

УДК 595.3:591.4:591.5:595.3

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ КРЕВЕТОК

С.А. Судник

*Калининградский государственный технический университет,
г. Калининград, 236022, Россия*

Аннотация

В работе прослеживается формирование репродуктивных адаптаций самок креветок *Dendrobranchiata* и *Pleocyemata*, различающихся уровнем организации, с целью описания эволюционных аспектов их репродуктивных стратегий. Проведено сравнение строения яичников и характера их созревания, дана характеристика типа оогенеза, оценка размеров зрелых ооцитов и абсолютной разовой плодовитости. Показаны пути эволюции морфологии и анатомии яичников, особенности вителлогенеза у крупнояичниковых видов, вариативность гонадосоматического индекса. Результаты эволюции, реализованные в репродуктивных адаптациях, лучше всего заметны на макротаксономическом уровне. Это позволило выделить два типа репродуктивных стратегий (в каждом четыре класса). У *Dendrobranchiata* со слабо развитой заботой о потомстве это классы: выраженные *r*-стратегии; средне выраженные *r*-стратегии; *r*-стратегии с тенденцией к *K*-стратегии; смена *r*-*K*-стратегии на *K*-стратегию («вынашивание эмбрионов»). У *Pleocyemata* с хорошо развитой заботой о потомстве классы: *K*-стратегии с тенденцией к *r*-стратегии; средне выраженные *K*-стратегии; сильно выраженные *K*-стратегии; смена *K*-*r*-стратегии на *r*-стратегию («отказ от заботы о потомстве»). Эволюция репродуктивных стратегий у креветок обоих подотрядов направлена на усиление заботы самок о потомстве.

Ключевые слова: креветки, репродуктивные стратегии, репродуктивные адаптации

Введение

Креветки распространены повсеместно, от поверхности до абиссали океана. Они часто занимают ключевые позиции в трофических цепях, служат ценными объектами промысла [1, 2]. Знание репродуктивной биологии креветок – ключ к пониманию адаптационных систем их популяций, конкурентоспособности, механизмов динамики численности, а значит, и к управлению промыслом. Креветки представлены подотрядами *Pleocyemata* (инфраотряды *Caridea*, *Procarididea*, *Stenopodidea*) и *Dendrobranchiata* (надсемейства *Penaeoidea*, *Sergestoidea*) [3]. Их репродуктивная биология изучается активно, но неравномерно. Исследования в основном посвящены объектам аквакультуры или промысла. Ряд работ по созреванию креветок из-за утилитарных целей исследований выполнен поверхностно (см. библиографический список в [4]). Другие работы по репродуктивной стратегии видов [5–8] в действительности затрагивают только отдельные аспекты их размножения. Ранее нами описано созревание некоторых креветок,

Табл. 1

Таксономическая характеристика исследованного материала

Подотряд Dendrobranchiata, надсемейства Penaeoidea и Sergestoidea		Подотряд Pleocyemata, инфраотряд Caridea	
Семейство	Число видов	Семейство	Число видов
Aristeidae	4	Nematocarcinidae	3
Benthescymidae	4	Oplophoridae	3
Penaeidae	6	Acantephyridae	3
		Pasiphaeidae	12
Sergestidae	5	Pandalidae	15
Solenoceridae	3	Palaemonidae	3
		Stylodactylidae	1
		Crangonidae	5
		Glyphocrangonidae	1

затронуты экологические аспекты их репродуктивных стратегий [9–13]. Под репродуктивными стратегиями нами понимается совокупность процессов, обеспечивающих размножение видов и ведущих к определённому типу заботы о потомстве. В частности, мы рассматриваем репродуктивные адаптации, формирующиеся и реализующиеся на трех иерархических уровнях: клеточном (оогенез), органном (развитие и созревание яичников) и организменном (размер зрелых ооцитов и плодовитость, тип нереста).

Изучение эволюционных изменений морфологии, дыхательного и трофического модулей показало, что виды подотряда Dendrobranchiata по уровню организации стоят ниже Pleocyemata; в последнем наиболее древние – виды Procarididae; среди Caridea – виды Nematocarcinidae, затем идут Acantephyridae, Pasiphaeidae, Oplophoridae, а к «высшим» можно отнести виды Pandalidae, Palaemonidae, Crangonidae, Glyphocrangonidae и других групп [3, 14].

Цель настоящей работы – проследить формирование и изменчивость репродуктивных адаптаций креветок Dendrobranchiata и Pleocyemata, различающихся уровнем организации, с целью описания эволюционных аспектов их репродуктивных стратегий.

Материал и методы

Материал (2222 самки, относящиеся к 68 видам) собран в экспедициях Управления «Запрыбпромразведки», АтлантНИРО и Институт океанологии СССР в различных районах Мирового океана в период 1963–2015 гг. (табл. 1) на глубинах от 1500 до 3600 м. Биологический анализ креветок [15, 16] включал: измерение общей длины тела (ДТ), взвешивание, определение пола, стадии зрелости самок, определение абсолютной разовой плодовитости (АРП, количество зрелых ооцитов в гонадах), измерение длины у примерно 10 зрелых ооцитов с точностью до 0.01 мм; подсчет средних значений величин. Гонadosоматический индекс (ГСИ) рассчитывался как отношение массы зрелых яичников к массе самки без яиц, гонад и желудка (в процентах), КОРЗО (коэффициент относительного размера зрелого ооцита) – как отношение размера зрелого ооцита к ДТ самки (в процентах). Для гистологии яичников материал фиксировали смесью 10%-ного

формальдегида и ледяной уксусной кислоты (10 : 1), обрабатывали с помощью стандартных гистологических методик [17]. Подходы к изучению и методика исследования оогенеза, созревания яичников креветок приведены в работах [12, 13].

Результаты и их обсуждение

Морфология яичников. У пенеоидных видов (Penaeoidea: 4 вида Aristeidae, ряд видов Penaeidae, 3 вида Solenoceridae, виды Sycionidae) яичники хорошо развиты, включают 2 пары передних, 6–8 пар боковых и задние отростки [15, 18–24]. Среди пенеид у *Penaeus notialis* передние отростки гонад менее развиты [25], у рода *Funchalia* – задние. У видов Luciferidae яичники – пара трубок в абдомене [26]. Яичники каридных видов H-образной формы сзади и реже спереди они смыкаются. Среди самок подотряда Pleocyemata ближе всего по морфологии гонад к пенеоидным креветкам каридные нематокарциниды и *Procaris ascensionis* (Procarididea): у первых (виды *Nematocarcinus*) яичники имеют рудименты передних и боковых отростков и задние отростки, тянущиеся до шестого сегмента абдомена; у *Procaris* задние отростки достигают его пятого сегмента [27]. У акантефирид строение яичников напоминает таковое нематокарцинид: передние и боковые отростки рудиментарны, задние выросты заходят в третий сегмент абдомена. У пасифеид (*Glyphus marsupialis*, 8 видов *Pasiphaea*, *Parapasiphae sulcatifrons* и 2 вида *Psathirocaris*), оплофорид (*Oplophorus novaezealandiae*, виды *Systellaspis*) боковые отростки гонад редуцированы; передние и задние – слабо развиты. У пандалид также (4 вида *Heterocarpus*, *Pandalus borealis*, *Pandalopsis ampla*, 7 видов *Plesionika*, *Chlorotocus crassicornis*, *Stylopandalus richardi*), палемонид (*Nematopalaemon hastatus*, *Palaemon adspersus*), крангонид (*Crangon crangon*, *Notocrangon antarcticus*, *Aegaeon cataphractus*, *Parapontophilus gracilis*, *Metacrangon jacqueti*, глифокрангонид (*Glyphocrangon aculeata*) гонады компактны, могут не доходить до заднего края цефалоторакса (наши неопубликованные данные, [28–32]). Можно заключить, что эволюция яичников креветок идет по пути редукции их придатков, что связано с уменьшением плодовитости у каридных видов по сравнению с пенеоидными.

Анатомия и развитие яичников. Развитие и созревание гонад сопровождается перераспределением ансамблей герминативных клеток, других элементов. Нами выделено у креветок два основных типа анатомии яичников. Первый тип – с характерным послойным расположением ооцитов: у видов Penaeoidea (Aristeidae, Penaeidae, Solenoceridae) и мелкояйцевых видов Caridea (Nematocarcinidae, некоторых Pandalidae, Palaemonidae, Crangonidae). У пенеоидид широкая зона пролиферации (ЗП) в яичнике лежит вентромедиально, ее просвет служит для вывода зрелых ооцитов к яйцеводам. Невителлогенные ооциты (1–3-й фаз) распространяются от зоны пролиферации вглубь яичника группами так, что наиболее развитые ооциты (в недавно оформленном фолликуле, 3-й фазы) находятся на его периферии. Вителлогенные ооциты в процессе созревания синхронно проходят с 4-й по 6-ю фазы развития, заполняя большую часть гонады; ооциты 2-й фазы лежат между ними гнездами. Ооциты в фолликуле вновь появляются в преднерестовых яичниках и доминируют в посленерестовых гонадах. У мелкояйцевых каридид зона пролиферации более компактная, что, видимо, связано с уменьшением плодовитости; при созревании яичников

она и небольшая группа ооцитов 2-й фазы смещается вителлогенными ооцитами вглубь гонады. Второй тип строения яичников характерен для крупнояйцевых Caridea из сем. Pasiphaeidae (*G. marsupialis*, *Pasiphaea tarda*, *P. sulcatifrons*) и Oplophoridae (*Systellaspis debilis*): ооциты в яичнике располагаются в определенном порядке — в виде одного слоя клеток, синусоидально изогнутого на поперечном срезе по направлению от вентромедиально расположенной зоны пролиферации — дорсолатерально, где лежат наиболее развитые ооциты, то есть к началу яйцевода, что объясняется крупным размером зрелых ооцитов. Следовательно, перераспределение клеточных ансамблей при созревании гонад идет достаточно единообразно в разных таксономических группах, и особенности этого процесса определяются анатомией гонад и размерами зрелых ооцитов.

Особенности оогенеза. Сравнение цитоморфологии ооцитов у видов Penaeoidea и Caridea позволило выделить 4 типа строения ядрышкового аппарата («пенеоидный» — у ряда видов Penaeidae, кроме, например, фунхалий; «нематокарцинидный» — у ряда видов Aristeidae, Nematocarcinidae; «фунхалиидно-пасифейдно-оплофоридный» — у пенеидных *Funchalia*, у видов Oplophoridae и Pasiphaeidae и «пандалидный» — у видов Pandalidae, Palaemonidae и Crangonidae). В эволюции оогенеза от пенеоидных и «низших» каридных креветок (нематокарцинид, пасифейд, оплофорид) к «высшим» каридидам (пандалидам, палемонидам, крангонидам) обнаружено упорядочение строения ядрышек (от крупных ядрышковых структур к относительно мелким округлым ядрышкам со сложной внутренней структурой).

Размеры ядер ооцитов у видов Penaeoidea (Aristeidae, Penaeidae) сравнимы на всех этапах оогенеза и достигали максимума при 100–140 мкм; исключение — *S. africana* и *F. danae* (200–230 мкм) [9, 25, 33]. Среди видов Caridea у нематокарцинид и ряда пандалид небольшие размеры ядер оогоний (10–19 мкм), сравнимые с таковыми у пенеоид, и небольшие максимальные размеры ядер ооцитов (до 100 мкм). У пасифейды *G. marsupialis* и оплофориды *S. debilis* ядра оогоний намного крупнее (25–70 мкм), как и ядра их зрелых ооцитов (до 245 мкм).

У Penaeoidea размер зрелых ооцитов (РЗО) варьирует от 0.15 до 0.68 мм. У 4 видов Aristeidae РЗО — 0.15–0.41 мм; у 18 видов Penaeidae — 0.25–0.68 мм; у 1 вида Benthescymidae — 0.2 мм; у 1 вида Sergestidae — 0.28 мм; у 2 видов Solenoceridae — 0.35–0.65 мм. Увеличение РЗО у соленоцер, фунхалий можно считать признаками заботы о потомстве. У реликтового *P. ascensionis* (Procarididea) РЗО — 0.3 мм [27], что сравнимо с РЗО пенеоидид, а среди Caridea — с РЗО нематокарцинусов. У видов Caridea РЗО составил 0.3–6.4 мм. У 12 видов Nematocarcinidae РЗО — 0.30–0.6 мм, сравнимый с таковым у пенеоидид; лишь у антарктического *N. lanceopes* он достигает 1.6 мм [13]. У 8 видов Pandalidae РЗО — 0.4–1.31 мм; у 3 видов Crangonidae — 0.25–1.48 мм; у *Neocaridina denticulata* (Atyidae) — 0.82 мм [34]. У пелагических каридид РЗО значительно крупнее: у *Acanthephyra purpurea* (Acanthephyridae) — 0.9 мм; у 3 видов Oplophoridae — до 3.3 мм; у 5 видов Pasiphaeidae — 1.3–6.4 мм. Максимальный РЗО у Caridea (6.4 мм) в 10 раз больше такового у Penaeoidea.

Характер созревания яичников, тип нереста. В целом в оогенезе видов Penaeoidea и Caridea сочетаются асинхронное развитие ооцитов резервного фонда с синхронным развитием ооцитов расходного фонда. У Penaeoidea визуальные

признаки вителлогенеза впервые появляются в ооцитах 3-й фазы развития (с недавно оформленным фолликулом). У Caridea (например, *N. africanus*, *P. ensis*, *P. edwardsii*), особенно крупнояйцевых (*G. marsupialis*, *P. tarda*, *P. sulcatifrons*, *S. debilis*) таковые признаки наблюдаются у ооцитов до оформления вокруг них фолликула, и они развиты тем сильнее, чем более крупных размеров зрелый ооцит у этого вида. Однако и у каридид начало активного вителлогенеза, приводящего к быстрому росту и созреванию развивающегося ооцита [4], как и у многих других животных, совпадает со временем образования вокруг ооцита фолликула [35], что служит важным маркером. Накопление желтка в вителлогенных ооцитах у креветок протекает по-разному: у Penaeoidea (некоторые Aristeidae, Solenoceridae Penaeidae, Solenoceridae) (наши неопубликованные данные, [20, 36]) и у *N. africanus* (Caridea) первые желтковые вакуоли появляются вокруг ядра; у каридных крупнояйцевых видов вакуолизация начинается с периферии ооцитов. Кроме того, в созревающей гонаде у крупнояйцевых каридид оогонии в зоне пролиферации прекращают пролиферацию или исчезают совсем, что, возможно, позволяет экономить место в яичнике для крупных желтковых ооцитов [11, 12].

Гонадосоматический индекс (ГСИ) зрелых гонад у креветок – важная характеристика созревания самок, что обусловлено синхронным вителлогенезом, который завершается единовременным выметом всех зрелых ооцитов. Величина ГСИ позволяет определять уровень репродуктивных затрат организма при оценке выбора им той или иной репродуктивной стратегии или тактики. Разовый (одного нереста) ГСИ преднерестовых самок, рассчитанный для 60 видов из Dendrobranchiata (Penaeoidea и Sergestoidea) и Pleocyemata (Caridea), составил 2–24%, в среднем – 8%. У самок обеих групп средний ГСИ вполне сравним (4–12.5%). У видов Penaeoidea с огромной плодовитостью мелких яиц и некоторых малоплодовитых, но крупнояйцевых Caridea максимальный ГСИ выше (до 20%), чем у видов со средними репродуктивными параметрами (около 10%).

Плодовитость, забота о потомстве. Большинство креветок – полициклические виды; благодаря единовременному нересту их абсолютная разовая плодовитость (АРП) и размер зрелых ооцитов служат основными количественными параметрами созревания самок. В целом АРП у Penaeoidea (от 10 (Luciferidae) до 1.5 млн ооцитов (некоторые Aristeidae и Penaeidae)) значительно превышает АРП у Caridea (от 9 (*Oplophorus novaezeelandiae* и *S. debilis*, Oplophoridae) до 45.6 тыс. ооцитов (*Heterocarpus sibogae*, Pandalidae)). Среди Penaeoidea: у Luciferidae плодовитость около 10 яиц; у *G. brevirostris* (Benthescymidae) – до 500 ооцитов; у *S. membranacea* (Solenoceridae) и *Acetes chinensis* (Sergestidae) – 4–10 тыс. ооцитов; у *S. robusta* (Sergestidae) и *Penaeus monodon* (Penaeidae) – 20–50 тыс. ооцитов; наибольшая АРП у 2 видов Aristeidae и 12 видов Penaeidae – 50 тыс. – 1.5 млн. Большинство видов Dendrobranchiata яйца откладывает в воду; исключение – 7 видов Luciferidae, вынашивающих яйца на переоподах [9, 20, 26, 36, 37]. Большинство видов Pleocyemata вынашивает эмбрионы до вылупления личинок; исключение – гидротермальные Alvinocarididae [38]. Среди Caridea: у некоторых видов Oplophoridae и Pasiphaeidae АРП до 50 ооцитов; у других Pasiphaeidae и некоторых Glyphocrangonidae АРП до 500 ооцитов; у 2 видов *Acanthephyra* (Acanthephyridae), 4 видов Pandalidae и видов Nematocarinidae АРП – 1.1–12 тыс. ооцитов; наибольшая АРП – у видов *Heterocarpus* (Pandalidae) – до 50 тыс. ооци-

тов ([13, 28], наши неопубликованные данные). Уменьшение плодовитости сопровождается увеличением размера яиц и, следовательно, личинок, что повышает их шансы на выживание.

Межвидовые изменения плодовитости и материнское репродуктивное усилие в расчете на одного потомка более показательны при использовании не абсолютных, а относительных размеров зрелых ооцитов, яиц. Мы проанализировали относительный размер зрелых ооцитов, выражаемый по отношению к длине тела самки (ОРЗО, %). У креветок обнаружены следующие его вариации. Среди Dendrobranchiata ОРЗО варьировал от 0.07% до 4%: у Aristeidae – 0.07–0.16% при ДТ около 220 мм и АРП 250 тыс. – 1.5 млн ооцитов; у некоторых Sycionidae – 0.2% при ДТ 110 мм, по АРП данных нет; у Penaeidae – 0.1–0.76% при ДТ 90–240 мм и АРП от 1.3 млн до 3 тыс. ооцитов (у фунхалий); у некоторых Sergestidae – 0.6% при ДТ 33 мм и АРП 596 ооцитов [4]; у некоторых Solenoceridae – 0.8% при ДТ 81 мм и АРП около 5 тыс. ооцитов; у некоторых Benthescymidae – 0.3% при ДТ 84 мм и АРП около 21 тыс. ооцитов; у Luciferidae плодовитость до 10 яиц, их размеры сравнимы с таковыми у пенеид (около 0.5 мм) [26], но из-за малой ДТ (до 12 мм), ОРЗО самый крупный среди дендробранхиат – около 4%.

Среди Pleocyemata ОРЗО варьировал от 0.4% до 5.6%. Среди Caridea: у Nematocarinidae – 0.4–1.4% при ДТ до 160 мм и АРП 2–22 тыс. ооцитов; у Pandalidae – 0.4–1.6% при ДТ 68–128 мм и АРП 227–22 тыс. ооцитов; у Acanthephyridae – 0.9–1.5% при ДТ 60–91 мм и АРП 1.1–1.4 тыс. ооцитов; у некоторых Crangonidae – 0.6–4.1% при ДТ 33–128 мм и АРП от 1.4 тыс. до 90 ооцитов; у Alvinocarididae (гидротермальные *Rimicaris exoculata*, *Iorania concordia*, *Opaepele loihi*) ОРЗО около 0.9–1.5% при ДТ 27–55 мм, по АРП данных нет; у Atyidae ОРЗО 2.7% при ДТ 30 мм, по АРП данных нет; у Pasiphaeidae – 1.9–3.7% при ДТ 52–172 мм и АРП 81–477 ооцит; у Oplophoridae ОРЗО – максимальный среди каридид (5–5.6%) при ДТ 48–63 мм и АРП 16–30 ооцитов. Среди Stenopodidea у *Stenopus hispidus* с ДТ 40 мм АРП 1630 яиц, при этом известен только объем его яиц – 0.063 мм³ [39]; если сравнить эти данные с нашими данными по *S. crangon*, имеющего сравнимый объем яиц (0.04–0.07 мм³), то получаем у *S. hispidus* абсолютный и относительный размер яиц около 0.55 мм и 1.3–1.4%. Среди Procarididea для *P. ascensionis* известен ОРЗО 1.2% при ДТ 25 мм, по АРП данных нет [23].

Заключение

В целом у креветок относительный размер зрелых ооцитов широко изменчив (0.07–5.6%). У видов более древней группы Dendrobranchiata доминируют его небольшие значения (менее 0.8%), а у видов Pleocyemata, более молодой группы, наоборот, преобладают значения более 1%. Наибольшие значения относительного размера зрелых ооцитов близки у видов обоих этих подотрядов (4–5.6%), что говорит о сравнимых максимальных уровнях их материнских репродуктивных затрат в расчете на одного потомка. Существенное увеличение размеров ооцитов, яиц (признак усиления заботы самок о потомстве) наблюдается у отдельных видов обоих подотрядов, отражая в целом сходство направлений эволюции репродуктивных стратегий креветок двух подотрядов.

В зависимости от уровня заботы самок о потомстве репродуктивные адаптации креветок были сгруппированы в два типа репродуктивных стратегий, в каждом по четыре класса, уточняющих степень выраженности материнской заботы разных видов креветок.

I тип. Слаборазвитая забота о потомстве (виды Dendrobranchiata): формируют чаще множество мелких яиц; из них выходят планктотрофные личинки; большинство видов откладывает яйца в воду; яичники с отростками трех типов, реже несколько редуцированы; расположение ооцитов в яичнике послонное, зона пролиферации большая, синтез желтка до образования фолликула развит слабо. *Класс 1.1.* Наиболее выраженные *r*-стратегии (*rr*) (Aristeidae): в яичниках 3 типа отростков; АРП до 1.5 млн ооцитов; РЗО 0.15–0.35 мм, КОРЗО 0.07–0.16%. *Класс 1.2.* Средне выраженные *r*-стратегии (*r*) (некоторые Penaeidae, Solenoceridae, Sicyoniidae): яичники с 3 типами отростков; АРП 100 тыс. – 1.3 млн ооцитов; РЗО 0.2–0.44 мм, КОРЗО 0.09–0.28%. *Класс 1.3.* *r*-стратегии с тенденцией к *K*-стратегии (*r-K*) (некоторые Solenoceridae, Benthescymidae, Sergestidae): яичники с недоразвитыми отростками; АРП – сотни и первые тысячи ооцитов; РЗО 0.35–0.65 мм, КОРЗО 0.25–0.8%. *Класс 1.4.* Смена *r-K*-стратегии на *K*-стратегию (вынашивание эмбрионов) (Luciferidae): яичники редуцированы; плодовитость до 10 яиц, эмбрионов вынашивают; оогенез неизвестен; ОРЗО около 4%.

II тип. Забота о потомстве хорошо развита (Pleocyemata): формируют чаще немного относительно крупных яиц, из которых выходят хорошо развитые лецитотрофные личинки; большинство видов вынашивает эмбрионы на плеоподах; отростки яичников чаще рудиментарны; расположение ооцитов в яичнике послонное или иное, зона пролиферации уменьшена, синтез желтка до образования фолликула развит, как минимум, хорошо. *Класс 2.1.* *K*-стратегии с тенденцией к *r*-стратегии (*K-r*) (Nematocarcinidae, Acanthephyridae, некоторые Pandalidae): яичники с редуцированными отростками или без них; расположение ооцитов в яичнике послонное; АРП – 2–25 тыс. ооцитов; РЗО 0.35–1.5 мм, КОРЗО 0.38–1.17%. *Класс 2.2.* Средне выраженные *K*-стратегии (*K*) (Procarididae, Stenopodidae, Palaemonidae, некоторые Crangonidae): яичники без отростков; расположение ооцитов в них послонное; АРП – сотни и первые тысячи ооцитов; РЗО 0.3–2 мм, КОРЗО 1.2–1.4%. *Класс 2.3.* Сильно выраженные (экстремальные) *K*-стратегии (*KK*) (Pasiphaeidae, Oplophoridae, некоторые Crangonidae): яичники компактные, без отростков; расположение ооцитов в гонаде – в виде синусоидально изогнутого пласта клеток; синтез желтка до образования фолликула хорошо развит; АРП – 15–1150 ооцитов, РЗО 0.9–6.4 мм, КОРЗО 1.5–5.6%. *Класс 2.4.* Смена *K-r*-стратегии на *r*-стратегию (отказ от заботы о потомстве) (гидротермальные Alvinocarididae): прерывают заботу о потомстве на начальном этапе вынашивания кладки – откладывают яйца на плеоподы, но тут же сбрасывают их, эмбриогенез происходит в толще воды над гидротермальным вентом; РЗО *R. exoculata* 0.4–0.5 мм, КОРЗО около 0.9–1.5%.

Литература

1. Буруковский Р.Н., Патокина Ф.А. Трофические взаимоотношения креветок и рыб атлантического сектора Марокко // Гидробиология на рубеже веков и тысячелетий: Сб. науч. ст. – Калининград, 2001. – С. 61–79.

2. Буруковский Р.Н. Креветки семейства Nematocarcinidae. – Калининград: Изд-во КГТУ, 2003. – 250 с.
3. De Grave S., Fransen C.H.J.M. Carideorum Catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) // Zoologische Mededelingen. – 2011. – V. 85, No 9. – P. 195–588.
4. Судник С.А. Экологические аспекты репродуктивных стратегий креветок: Дис. ... канд. биол. наук. – Калининград, 2008. – 313 с.
5. Yan H.-Y. Comparative reproductive strategies of the grass shrimps, *Palaemonetes vulgaris* and *P. pugio* (Decapoda, Natantia) in Great Sippewissett Salt Marsh, Massachusetts, USA // Crustaceana. – 1987. – V. 52, No 2. – P. 141–148.
6. Pereira R.T., Almeida A.C., Teixeira G.M., Bueno A.A.P., Fransozo A. Reproductive strategy of the shrimp *Nematopalaemon schmitti* (Decapoda, Caridea, Palaemonoidea) on the southeastern coast of Brazil // Nauplius. – 2017. – V. 25. – Art. e2017003, P. 1–8. – doi: 0.1590/2358-2936e2017003.
7. Nakashima Y. Reproductive strategies in a partially protandrous shrimp, *Athanas kominatoensis* (Decapoda: Alpheidae) // J. Ethol. – 1987. – V. 5, No 2. – P. 145–159. – doi: 10.1007/BF02349947.
8. Van de Kerk M., Jones L.C., Saucedo O., Lorenzen K. The effect of latitudinal variation on shrimp reproductive strategies // PLoS ONE. – 2016. – V. 11, No 5. – Art. e0155266, P. 1–11. – doi: 10.1371/journal.pone.0155266.
9. Буруковский Р.Н., Судник С.А. Сравнительная характеристика оогенезов у креветок надсемейства Penaeoidea // VII Всерос. конф. по пром. беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова). – М.: ВНИРО, 2006. – С. 150–152.
10. Судник С.А. Строение ядрышкового аппарата в ооцитах креветок (Crustacea, Decapoda, Natantia) и его экологические аспекты // Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов: Труды II междунар. науч.-практ. конф. – Калининград: Изд-во КГТУ, 2014. – С. 135–137.
11. Sudnik S., Falkenhaus T. Maturation, fecundity and embryos development in three deep-water shrimps (Decapoda: Caridea: Pasiphaeidae, Oplophoridae) along the mid-Atlantic Ridge from Iceland to the Azores // Arthropoda Selecta. – 2015. – V. 24, No 4. – P. 401–416.
12. Судник С.А. Особенности репродуктивной биологии пелагических креветок // Экологические и природоохранные проблемы современного общества и пути их решения: Материалы XIII междунар. науч. конф.: в 2 ч. – М.: Изд-во ЧОУВО «МУ им. С.Ю. Витте». – 2017. – Ч. 1. – С. 82–96.
13. Буруковский Р.Н., Судник С.А. Оогенез и созревание яичников как базис репродуктивной стратегии самок креветки *Nematocarcinus africanus* Crosnier et Forest 1973 (Crustacea, Caridea, Nematocarcinidae) // Наука и мир. – 2014. – Т. 2, № 12. – С. 16–24.
14. Буруковский Р.Н. Об эволюционном процессе у креветок (Crustacea, Decapoda, Natantia) // Проблемы гидробиологии и ихтиопатологии: Сб. тр. – Калининград: Изд-во КГТУ, 2003. – С. 33–43.
15. Буруковский Р.Н. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. – М.: ВНИРО, 1992. – С. 74–84.
16. Sudnik S.A., Falkenhaus T. The method of biological analysis for caridean shrimps (Decapoda: Natantia: Caridea) with emphasis on pelagic shrimps // Наука и общество в условиях глобализации: Материалы междунар. науч.-практ. конф. – Уфа: РИО ИЦИПТ, 2014. – С. 7–11.
17. Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника. – М.: Сов. наука, 1957. – 467 с.
18. Clark W.H., Pillai M.C. Egg production, release and activation in the marine shrimp, *Sicyonia ingentis* // Crustacean Egg Production / Ed. by A. Kuris – CRC Press, 1990. – P. 3–8.

19. Demestre M., Fortuno J.-M. Reproduction of the deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Decapoda: Dendrobranchiata) // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1992. – V. 84. – P. 41–51.
20. Heldt J.H. La reproduction chez les Crustacés Décapodes de la famille des Penaeides // Annales Inst. Océanogr. Monaco. – 1938. – V. 18. No 2. – P. 31–206.
21. King J.E. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus) // Biol. Bull. – 1948. – V. 94, No 3. – P. 244–262.
22. Krol R.M., Hawkins W.E., Overstreet R.M. Reproductive components // Harrison F.W., Humes A.G. (eds.) Microscopic Anatomy of Invertebrates Decapod Crustacea. – N. Y.: Wiley-Liss, 1992. – P. 295–343.
23. Quackenbush L.S. Yolk synthesis in the marine shrimp, *Penaeus vannamei* // Amer. Zool. – 2001. – V. 41, No 3. – P. 458–464. – doi: 10.1093/icb/41.3.458.
24. Tuma D.J. A description of the development of primary and secondary sexual characters in the banana prawn, *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea: Decapoda: Penaeinae) // Aust. J. Mar. Freshwater Res. – 1967. – V. 18, No 1. – P. 73–88. – doi: 10.1071/MF9670073.
25. Буруковский П.Н. Некоторые аспекты оогенеза у розовой креветки (*Penaeus duorarum*) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – Л., 1970. – Т. LVIII., № 6. – С. 56–66.
26. Burkenroad M. The Penaeidae of Louisiana with a discussion of their world relationships // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. – 1934. – V. 68, No 2. – P. 61–143.
27. Felgenhauer B.E., Abele L.G., Kim W. Reproductive morphology of the anchialine shrimp *Procaris ascensionis* (Decapoda: Procarididae) // J. Crustacean Biol. – 1988. – V. 8, No 3. – P. 333–339. – doi: 10.2307/1548272.
28. Burukovsky R.N. On the biology of the shrimp *Oplophorus novaezealandiae* De Man, 1931, from Namibian waters (Crustacea, Decapoda, Oplophoridae) // Arthropoda Selecta. – 1994. – V. 3. – P. 3–12.
29. Leloup E. Les transformations des gonades et des caractères sexuels externes chez *Pandalus montagui* Leach (Décapode) // Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg. – 1936. – V. 12, No 19. – 27 p.
30. Charniaux-Cotton H. Sex determination // The Physiology of Crustacea / Ed. by T.H. Waterman. – N. Y.: Acad. Press, 1960. – V. 1 – P. 411–447.
31. Frechette J., Corrivault G.W., Couture R. Hermaphroditisme protérandrique chez une crevette de la famille des Crangonidés *Argis dentata* Rathbun // Nat. Can. – 1970. – V. 39. – P. 805–822.
32. Jayachandran K.V. Palaemonid prawns: Biodiversity, taxonomy, biology and management. – Enfield (NH), USA: Sci. Publ. Inc., 2001. – 624 p.
33. Yano I. Oocyte development in the kuruma prawn *Penaeus japonicus* // Mar. Biol. – 1988. – V. 99, No 4. – P. 547–553. – doi: 10.1007/BF00392562.
34. Oh C.-W., Ma C.-W., Hartnoll R.G. Reproduction and population dynamics of the temperate freshwater shrimp, *Neocaridina denticulata* (De Haan, 1844) in a Korean Stream // Crustaceana. – 2003. – V. 76, No 8. – P. 993–1015.
35. Charniaux-Cotton H. Vitellogenesis and its control in malacostracan crustaceans // Amer. Zool. – 1985. – V. 25, No 1. – P. 197–206.
36. Relini L.O., Semeria M. Oogenesis and fecundity in bathyal penaeid prawns, *Aristaeus antennatus* and *Aristaeomorpha foliacea* // Rapp. Comm. Int. Mer Médit. – 1983. – V. 28, No 3. – P. 281–284.
37. Oh C.-W., Jeong I.J. Reproduction and population dynamics of *Acetes chinensis* (Decapoda: Sergestidae) on the Western coast of Korea, Yellow Sea // J. Crustacean Biol. – 2003. – V. 23, No 4. – P. 827–835. – doi: 10.1651/C-2405.
38. Верещака А.Л., Гебрук А.В. Креветки (Decapoda Macrura Natantia) // Биология гидротермальных систем. – М.: МК Press, 2002. – С. 184–197.

39. Zhang D., Lin J., Creswell R.L. Mating behavior and spawning of the banded coral shrimp *Stenopus hispidus* in the laboratory // J. Crustacean Biol. – 1998. – V. 18, No 3. – P. 511–518.

Поступила в редакцию
05.06.17

Судник Светлана Александровна, кандидат биологических наук, доцент кафедры ихтиопатологии и гидробиологии

Калининградский государственный технический университет
Советский проспект, д. 1, г. Калининград, 236022, Россия
E-mail: lanasudnik@mail.ru

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2017, vol. 159, no. 3, pp. 443–454

Evolutionary Aspects of Reproductive Strategies in Shrimps

S.A. Sudnik

Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, 236022 Russia
E-mail: lanasudnik@mail.ru

Received June 5, 2017

Abstract

The formation of reproductive adaptations in females of the suborders Dendrobranchiata and Pleocyemata (the first one is a more primitively organized group from the evolutionary perspective, while the second one is a younger and higher organized group) has been studied to distinguish the evolutionary aspects of their reproductive strategies. The structure of ovaries and the process of their maturation have been compared in different shrimp species. The type of oogenesis has been described. The size of mature oocytes and the values of absolute single fecundity have been evaluated. The evolutionary pathways of the morphology and anatomy of ovaries, vitellogenesis in species with large eggs, and the variability of gonadosomatic index have been shown. The results of evolution realized in reproductive adaptations are best seen at the macrotaxonomic level. Thus, two types of reproductive strategies (in each of four classes) have been distinguished and described. In Dendrobranchiata with poorly developed care for offspring, the following 4 classes of strategies have been revealed: well-expressed *r*-strategies (Aristeidae); medium-expressed *r*-strategists (some species of Penaeidae, Solenoceridae, Sicyoniidae); *r*-strategies with important components of *K*-strategy (some species of Solenoceridae, Benthescymidae, Sergestidae); change of *r*-*K* strategy to the *K*-strategy (“incubation of embryos on pleopods”) (Luciferidae). Caring for offspring is well developed in Pleocyemata shrimps with the following 4 classes of strategies: *K*-strategies with important components of *r*-strategy (Nematocarcinidae, Acanthephyridae, some species of Pandalidae); medium-expressed *K*-strategies (Procarididae, Stenopodidae, Palaemonidae, some species of Crangonidae); well-expressed *K*-strategies (Pasiphaeidae, Oplophoridae, some species of Crangonidae); change of *K*-*r* strategy to *r*-strategy (refusal of caring for the offspring) (hydrothermal Alvinocarididae).

Keywords: shrimps, reproductive strategies, reproductive adaptations

References

1. Burukovsky R.N., Patokina F.A. Hydrobiology at the Turn of Centuries and Millennia. *Troficheskie vzaimootnosheniya krevetok i ryb atlanticheskogo sektora Marokko* [Trophic Relationships between Shrimps and Fish in the Atlantic Sector of Morocco]. Kaliningrad, 2001, pp. 61–79. (In Russian)

2. Burukovsky R.N. Shrimps of the Family Nematocarcinidae. Kaliningrad, Izd. KGTU, 2003. 250 p. (In Russian)
3. De Grave S., Franssen C.H.J.M. Carideorum Catalogus: The recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zool. Meded.*, 2011, vol. 85, no. 9, pp. 195–589.
4. Sudnik S.A. Ecological aspects of shrimp reproductive strategies. *Cand. Biol. Sci. Diss.* Kaliningrad, 2008. 313 p. (In Russian)
5. Yan H.-Y. Comparative reproductive strategies of the grass shrimps, *Palaemonetes vulgaris* and *P. pugio* (Decapoda, Natantia) in Great Sippewissett Salt Marsh, Massachusetts, USA. *Crustaceana*, 1987, vol. 52, no. 2, pp. 141–148.
6. Pereira R.T., Almeida A.C., Teixeira G.M., Bueno A.A.P., Fransozo A. Reproductive strategy of the shrimp *Nematopalaemon schmitti* (Decapoda, Caridea, Palaemonoidea) on the southeastern coast of Brazil. *Nauplius*, 2017, vol. 25, art. e2017003, pp. 1–8. doi: 0.1590/2358-2936e2017003.
7. Nakashima Y. Reproductive strategies in a partially protandrous shrimp, *Athanas kominatoensis* (Decapoda: Alpheidae). *J. Ethol.*, 1987, vol. 5, no. 2, pp. 145–159. doi: 10.1007/BF02349947.
8. Van de Kerk M., Jones L.C., Saucedo O., Lorenzen K. The effect of latitudinal variation on shrimp reproductive strategies. *PLoS One*, 2016, vol. 11, no. 5, art. e0155266, pp. 1–11. doi: 10.1371/journal.pone.0155266.
9. Burukovsky R.N., Sudnik S.A. Comparative characteristics of oogenesis in shrimps of the superfamily Penaeoidea. *VII Vseros. konf. po prom. bespozvonochnym (pamyati B.G. Ivanova)* [Proc. VII Vseross. Conf. on Commercial Invertebrates (In Memory of B.G. Ivanov)]. Moscow, Izd. VNIRO, 2006, pp. 150–152. (In Russian)
10. Sudnik S.A. The structure of the nucleolus apparatus in shrimp oocytes (Crustacea, Decapoda, Natantia) and its environmental aspects. *Vodnye bioresursy, akvakul'tura i ekologiya vodoemov: Trudy II mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* [Aquatic Bioresources, Aquaculture, and Ecology of Water Bodies. Proc. II Int. Sci.-Pract. Conf.]. Kaliningrad, Izd. KGTU, 2014, pp. 135–137. (In Russian)
11. Sudnik S., Falkenhaus T. Maturation, fecundity and embryos development in three deep-water shrimps (Decapoda: Caridea: Pasiphaeidae, Oplophoridae) along the mid-Atlantic Ridge from Iceland to the Azores. *Arthropoda Sel.*, 2015, vol. 24, no. 4, pp. 401–416.
12. Sudnik S.A. Some features of reproductive biology in pelagic shrimps. *Ekologicheskie i prirodookhrannye problemy sovremennogo obshchestva i puti ikh resheniya: Materialy XIII mezhdunar. nauch. konf.: v 2 ch.* [Ecological and Environmental Problems of Modern Society and Ways to Solve Them: Proc. XIII Int. Sci. Conf.; 2 Parts]. Part 1. Moscow, Izd. ChOUVO MU im. S.Yu. Vitte, 2017, pp. 82–96. (In Russian)
13. Burukovsky R.N., Sudnik S.A. Oogenesis and ovaries maturation as a basis of reproductive strategy in females of the shrimp *Nematocarcinus africanus* Crosnier et Forest 1973 (Crustacea, Caridea, Nematocarcinidae). *Nauka Mir*, 2014, vol. 2, no. 12, pp. 16–24. (In Russian)
14. Burukovsky R.N. Problems of Hydrobiology and Ichthyopathology. *On the Evolutionary Process of Shrimps (Crustacea, Decapoda, Natantia)*. Kaliningrad, Izd. KGTU, 2003, pp. 33–43. (In Russian)
15. Burukovsky R.N. Fishery and Biological Studies of Marine Invertebrates. *Biological Analysis Method of Some Tropical and Subtropical Shrimps*. Moscow, VNIRO, 1992, pp. 77–84. (In Russian)
16. Sudnik S.A., Falkenhaus T. The method of biological analysis for caridean shrimps (Decapoda: Natantia: Caridea) with emphasis on pelagic shrimps. *Nauka i obshchestvo v usloviyakh globalizatsii: Materialy mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* [Science and Society under the Conditions of Globalization: Proc. Int. Sci.-Pract. Conf.]. Ufa, Izd. RIO ITsIPT, 2014, pp. 7–11. (In Russian)
17. Roskin G.I., Levinson L.B. Microscopy Equipment. Moscow, Izd. Sov. Nauka, 1957. 467 p. (In Russian)
18. Clark W.H., Pillai M.C. Crustacean Egg Production. Kuris A. (Ed.). *Egg Production, Release and Activation in the Marine Shrimp, Sicyonia ingentis*. CRC Press, 1991, pp. 3–8.
19. Demestre M., Fortuno J.-M. Reproduction of the deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Decapoda: Dendrobranchiata). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1992, vol. 84, pp. 41–51.
20. Heldt J.H. La reproduction chez les Crustacés Décapodes de la famille des Penaeides. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 1938, vol. 18, no. 2, pp. 31–206. (In French)

21. King J.E. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol. Bull.*, 1948, vol. 94, no. 3, pp. 244–262.
22. Krol R.M., Hawkins W.E., Overstreet R.M. Microscopic Anatomy of Invertebrates Decapod Crustacea. *Reproductive Components*. New York, Wiley-Liss, 1992, pp. 295–343.
23. Quackenbush L.S. Yolk synthesis in the marine shrimp, *Penaeus vannamei*. *Am. Zool.*, 2001, vol. 41, no. 3, pp. 458–464. doi: 10.1093/icb/41.3.458.
24. Tuma D.J. A description of the development of primary and secondary sexual characters in the banana prawn, *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea: Decapoda: Penaeinae). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 1967, vol. 18, no. 1, pp. 73–88. doi: 10.1071/MF9670073.
25. Burukovsky R.N. Some problems of oogenesis in pink shrimp (*Penaeus duorarum*). *Arkh. Anat., Gistol. Embriol.*, 1970, vol. LVIII, no. 6, pp. 56–66. (In Russian)
26. Burkenroad M. The Penaeidae of Louisiana with a discussion of their world relationships. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1934, vol. 68, no. 2, pp. 61–143.
27. Felgenhauer B.E., Abele L.G., Kim W. Reproductive morphology of the anchialine shrimp *Procaris ascensionis* (Decapoda: Procarididae). *J. Crustacean Biol.*, 1988, vol. 8, no. 3, pp. 333–339. doi: 10.2307/1548272.
28. Burukovsky R.N. On the biology of the shrimp *Oplophorus novaezealandiae* De Man, 1931, from Namibian waters (Crustacea, Decapoda, Oplophoridae). *Arthropoda Sel.*, 1994, vol. 3, pp. 3–12.
29. Leloup E. Les transformations des gonades et des caractères sexuels externes chez *Pandalus montagui* Leach (Decapode). *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg.*, 1936, vol. 12, no. 19, 27 p. (In French)
30. Charniaux-Cotton H. The Physiology of Crustacea. *Sex Determination*. Vol. 1. Waterman T.H. (Ed.). New York, Acad. Press, 1960, pp. 411–447.
31. Frechette J., Corrivault G.W., Couture R. Hermaphroditisme protérandrique chez une crevette de la famille des Crangonidés *Argis dentata* Rathbun. *Nat. Can.*, 1970, vol. 39, pp. 805–822. (In French)
32. Jayachandran K.V. Palaemonid Prawns: Biodiversity, Taxonomy, Biology and Management. Enfield (NH), USA, Sci. Publ., 2001. 624 p.
33. Yano I. Oocyte development in the kuruma prawn *Penaeus japonicus*. *Mar. Biol.*, 1988, vol. 99, no. 4, pp. 547–553. doi: 10.1007/BF00392562.
34. Oh C.-W., Ma C.-W., Hartnoll R.G. Reproduction and population dynamics of the temperate freshwater shrimp, *Neocaridina denticulata* (De Haan, 1844) in a Korean Stream. *Crustaceana*, 2003, vol. 76, no. 8, pp. 993–1015.
35. Charniaux-Cotton H. Vitellogenesis and its control in malacostracan crustaceans. *Am. Zool.*, 1985, vol. 25, no. 1, pp. 197–206.
36. Relini L.O., Semeria M. Oogenesis and fecundity in bathyal penaeid prawns, *Aristaeus antennatus* and *Aristaeomorpha foliacea*. *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, 1983, vol. 28, no. 3, pp. 281–284.
37. Oh C.-W., Jeong I.J. Reproduction and population dynamics of *Acetes chinensis* (Decapoda: Sergestidae) on the Western coast of Korea, Yellow Sea. *J. Crustacean Biol.*, 2003, vol. 23, no. 4, pp. 827–835. doi: 10.1651/C-2405.
38. Vereshchaka A.L., Gebruk A.V. Biology of Hydrothermal Systems. *Shrimps (Decapoda Macrura Natantia)*. Moscow, MK Press, 2002, pp. 184–197. (In Russian)
39. Zhang D., Lin J., Creswell R.L. Mating behavior and spawning of the banded coral shrimp *Stenopus hispidus* in the laboratory. *J. Crustacean Biol.*, 1998, vol. 18, no. 3, pp. 511–518.

⟨ **Для цитирования:** Судник С.А. Эволюционные аспекты репродуктивных стратегий креветок // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2017. – Т. 159, кн. 3. – С. 443–454. ⟩

⟨ **For citation:** Sudnik S.A. Evolutionary aspects of reproductive strategies in shrimps. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2017, vol. 159, no. 3, pp. 443–454. (In Russian) ⟩