те же главные и второстепенные объекты питания. Различие в составе пищи касалось только спорадических и случайных компонентов пищевого комка. Изменения в ЧВ сводятся лишь к ее вариациям у гифов грибов и высших растений. Первые встречаются почти в два раза чаще (87,3%), а вторые в два раза реже (18,6%). Однако в составе ВПК более 75% объема все равно занято лишь гифами грибов и детритом, с преобладанием первых почти в полтора раза (47,3% и 28,1%, соответственно). По частоте доминирования тоже преобладают гифы грибов (63,6%). Детрит доминирует в 34,2% желудков. ЧВ высших растений на Tiss в два раза меньше, чем на Djod, а доля в объеме ВПК – почти в 6 раз. Видимо, при повышении доступности высших растений для креветок, они предпочитают их гифам. Гифы грибов на станции Djod не только встречаются реже, но креветка их потребляет более мелкими порциями: встречаются они примерно в два раза реже, доля их в объеме ВПК в 6 раз меньше, они в 30 раз реже доминируют в полных желудках. Обратное – у высших растений: на станции Djod их ЧВ в два раза выше, занимают в 9 раз больше места в ВПК, и доминируют они в семь раз чаще.

Межгодовые вариации состава пищи состоят в исчезновении и появлении случайных, увеличении или возрастании доли спорадических объектов, тогда как основные (детрит, гифы грибов, остатки высших растений и высших ракообразных), несмотря на колебания от года к году и от месяца к месяцу, продолжают полностью доминировать по ЧВ и в объеме ВПК, иногда словно заменяя друг-друга.

Онтогенетические изменения состава пищи сводятся к тому, что доля детрита в желудках половозрелой молодежи (молда 22 мм), с увеличением размеров тела уменьшается от половины объема ВПК до трети, то есть в полтора раза. Зато доля высших растений возрастает в три раза. Доля гифов

грибов до длины 27 мм меняется в противофазе с долей высших растений, но затем начинает увеличиваться почти до 40% от объема ВПК. Именно детрит и гифы грибов продолжают постоянно составлять 60-75% от его объема. Высшие растения, высшие ракообразные и прочие спорадические объекты питания (например, талломы водорослей и т.п.), у всех размерных групп креветок составляют около 5-7.5% объема ВПК. Остальную его часть занимает песок.

Метод реконструкции стратегий питания для плотоядных креветок (Буруковский, 2016), оказался применим и к не плотоядным видам. "Минимальные порции" пищи существуют и у креветок-детритофагов, растительноядных и микро-микофагов, но величина порции больше, чем у плотоядных. Распределение ЧВ этих порций в общих чертах напоминает таковое и у плотоядных креветок-собирателей, по Буруковскому (2016). И это объясняет сходство K_{ϕ} у *A. lobidens* и хищников-собирателей.

По всем параметрам, характеризующим питание *A. lobidens*, это бентофаг, облигатный детритофаг, микромикофаг и растительноядный вид. В качестве попутной пищи может использовать трупы животных и яйца седентарной полихеты. Есть признаки элективности питания. Наиболее доступны для креветки детрит и гифы грибов. По предпочтению основные объекты питания можно расположить по убывающей: высшие растения, гифы грибов и детрит. Яйца полихет – сезонный и, видимо, локальный объект питания, как и высшие растения. Талломы водорослей, остатки высших ракообразных, представители типа Cnidaria, спорадически доступные для креветки источники пищи.

Alpheus lobidens, питающийся детритом, гифами грибов, остатками мертвых животных, фрагментами высших растений из выбросов, может быть своеобразным санитаром литорали, подобным сухопутной амфиопе *Talitrus saltator* Montagu 1808. Она в умеренных климатических зонах служит санитаром песчаных побережий и показателем уровня рекреационной нагрузки на них (Дитрих, Джабраилова, 2007).

7. Заключение. В заключении кратко резюмированы основные результаты работы. Они стали основанием для формулировки выводов.

Выводы

1. Показано, что по таксономически важным морфологическим признакам исследованные креветки относятся к виду *Alpheus lobidens* De Haan 1849. Этот зарывающийся вид обитает на песчано-илистых каменисто-гравийных участках исследованной литорали Оманского моря в районе порта Чахбахар.

2. Максимальная общая длина тела у креветок рода *Alpheus* варьирует от 9 до 95 мм, образуя 4 группы видов (мелкие, средние, крупные и "гигантские"). Самцы *A. lobidens* имеют общую длину 11-51 мм, а самки – 11-59 мм, следовательно, вид относится к крупным креветкам рода.

3. Большинство особей *A. lobidens* живут около года или немного дольше. Лишь отдельные креветки с длиной тела более 50 мм имеют более длительный срок жизни.

4. У *A. lobidens* существует социальная моногамия. Гетеросексуальное партнерство возникает при достижении самцами и самками длины тела 20 мм. По крайней мере, часть пар разрушается в результате посленерестовой гибели некоторого числа самок размерной группы 25-29 мм, и по достижении 40-44 мм, в результате более ранней гибели самцов.

5. У *A. lobidens* существует непрерывная цикличность размножения и круглогодичный нерест. Поэтому в каждый данный момент среди самок присутствуют пять размерных группировок, находящихся в последовательных репродуктивных циклах, разделенных между собой линьками нагула и спаривания.

6. Абсолютная индивидуальная плодовитость (число ооцитов в преднерестовой гонаде) варьирует от 32 до 1011, в основном от 133 до 689 ооцитов. Реализованная плодовитость (число яиц на плеоподах) варьирует от 4 до 1843, у большинства 82-975 яиц.

7. *A. lobidens* – бентофаг, облигатный детритофаг, микроикофаг и растительноядный вид. В качестве попутной пищи может использовать трупы

беспозвоночных и яйца седентарных полихет. Основу питания креветки составляют детрит и гифы грибов. Высшие растения, яйца седентарных полихет и остатки высших ракообразных служат локальными и сезонными пищевыми объектами.

8. Благодаря тому, что *A. lobidens* в основном растительноядный вид и детритофаг, он фактически выполняет функцию санитара литорали, поэтому он может стать важным индикаторным видом для оценки ее загрязненности и разработки природоохранных мероприятий.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

Ансари З., Махсюдлю А. Репродуктивная биология креветки *Alpheus* cf. *burukovskyi* (Crustacea, Alpheidae) с иранского побережья Оманского моря // Калининград: Известия КГТУ, 2016. – № 42. С.21-29.

Ансари Z., Maghsoodlou A. Some of reproductive traits of snapping shrimp *Alpheus lobidens* De Haan 1850 (Alpheidae) from the northern coast of the Oman Sea // Калининград: Известия КГТУ, – 2017. – № 44. С. 11-17.

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

Публикации в других отечественных и зарубежных изданиях и материалы конференций:

Ансари Z., Seyfabadi J., Owfi F. Intertidal species diversity of southern coastline of Qeshm Island, based on dominant biotope // Journal. Natural Environment. Iranian Journal Natural Resources, – 2012. – V. 65. № 1. P. 13-29.

Ансари Z., Seyfabadi J., Owfi F., Rahimi M., Allee R. Ecological classification of southern intertidal zones of Qeshm Island, based on CMECS model // Iranian Journal of Fisheries Sciences, – 2014. – V. 13. № 1. P.1-19.

Ансари Z., Seyfabadi J., Owfi F., Rahimi M. Habitat classification of southern coast Qeshm Island based of survey geological structure // Indian J. Geo-Marine Science, – 2014. – V. 43. № 9. P. 1757-1763.

Rahimi M., Seyfabadi J., Owfi F., **Ansari Z.** Standard classification of intertidal habitats in North Qeshm Island (Persian Gulf) // Indian Journal Geo-Marine Sciences, – 2016. – V. 45. № 9. P. 1170-1182.

Ansari Z. Coastal biotopes of intertidal zones of Qeshm based on ecologic index and its role in management of resource // 2011. Первая международная конференция по океанографии. Персидского залива, Iranian Students' Tourism & Travelling Agency. (Доклад был сделан на фарси).

Ansari Z. Ecological classification of intertidal zone of south of Qeshm based on CMECS model using GIS // 2010. Первая национальная конференция по биологическим наукам моря Макран, Chabahar Maritime and Marine University 2010 (Доклад был сделан на фарси).

Ansari Z. Coastal biotopes of intertidal zones of Qeshm based on ecologic index and its role in management of resource // 2010. Первая конференция по биоресурсам, Islamic Azad university, Bandar Abbas Branch 2010. (Доклад был сделан на фарси).

Owfi F., Rabbaniha M., **Ansari Z.**, Rahimi M. Toosi M., 2011. Ecological classification of intertidal habitats (Iranian coasts of the Persian Gulf & Oman Sea), using by CMECS Model. INOC // XI International Symposium 2011, Bogor-Indonesia.

Ансари З. 2016. Некоторые вопросы биологии креветок *Alpheus* cf. *burukovskyi* с побережья Оманского моря Ирана // IV Балтийский морской форум. Международная научная конференция «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов». С. 136-139.

Буруковский Р.Н, **Ансари З.** 2017. О стратегии питания травоядной креветки *Alpheus lobidens* с литорали Оманского моря (Иран) // V Балтийский морской форум. Международная научная конференция «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов». С. 243-246.