

УДК 595.384.1:591.13(262.5)

**СОСТАВ ПИЩИ КРЕВЕТКИ *PALAEEMON ADSPERSUS* RATHKE, 1837
(CRUSTACEA DECAPODA, PALAEMONIDAE)
В КАРКИНИТСКОМ ЗАЛИВЕ ЧЁРНОГО МОРЯ В СЕНТЯБРЕ 2016 г.**

© 2019 г. **Р. Н. Буруковский**

Калининградский государственный технический университет, Калининград, Россия
E-mail: burukovsky@klgtu.ru

Поступила в редакцию 20.06.2018; после доработки 29.08.2018;
принята к публикации 18.03.2019; опубликована онлайн 31.03.2019.

Palaemon adspersus — обитатель верхней части шельфа (0–30 м) умеренной и субтропической климатических зон Восточной Атлантики, достигающий в своём распространении на севере 60° с. ш. (воды Норвегии), а на юге — атлантических вод Марокко. Питание этого вида изучали в разное время в различных частях его ареала, но из черноморской части ареала оно описано впервые в этой работе. Исследовано содержимое 218 желудков взрослых креветок (74 из них имели пищу в желудке, и у 30 особей желудки были полными), собранных в сентябре 2016 г. из промысловых вентерей в районе Лебяжьих островов Каркинитского залива на глубине, не превышающей 1,5 м. Малое количество желудков с пищей объясняется длительным пребыванием креветок в вентерях до момента их фиксации. Креветки имели длину тела (от заднего края орбит до конца тельсона) 31,5–58,1 мм (самцы — 33,9–44,1 мм с модой 37 мм). Соотношение полов составляло примерно 1 : 8 (11,7 % самцов и 82,3 % самок). Самки были представлены двумя группами особей. Самки с гонадами во II стадии зрелости имели модальные размеры 37 мм. Самки с гонадами в III стадии зрелости имели модальные размеры 47 мм. Следовательно, в сентябре часть самок спарились, перелиняли, у них в гонадах начался вителлогенез. *P. adspersus* — бентофаг-эврифаг. Его пищевой спектр охватывает широкий круг объектов питания — от детрита и растительных остатков до брюхоногих моллюсков, высших раков, в том числе креветок, и рыбы. *P. adspersus* в первую очередь собиратель — детритофаг и некрофаг, 70 % объёма виртуального пищевого комка которого занимают детрит и трупы высших ракообразных. Между тем по отношению к полихетам он ведёт себя как нападающий хищник, а к брюхоногим моллюскам — как пасущийся. Сравнение состава пищи *P. adspersus* в Каркинитском заливе (2016) с таковым креветки в Балтийском море (1977), в атлантических (1987) и средиземноморских (1993–1994) водах побережья Испании обнаруживает его пространственно-временную квазистабильность. На основе совокупности имеющихся данных о составе пищи *P. adspersus* его следует отнести к хищникам-оппортунистам сублиторали.

Ключевые слова: креветка, *Palaemon adspersus*, состав пищи, Каркинитский залив Чёрного моря, хищник-оппортунист

Palaemon adspersus — обычный обитатель верхней части шельфа (глубины 0–30 м) умеренной и субтропической климатических зон Восточной Атлантики, достигающий в своём распространении на севере 60° с. ш. (воды Норвегии), а на юге — атлантических вод Марокко. Он встречается в Ирландском и Северном морях, в западной и южной частях Балтийского моря. Обитает во всех морях средиземноморского бассейна, в том числе в Чёрном и Азовском. В 1930 г. завезён и прижился в Каспийском море. В 1954–1956 гг., в процессе акклиматизации кефали в Аральском море, из Каспия *P. adspersus* случайно попал и в Арал, где его численность была высокой. В настоящее время в Аральском море он не встречается [3, 10, 14, 25, 27, 28, 31, 32, 33].

В Чёрном море это практически единственный промысловый вид креветок. Во всяком случае, среди промысловых креветок, регистрируемых в сводках Food and Agriculture Organization (FAO, Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН), другие черноморские виды отсутствуют. Кустарный лов *P. adspersus* вёлся всегда. С 2012 г. он интенсифицировался, и в 2014 г. вылов Украины достиг 124 тонн [3, 21]. В 2015 г. промысловый запас этой креветки в Каркинитском заливе составлял 100 тонн [12].

К изучению состава пищи *P. adspersus* в разных частях его ареала учёные обращались неоднократно. Обзор результатов этих исследований приведён в обсуждении. Практическая неизученность состава пищи данной креветки в Чёрном море обусловила интерес к этой проблеме и цели нашей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран сотрудниками Института морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН (ФГБУН ИМБИ, г. Севастополь) и любезно предоставлен Ю. М. Корнийчук. В сентябре 2016 г. 218 креветок были собраны из промысловых вентерей в районе Лебяжьих островов Каркинитского залива на глубине, не превышающей 1,5 м. Из них 74 особи имели пищу в желудке, и у 30 желудка были полными. Это соответствует критерию достаточности (количество исследованных желудков, в содержимом которых обнаружено не менее 80 % пищевых объектов, характерных для питания вида). Минимальная величина пробы на питание для соответствия этому критерию — содержимое 30 желудков [20]; степень их наполнения авторы не обсуждают.

Креветок собирали из уловов вентерями, используемыми рыбаками на промысле *P. adspersus*. Фиксировали особей 4%-ным раствором формалина. Прежде чем исследовать содержимое желудка, проводили биологический анализ креветок. В него входили измерение общей длины тела от глазных орбит до конца тельсона с точностью до 0,1 мм с помощью линейки окуляр-микрометра бинокулярной лупы МБС-10, а также определение пола (по наличию или отсутствию *appendix masculina* на второй паре плеопод) и стадий зрелости гонады самок по 5-балльной шкале [4].

Для изучения питания использовали методику по [5, 8, 9]. После вскрытия желудка сначала определяли степень его наполнения по 4-балльной шкале:

- 0 — желудок пустой;
- 1 — пища занимает менее половины объёма желудка;
- 2 — пища занимает примерно половину (от одной до двух третей) объёма желудка;
- 3 — желудок полный.

Затем пищевой комок помещали в каплю воды в чашке Петри. Идентификацию таксономической принадлежности жертв по их остаткам проводили, как правило, с точностью до класса или отряда (например, *Gastropoda* или *Bivalvia*, *Mysidacea*, *Polychaeta* или *Amphipoda*). Конечно, каждый раз определяли таксономическую принадлежность жертвы как можно точнее, в идеале — до вида, но это не было самоцелью. Значительно важнее было выяснение принадлежности жертвы к определённой жизненной форме — пелагической, донной, сидячей, зарывающейся и т. д.

Все компоненты пищевого комка, поддающиеся подсчёту и измерению, пересчитывали и измеряли с точностью до 0,01 мм с помощью линейки окуляр-микрометра бинокулярной лупы МБС-10. Креветки сильно измельчают свою добычу, поэтому измерить жертву целиком удавалось редко. Чаще всего приходилось использовать для этого те части тела, прежде всего скелетные элементы, которые поддаются измерению: чешую, хрусталики глаз, отоциты или позвонки у рыб, щетинки у *Chaetognatha* и кольчатых червей, статолиты у мизид, оперкулюмы гастропод и т. п.

Идентифицировали состав содержимого каждого желудка с пищей (вне зависимости от степени его наполнения). Кроме того, в полных желудках определяли визуально объём компонентов пищевого комка с точностью до 10 % от объёма всего пищевого комка. Использование данных о составе

пищи в полных желудках позволяет избежать воздействия на результат оценки разной степени перевариваемости пищевых остатков в желудках, опорожнённых в той или иной мере. Весовой метод определения соотношения пищевых объектов в полных желудках неприменим для креветок, тем более для таких мелких, как *P. adspersus*. Масса тела у самых крупных особей этого вида — менее 3 г. Кроме того, для всех креветок характерно сильное измельчение пищи околоротовыми придатками, из-за чего сортировка фрагментов отдельных пищевых объектов для взвешивания невыполнима практически.

Пищевые и несъедобные компоненты, объём которых составлял менее 10 % от объёма пищевого комка, просто перечисляли. По результатам подсчитывали процент встречаемости данного компонента пищи от общего числа исследованных наполненных желудков, а также рассчитывали коэффициент Фроермана (среднее количество пищевых объектов в желудке без учёта песка и других несъедобных компонентов пищевого комка, K_{ϕ}) [5]. Значение этого показателя определяли, суммируя все частоты встречаемости пищевых объектов и деля данную сумму на 100.

По данным, полученным при анализе полных желудков, рассчитывали реконструированный усреднённый (виртуальный) пищевой комок (далее — ВПК), то есть среднюю долю каждого компонента пищевого комка в его объёме, выраженную в процентах, и частоту доминирования [9]. Последний показатель представляет собой частоту встречаемости (далее — ЧВ) полных желудков, в которых одна из жертв занимает 60 % и более от объёма пищевого комка (общая частота доминирования), а также частоту встречаемости тех объектов питания, которые доминируют в полных желудках, от количества желудков с доминирующими объектами питания (частная частота доминирования). Под «компонентами пищевого комка» подразумеваются и живые, и неживые остатки, встреченные в желудках; они отличаются от «пищевых объектов», т. е. от тех компонентов, которые используются креветкой непосредственно в качестве пищи.

Характеристику содержимого желудков проводили в три этапа:

- 1) описание самих остатков, что позволяет оценить характеристики биотопа, где происходило питание, способ потребления пищи и её состояние;
- 2) определение частоты встречаемости пищевых объектов во всех желудках с пищей, независимо от её количества в них;
- 3) расчёт объёмных соотношений пищевых компонентов в полных желудках, что позволяет реконструировать средний (виртуальный) пищевой комок и реально оценить роль каждого пищевого объекта в питании креветки.

Перечисленные выше характеристики дополняют друг друга. По отдельности они дают одностороннее представление о питании изучаемого объекта. Например, ЧВ фораминифер может достигать 60–70 %, но их доля в объёме ВПК обычно не превышает 0,1–0,2 %. Появляется некий поведенческий аспект в оценке отношения между креветкой и объектами её питания (в данном случае — фораминиферами). Анализ онтогенетических изменений ЧВ и соотношения компонентов ВПК может, например, показать, что частота встречаемости жертвы с изменением размеров креветок уменьшается, а её доля в виртуальном пищевом комке увеличивается. Следовательно, креветка питается этой жертвой реже, но в больших количествах. Все термины приводятся по [5, 8].

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Краткая биологическая характеристика.

Длина тела исследованных креветок варьировала от 31,5 до 58,1 мм. Длина тела самцов — 33,9–44,1 мм с модой 37 мм. Соотношение полов составляло примерно 1 : 8 (11,7 % самцов и 82,3 % самок). Почти 70 % самцов имели длину тела 35–39 мм. Суммарная кривая размерного состава самок имела моду 42 мм (рис. 1). Самки не несли яйца на плеоподах. В целом биологическое состояние креветок вполне соответствовало таковому по данным Статкевич [17]. Между тем она не исследовала состояние гонад, а по этому признаку изученные нами самки отличались. Часть имела

гонады во II стадии зрелости при модальных размерах 37 мм. Самки с гонадами в III стадии зрелости имели модальные размеры 47 мм. Следовательно, в сентябре часть самок спарились, перелиняли, у них в гонадах начался вителлогенез. Первые яйценозные самки в Каркинитском заливе появляются в апреле [17], а значит, креветки, состав пищи которых мы исследовали, находились в начале подготовительного периода к созреванию гонад.

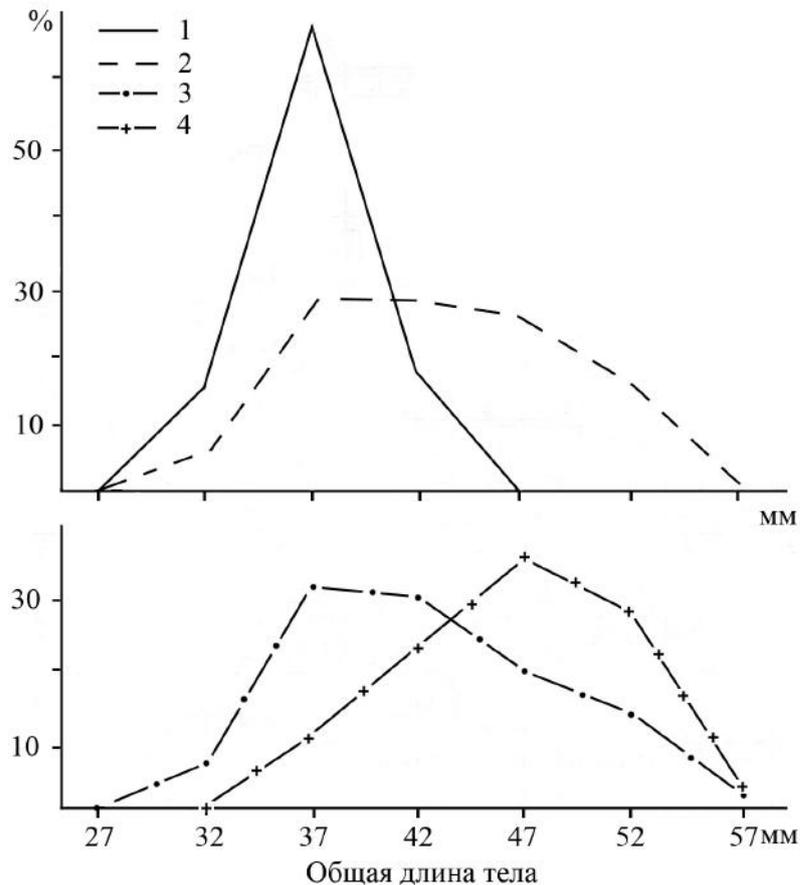


Рис. 1. Размерный состав креветки *Palaemon adspersus* (1 — самцы; 2 — самки; 3 — самки с гонадами во II стадии зрелости; 4 — самки с гонадами в III стадии зрелости)

Fig. 1. Size composition of the shrimp *Palaemon adspersus* (1 – males; 2 – females; 3 – females with ovaries in maturity stage II; 4 – females with ovaries in maturity stage III)

2. Интенсивность питания.

У большей части исследованных креветок (66 %) в желудках не было пищи; 8,7 % имели в желудках лишь её следы (или количество пищи было заметно меньше половины его объёма). Желудки с наполнением 2 и 3 балла имели 11,5 % и 13,8 % особей соответственно. Это обусловлено, вероятно, достаточно длительным пребыванием креветок в вентере.

3. Общая характеристика компонентов пищевого комка.

Все встреченные в желудках *P. adspersus* компоненты пищевого комка подразделялись на следующие группы: песчинки, детрит, остатки не животного происхождения, неопределимые остатки и фрагменты животных, чей статус можно определить хотя бы до класса или отряда.

Размеры песчинок варьировали от 0,01 до 0,50 мм, чаще всего составляя 0,01–0,15 мм. Их количество достигало десятков. Более крупные песчинки встречались, как правило, поодиночке. ЧВ песчинок — 29,7 %. Они никогда не достигали 10 % от объёма ВПК. Вероятно, это случайные компоненты пищевого комка, результат «неаккуратного питания».

Детрит — сложный комплекс из мёртвого органического вещества, взвешенного в толще воды или отлагающегося на дно водоёма в виде частиц различного размера, и живущих на нём микроорганизмов [8]. Он хорошо отличим (при рассмотрении его при большом увеличении) не только от структурных остатков растительного и животного происхождения, но и от неорганической части субстрата — «глины». В капле воды детрит быстро набухает, становится хлопьевидным. «Глина» тоже встречалась в пищевых комках, когда в них присутствовали остатки полихет, но в ничтожных количествах. Цвет детрита в падающем свете варьировал от серого до чёрного, чаще всего — до землисто-чёрного, с чёрными точечными включениями. Единственный раз в желудке крупной самки присутствовала, занимая 100 % его объёма, грязно-белая бесструктурная масса, также отнесённая нами к разновидности детрита. Однократно был встречен пищевой комок чёрного цвета, содержащий бесформенную, вероятно полуразложившуюся, органику.

Среди растительных остатков обнаружены обрывки нитчатых водорослей, один раз — фрагменты талломов бурых водорослей. Чаще всего встречались обрывки листовых пластинок высших растений (зостера?) размерами от 0,5 до 1–3 мм.

Фораминиферы в желудках *P. adspersus* были целыми, неповреждёнными. Это были донные формы, которые относились, вероятно, к одному виду (надсемейство Rotalioidea) и имели размеры 0,12–1,3 мм (в основном — 0,12–0,26 мм). Их количество варьировало от 1 до 6, чаще составляя 2–3.

Неопределённые остатки можно разделить на две группы. К первой относятся обрывки чьих-то тканей явно не растительного происхождения. Они заметно мацерированы, «обтрёпаны», имеют явные признаки разложения. Их происхождение не поддавалось идентификации. Вероятно, это остатки мёртвых животных, съеденных креветкой. Они попадались примерно в каждом десятом желудке (ЧВ — 10,8 %) в ничтожных количествах, но один раз занимали почти половину полного желудка.

Ко второй группе относились не поддающиеся идентификации обрывки хитина, находящиеся в той или иной степени разрушения. Наряду с ними попадались структурные детали скелетов высших раков, которые не удавалось опознать более точно, хотя бы до отряда. Чаще всего это мандибулы, похожие на мандибулы амфипод. Один раз были обнаружены типичные для амфипод конечности. Данные обрывки хитина были отнесены к высшим ракам. Вероятно, это остатки рачков, съеденных мёртвыми.

Из ракообразных, которые поддавались идентификации, встречены остатки краба. Ширина карапакса — 3 мм. Один раз были найдены остатки креветки (скорее всего, из семейства Processidae, судя по характерной ложной клешне первой пары переопод длиной 0,5 мм), статолиты мизид. Дважды попались по одному полуразрушенному экземпляру веслоногих раков из отряда Naupacticoida и личинки декапод. По одному разу встречены неизвестное насекомое в очень разрушенном состоянии (длина — примерно 4 мм) и водный клещ Halacaridae (длина — 1 мм).

Регулярно в желудках встречались два вида эррантных полихет. Судя по их псевдочелюстям, это *Glycera convoluta* и представители семейства Eunicidae [13]. В желудках найдены их щетинки (длина ацикул — 1 мм), псевдочелюсти (длина — 0,7 мм), а также фрагменты тел. Их состояние позволяет сделать вывод, что черви были съедены живыми. Как правило, в желудке присутствовали остатки одной особи, но один раз — двух. У креветки с длиной тела 47 мм встречены 4 фрагмента тела двух *G. convoluta* общей длиной 28 мм и длиной их псевдочелюстей 0,2 и 0,25 мм.

Моллюски в питании *P. adspersus* представлены и двустворчатыми, и брюхоногими. Первые встречались только в виде обломков раковины. Принадлежность к двустворчатым удавалось установить лишь по вершине раковины с зубцами замка. Из-за этого, вероятно, роль двустворчатых в питании креветки занижена. Остатки брюхоногих моллюсков опознать было проще. Кроме того, попадались и целые моллюски, что позволило их идентифицировать до вида (по [11]). В пищевых комках присутствовали от 2 до 12 особей. Чаще и в больших количествах встречались *Potamopyrgus jenkinsi* (E. A. Smith, 1889) размерами 1,2–1,7 мм. В одном желудке были найдены 6 целых раковин и ещё (судя по сохранившимся среди осколков верхним завиткам) не менее 3–4 особей, чьи раковины

были раздроблены. Раковины второго вида — *Hydrobia ventrosa* (Montagu, 1803) — имели размеры около 2 мм. В районе Лебяжьих островов этот вид полностью доминирует среди брюхоногих моллюсков [16]. Дважды попадались трохонидные оперкулы (*Gibbula* sp.?) диаметром 0,2 и 0,6 мм. Один раз была найдена раковина моллюска из семейства Muricidae длиной 0,75 мм. Несомненно, все эти моллюски были съедены живыми.

Из других беспозвоночных были по одному разу встречены обрывок гидроидного полипа и совершенно целая особь скребня *Telosentis exiguus* (von Linstow, 1901) длиной 3,5 мм. Этот вид на стадии акантеллы паразитирует у амфипод *Apherusa bispinosa* (Bate, 1857), а на взрослой стадии — в первую очередь у рыб *Atherina* spp., у *Trachurus mediterraneus*, а также у бычков. У прочих видов рыб встречается значительно реже [2]. У креветки (самка длиной 43,1 мм), в желудке которой был найден скребень, 70 % объёма пищевого комка составляла упомянутая выше креветка из семейства Processidae, 20 % — детрит, 10 % — остатки какого-то мелкого рачка, но не амфиподы. В высланных кутикулой желудках ракообразных скребни жить не могут. Акантеллы локализованы у них в полости тела. По [2], длина акантеллы из тела исследованных амфипод была равна 2,5 мм у самцов и 1,8–2 мм — у самок. Найденный в желудке *P. adspersus* скребень имел длину 3,5 мм. Вероятно, это была взрослая особь. Известно, что самцы скребней погибают после спаривания и выносятся во внешнюю среду с каловыми массами [6]. Можно предположить, что креветка съела мёртвую особь.

Позвоночные в пище креветки представлены по крайней мере двумя видами рыб. Нами были обнаружены кости осевого скелета и черепа; реже встречалась циклоидная чешуя диаметром 1,5–2,2 мм. Длина тел позвонков, напоминающих вытянутые песочные часы, составляла 1 мм, диаметр хрусталика глаза — 0,25 мм. Попались три типа отолитов. Одни были явно от рыб семейства Carangidae [*Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868)] длиной 0,5 и 3,2 мм. Отолиты двух других типов имели округлую форму и «диаметр» 0,5 и 0,37 мм. Следовательно, креветка питалась мальками трёх видов рыб. По найденным остаткам нельзя было установить, съела она их живыми или мёртвыми.

Можно заключить, что *P. adspersus* — бентофаг, сочетающий в своём пищевом поведении детритофагию, некрофагию и хищничество.

4. Встречаемость пищевых объектов.

Все компоненты пищевого комка по их частоте встречаемости в желудках *P. adspersus* можно разделить на несколько групп (табл. 1). К первой относится детрит, который встречается практически во всех желудках с пищей (ЧВ — 94,6 %). Это доминирующий по частоте встречаемости пищевой объект. Сопутствующими детриту можно считать обрывки хитина, которые представляют собой остатки съеденных мёртвыми высших ракообразных, с ЧВ 44,6 %, и неопределённые остатки с ЧВ 10,8 % (см. выше, а также табл. 1). Полихеты, брюхоногие моллюски, высшие ракообразные — второстепенные объекты (частота встречаемости — 27,2; 20,3; 20,2 % соответственно). Эту группу дополняют высшие растения и рыба (ЧВ — 17,6 и 16,2 %). Идентифицированные высшие раки (мизиды, крабы, креветка) тоже входят в предыдущую группу, дополняя её. Все прочие объекты питания можно считать спорадически встречающимися (двустворчатые моллюски) или случайными (скребень, насекомое, клещ). ЧВ этих пищевых объектов — 1,3–2,7 %. Фораминиферы (частота встречаемости — 13,5 %) попали в желудки креветок, вероятно, вместе с детритом.

Можно заключить, что *P. adspersus* чаще всего употребляет в пищу детрит и трупы различных животных доступных размеров (в первую очередь высших ракообразных, а также, возможно, рыб). Однако одновременно креветка может нападать на живых полихет и моллюсков, имеющих доступные для неё размеры.

Среднее количество пищевых объектов в одном желудке (коэффициент Фроермана) равно 2,99 (практически три пищевых объекта).

Таблица 1. Состав пищи (%) у креветки *Palaemon adspersus* в районе Лебяжьих островов (Каркинитский залив Чёрного моря) в сентябре 2016 г.

Table 1. Food composition (%) of the shrimp *Palaemon adspersus* in the Lebyazh'i Islands (Karkinitzky Bay of the Black Sea) in September 2016

Объекты питания	Встречаемость	Виртуальный пищевой комок	Частота доминирования (частная)
Детрит	94,6	40,7	37,5
Эррантные полихеты	27,2	8,7	4,2
Брюхоногие моллюски	20,3	8,7	12,5
Высшие ракообразные	20,2	11,3	12,5
Высшие растения	17,6	4,0	4,2
Рыба	16,2	3,7	4,2
Фораминиферы	13,5	0,8	–
Двустворчатые моллюски	8,1	2,8	–
Водоросли	8,1	0,3	–
Мизида	2,7	–	–
Веслоногие раки	2,7	–	–
Амфипода	1,3	–	–
Краб	1,3	2,8	4,2
Креветка	1,3	2,3	4,2
Личинка Decapoda	1,3	0,7	–
Насекомое	1,3	–	–
Клещ	1,3	–	–
Гидроидный полип	1,3	–	–
Скребень (<i>Acanthocephala</i>)	1,3	–	–
Обрывки хитина	44,6	12,3	12,5
Неопределённые остатки	10,8	1,3	–
Песок	29,7	–	–
Всего желудков	74	30	24
Коэффициент Фроермана	2,99	Общая частота доминирования	80

5. Виртуальный пищевой комок и роль слагающих его пищевых объектов.

ВПК сформирован 14 пищевыми объектами (табл. 1). Почти половину его объёма (40,7 %) занимает детрит. Он вместе с остатками мёртвых пищевых объектов (высшие ракообразные, обрывки хитина, неопределённые остатки и, возможно, мальки рыб, которые занимают 11,3; 12,3; 3,7 и 1,3 % соответственно) составляет почти 70 % ВПК. Следовательно, *P. adspersus* в первую очередь собиратель — детритофаг и некрофаг. Между тем он ведёт себя и как хищник по отношению к полихетам и брюхоногим моллюскам. К первым — как нападающий, а ко вторым, которые на порядок мельче хищника, — как пасущийся (классификация по [8]). Прочие объекты питания, представленные в ВПК, занимают в нём слишком мало места; на данном уровне изученности их не рассматриваем. Можно только отметить, что фораминиферы, видимо, всё же служат объектом питания, а не пассивным компонентом пищевого комка наподобие песчинок. Об этом говорит то, что при более чем вдвое меньшей, чем у песчинок, частоте встречаемости фораминиферы занимают почти 1 % от объёма ВПК.

Из 14 пищевых объектов, входящих в состав ВПК, лишь 9 доминируют в полных желудках (табл. 1). Однако суммарный индекс Тарвердиевой (I_T) равен 80 %, т. е. почти в каждом полном желудке один из пищевых объектов занимает 60 и более процентов объёма, что сближает *P. adspersus* с нападающими хищниками [5, 8]. Частные I_T в целом отражают роль определённых пищевых объектов в питании креветки, но среди них резко выделяются детрит, брюхоногие моллюски, высшие ракообразные и обрывки хитина, принадлежавшие, вероятнее всего, именно последним. Прочие объекты-доминанты от 3 до 9 раз реже преобладают в полных желудках.

Следовательно, в роли главных доминант в питании *P. adspersus* выступают три объекта питания, противоположных по своим характеристикам: детрит, трупы ракообразных, живые брюхоногие моллюски. Это позволяет нам сделать вывод, что *P. adspersus* следует отнести к категории хищников-оппортунистов (классификация по [8]).

ОБСУЖДЕНИЕ

Объект исследования в данной работе — разовая проба взрослых особей креветки *P. adspersus* из района Лебяжьих островов Каркинитского залива Чёрного моря. Исследованные креветки, преимущественно самки, находились в состоянии подготовки своих гонад к вителлогенезу (II стадия зрелости гонад) или на его ранних этапах (III стадия зрелости гонад). Несомненно, что особенности состава пищи у креветок должны определяться их размерами. Это необходимо учитывать при сравнении наших результатов с данными других авторов. Малое количество желудков с пищей, вероятнее всего, артефакт, вызванный тем, что креветок собирали из промысловых вентерей. В результате у самых первых попавших в вентерь особей содержимое желудков было переварено. Во всяком случае, исследователи, изучавшие состав пищи этого вида в атлантических водах Испании [22] и в западной части Средиземного моря [23] и фиксировавшие собранных креветок сразу после вылова, констатировали высокую степень наполнения желудков. В обоих случаях пустыми были желудки преимущественно у преднерестовых особей.

Состав пищи черноморского *P. adspersus* не изучен. Имеется упоминание в тезисах Статкевич [17] со ссылкой на монографию Макарова [15] о том, что *P. adspersus* питается растительными остатками, водорослями и мелкими ракообразными. Это, вероятно, недоразумение, так как в монографии Макарова [15] нет ни слова о составе пищи данного вида.

За пределами Чёрного моря питание вида изучали в западной части Балтийского моря [24], а также в атлантических (район Виго) [22] и средиземноморских [23] водах побережья Испании. Материалы для исследований собраны в разное время и различными способами, состав пищи проанализирован разными методами. Иниянг [24] в августе — ноябре 1975 г. одну часть креветок собирал из траловых уловов, а другую часть ловил ручной сетью. Фигерас [22] обработал огромный материал круглогодичных сборов креветок, но не указал, каким орудием пользовался при этом. Герао [23] ловил креветок с апреля 1991 г. по январь 1992 г. специальной драгой, всегда в одно и то же время суток (6:00–8:00). Все упомянутые авторы определяли частоту встречаемости пищевого объекта как процент количества его встреч от количества желудков с пищей. В дополнение они оценивали количество того или иного пищевого объекта в желудке, но каждый из них применял свой метод, отличающийся и от других, и от нашего. Прежде всего, они не упоминают о степени наполнения желудков [22, 23, 24], а мы изучали только полные желудки. Кроме того, эти исследования отделены друг от друга и от наших довольно большими промежутками времени (от 20 [23] до 40 [24] лет).

Как показало сравнение наших результатов с таковыми упомянутых выше авторов, все эти расхождения отразились лишь на видовом составе жертв. Например, в Каркинитском заливе *P. adspersus* использовал в пищу *Hydrobia ventrosa*, а в атлантических водах — *H. ulvae* [24]. Это же наблюдается и по отношению к другим совпадающим объектам питания. Весьма вероятно, что именно некоторым различием методических подходов объясняется расхождение частоты встречаемости тех или иных пищевых объектов и их количественных соотношений. Это, однако,

не отразилось на общих спектрах питания *P. adspersus* во всех районах. В его желудках попадаются представители почти всех основных таксономических групп бентоса определённого региона и глубинной зоны. Значительно важнее то, что всюду совпадает структура распределения пищевых объектов, и то, что она остаётся практически неизменной в течение 40 лет.

Действительно, везде существенна роль детрита (он занимает первое или второе место). Его называют по-разному (debris/detrit [24]; material organica [22]; unidentified organic matter [23]), но сути дела это не меняет. С ним сравнимы по ЧВ и по количеству высшие раки, полихеты и моллюски. Примерно так же часто встречаются и так же незначительно представлены количественно высшие растения (зостера?). Аналогичную пространственно-временную стабильность спектра питания и его основных количественных параметров мы наблюдали у глубоководной пелагической креветки *Acanthephyra pelagica* [18].

Наряду с пищевыми объектами животного происхождения (их список обширен) в пище *P. adspersus* постоянно присутствуют растительные остатки. Мы отмечали ранее это явление и у некоторых других креветок семейства Palaemonidae [7], и у креветок — обитателей шельфа из других таксонов, которые были не просто плотоядными, а хищниками (например, у *Crangon crangon* [9]). Для *P. adspersus* это хоть и постоянное, но второстепенное или попутное дополнение к пище, как для *C. crangon* [9], а, к примеру, для *P. elegans* в Вислинском заливе Балтийского моря (Калининградская область) растительные остатки и детрит составляют основу питания [7]. Котта с соавторами [26] отнесли, однако, *P. adspersus* к среднеразмерным растительноядным видам (= “mesoherbivores”, с. 71) наряду с изоподой *Idothea baltica* и амфиподой *Gammarus oceanicus*. Между тем *P. adspersus* употребляет в пищу слишком много органики животного происхождения, чтобы его можно было причислить к растительноядным видам. Кроме того, к среднеразмерным травоядным всё-таки относят животных с массой тела между 50 и 500 кг [29]. И сами же авторы констатируют, что *P. adspersus*, в отличие от других двух видов, обитающих в северо-восточной Балтике, оказывает исчезающе малое влияние на биомассу харовых водорослей и лишь при отсутствии предпочитаемой добычи может употреблять в пищу водоросли *Pilayella littoralis* и *Cladophora glomerata* [26].

На фоне описанной выше пространственной и временной квазистабильности состава диеты, судя по экспериментальным данным [30], для трофического поведения *P. adspersus* характерна выраженная лабильность. Авторы в течение двух месяцев наблюдали за поведением *P. adspersus*, помещённых в аквариумы с песчаным дном и морской травой, и камбалы *Pleuronectes platessa* L. В процессе экспериментов креветки вели себя как представители классического вида-чистильщика. Они очищали поверхность тела камбалы от экзопаразитов *Gyrodactylus* sp. (Monogenea) и *Lepeophtheirus pectoralis* (Copepoda). У контрольной группы камбал было на 65 % больше моногеней, чем у тех особей, которых чистили креветки [30].

Из этого, бесспорно, следует, что *P. adspersus* — бентофаг-эврифаг. Его пищевой спектр широк — от детрита и растительных остатков до креветок и рыбы. Между тем относительно небольшой объём исследованного материала не позволяет уверенно классифицировать способ питания этого вида. Присутствие в желудках детрита, играющего большую роль в питании креветки, а также трупов и растительных остатков говорит о том, что *P. adspersus* близок к собирателям как таковым, а именно к детритофагам и некрофагам [8]. С другой стороны, среднее количество пищевых объектов в желудке, практически равное трём ($K_{\phi} = 2,99$), и абсолютное преобладание животных в пище свидетельствуют о том, что стратегия питания данного вида близка к таковой хищников-собирателей. Это позволяет сблизить его по типу питания с хищниками-оппортунистами, но от типичных хищников-оппортунистов — членов и пастбищной, и детритной пищевых цепей — *P. adspersus* отличает полное отсутствие крупных пелагических жертв, как это наблюдается, например, у креветок из рода *Plesionika* [8]. Связано всё с тем, что *P. adspersus* — сублиторальный вид, и различить членов пастбищной и детритной пищевых цепей невозможно [1]. Следовательно, он одновременно включён в обе цепи питания (это характерно для большинства обитателей сублиторали).

Благодарности. Материал для данной работы предоставлен нам Ю. М. Корнийчук, К. А. Кобяков, В. А. Ломановская, Я. В. Мирошниченко и С. А. Судник оказали техническую помощь в процессе проведения биологического анализа и изучения состава пищи креветки. Е. В. Лисицкая, М. В. Чекалин и С. В. Статкевич консультировали нас по ряду возникавших вопросов. Ч. М. Нигматуллин и В. А. Спиридонов прочитали текст и высказали ценные замечания. Авторы выражают коллегам самую искреннюю признательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Беклемишев К. В. Биотопический подход к морским сообществам и его осуществление во время советских работ по международной биологической программе // *Известия АН СССР. Сер. Биол.* 1976. № 5. С. 688–697. [Beklemishev K. V. The biotopical approach to sea communities and its realization during the Soviet research under the international biological program. *Izvestiya AN SSSR. Ser. Biol.*, 1976, no. 5, pp. 688–697. (in Russ.)]
2. Белофастова И. П., Гринцов В. А. О находке акантелл скребня *Telosentis exiguus* (von Linstow, 1901) у *Apherusa bispinosa* (Amphipoda, Calliopiidae) в Черном море // *Vestnik zoologii.* 2003. Т. 37, № 4. С. 57–59. [Belofastova I. P., Grintsov V. A. On the find of Acanthocephalon *Telosentis exiguus* in *Apherusa bispinosa* (Amphipoda, Calliopiidae) in the Black Sea. *Vestnik zoologii*, 2003, vol. 37, no. 4, pp. 57–59. (in Russ.)]
3. Болтачев А. Р., Статкевич С. В., Карпова Е. П., Хуторенко И. В. Черноморская травяная креветка *Palaemon adspersus* (Decapoda, Palaemonidae): биология, промысел, проблемы // *Вопросы рыболовства.* 2017. Т. 18, № 3. С. 313–327. [Boltachev A. R., Statkevich S. V., Karpova E. P., Khutorensko I. V. Black Sea grass prawn *Palaemon adspersus* (Decapoda, Palaemonidae): biology, fisheries and problems. *Voprosy rybolovstva*, 2017, vol. 18, no. 3, pp. 313–327. (in Russ.)]
4. Буруковский Р. Н. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // *Промышленно-биологические исследования морских беспозвоночных.* Москва : ВНИРО, 1992. С. 77–84. [Burukovsky R. N. Technique of the biological analysis of some tropical and subtropical shrimps. In: *Promyslovo-biologicheskie issledovaniya morskikh bespozvonochnykh.* Moscow: VNIRO, 1992, pp. 77–84. (in Russ.)]
5. Буруковский Р. Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград : Изд-во ФГОУ ВПО «КГТУ», 2009. 408 с. [Burukovsky R. N. *Feeding and Trophic Interactions of Shrimps.* Kaliningrad: FGOU VPO «KGTU», 2009, 408 p. (in Russ.)]
6. Буруковский Р. Н. Зоология беспозвоночных : учеб. пособие. Санкт-Петербург : Проспект науки, 2010. 959 с. [Burukovsky R. N. *Zoologiya bespozvonochnykh: ucheb. posobie.* Sankt-Petersburg: Prospekt nauki, 2010, 959 p. (in Russ.)]
7. Буруковский Р. Н. О питании креветки *Palaemon elegans* Rathke 1837 (Decapoda, Palaemonidae) в Вислинском заливе // *Журнал Сибирского федерального университета. Биология.* 2012. Т. 2, № 5. С. 151–159. [Burukovsky R. N. On *Palaemon elegans* Rathke 1837 (Decapoda, Palaemonidae) nutrition in Vistula Lagoon. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2012, vol. 2, no. 5, pp. 151–159. (in Russ.)]
8. Буруковский Р. Н. Креветки западноафриканских вод (географическое распространение, закономерности горизонтального и вертикального распределения, жизненные формы и экологическая структура таксоценов). Санкт-Петербург : Проспект науки, 2017. 512 с. [Burukovsky R. N. *Krevetki zapadnoafrikanskikh vod (geograficheskoe rasprostranenie, zakonmernosti gorizontального i vertikal'nogo raspredeleniya, zhiznennye formy i ekologicheskaya struktura taksotsenov).* Sankt-Petersburg: Prospekt nauki, 2017, 512 p. (in Russ.)]
9. Буруковский Р. Н., Трунова А. В. О питании креветки *Crangon crangon* (Decapoda, Crangonidae) в Кандалакшском заливе Белого моря в июле и сентябре 2004 года // *Труды ВНИРО.* 2007. Т. 147. С. 181–203. [Burukovsky R. N., Trunova A. V. On the feeding of shrimp *Crangon crangon* (Decapoda, Crangonidae) in Kandalaksha Gulf (White Sea) in July and September, 2004. *Trudy VNIRO*, 2007, vol. 147, pp. 181–203. (in Russ.)]
10. Виноградов Л. Г. Отряд Десятиногие. Decapoda // *Атлас беспозвоночных Каспийского моря.* Москва : Пищ. пром-сть, 1968. С. 291–300. [Vinogradov L. G. Order Decapoda. In: *Atlas bespozvonochnykh Kaspiiskogo morya.* Moscow: Pishch. prom-st', 1968, pp. 291–300. (in Russ.)]

11. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Класс брюхоногих моллюсков – Gastropoda // *Определитель фауны Черного и Азовского морей*. Т. 3. *Свободноживущие беспозвоночные*. Киев : Наукова думка, 1972. С. 65–166. [Golikov A. N., Starobogatov Ya. I. Gastropoda. *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 3. *Svobodnozhivushchie bespozvonochnye*. Kiev: Naukova dumka, 1972, pp. 65–166. (in Russ.)]
12. Евченко О. В., Замятина Е. А., Семик А. М., Шляхов В. А. Состояние запасов и промысла креветок (род *Palaemon*) и брюхоножного моллюска рапаны (*Rapana venosa*) в водах Черного моря и Керченского пролива, прилегающих к Крыму // *Промысловые беспозвоночные* : сб. материалов 8-й Всерос. конф., 2–5 сентября 2015 г. Калининград : Изд-во КГТУ, 2015. С. 115–118. [Evchenko O. V., Zamyatina E. A., Semik A. M., Shlyakhov V. A. Sostoyanie zapasov i promysla krevetok (rod *Palaemon*) i bryukhonogogo mollyuska rapany (*Rapana venosa*) v vodakh Chernogo morya i Kerchenskogo proliva, prilegayushchikh k Krymu. In: *Promyslovye bespozvonochnye* : sb. materialov 8-i Vseros. konf., 2–5 Sept., 2015. Kaliningrad: Izd-vo KGTU, 2015, pp. 115–118. (in Russ.)]
13. Киселёва М. И. *Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей*. Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 2004. 409 с. [Kiseleva M. I. *Mnogoshchetinkovye chervi (Polychaeta) Chernogo i Azovskogo morei*. Apatity: Izd-vo KNTs RAN, 2004, 409 p. (in Russ.)]
14. Кобякова З. И., Долгополова М. А. Отряд десятиногие – Decapoda // *Определитель фауны Черного и Азовского морей*. Т. 2. Киев : Наукова думка, 1969. С. 270–306. [Kobyakova Z. I., Dolgopolova M. A. Order Decapoda. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 2. Kiev: Naukova dumka, 1969, pp. 270–306. (in Russ.)]
15. Макаров Ю. Н. Десятиногие ракообразные // *Фауна Украины*. Т. 26. *Высшие ракообразные*. Киев : Наукова думка, 2004. Вып. 1–2. 428 с. [Makarov Yu. N. Decapoda Crustacea. In: *Fauna Ukraini*. Vol. 26. *Vyshhie rakoobraznie*. Kiev: Naukova dumka, 2004, iss. 1–2, 428 p. (in Russ.)]
16. Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Колесникова Е. А., Тимофеев В. А. Макрозообентос района Лебяжьих островов Каркинитского залива (Черное море) // *Биоразнообразие и устойчивое развитие* : тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф., Симферополь, 19–23 мая 2010 г. Симферополь, 2010. С. 108–111. [Revkov N. K., Boltacheva N. A., Kolesnikova E. A., Timofeev V. A. Makrozoobentos raiona Lebyazh'ikh ostrovov Karkinitskogo zaliva (Chernoe more). In: *Bioraznoobrazie i ustoichivoe razvitie* : tez. dokl. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Simferopol, 19–23 May, 2010. Simferopol, 2010, pp. 108–111. (in Russ.)]
17. Статкевич С. В. Популяционные характеристики травяной креветки *Palaemon adspersus* (Rathke, 1837) в черноморской прибрежной зоне // *Промысловые беспозвоночные* : сб. материалов 8-й Всерос. конф., 2–5 сентября 2015 г. Калининград : Изд-во КГТУ, 2015. С. 129–130. [Statkevich S. V. Population characteristics of grass shrimp *Palaemon adspersus* (Rathke, 1837) in the Black Sea coastal zone. In: *Promyslovye bespozvonochnye* : sb. materialov 8-i Vseros. konf., 2–5 Sept., 2015. Kaliningrad: Izd-vo KGTU, 2015, pp. 129–130. (in Russ.)]
18. Burukovsky R. N. Feeding ecology of the shrimp *Crangon allmanni* Kinahan, 1860 (Decapoda, Crangonidae) in the North and White seas. *Crustaceana*, 2017, vol. 90, iss. 7–10, pp. 865–881. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003568>
19. Burukovsky R. N., Falkenhaus T. Feeding of the pelagic shrimp *Acanthephyra pelagica* (Risso, 1816) (Crustacea: Decapoda: Oplophoridae) in the northern Mid-Atlantic Ridge area in 1984 and 2004. *Arthropoda Selecta*, 2015, vol. 24, no. 3, pp. 303–316.
20. Cartes J. E., Sarda F. Feeding ecology of the deep-water aristeid crustacean *Aristeus antennatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 1989, vol. 54, pp. 229–238.
21. *FAO yearbook. 2014. Fishery statistics*. Capture production. Roma, 2016. 577 p.
22. Figueras A. Alimentacion de *Palaemon adspersus* (Rathke, 1837) y *Palaemon serratus* (Pennant, 1777) (Decapoda: Natantia) en la Ria de Vigo (N.O. Espana). *Cahiers de Biologie Marine*, 1986, vol. 27, no. 1, pp. 77–90. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.E1D67DF4>
23. Guerao G. Feeding habits of the prawns *Processa edulis* and *Palaemon adspersus* (Crustacea, Decapoda, Caridea) in the Alfacs Bay, Ebro Delta (NW Mediterranean). *Miscellanea Zoologica*, 1993–1994, vol. 17, pp. 115–122.
24. Inyang N. M. Notes on food of the Baltic palaemonid shrimp, *Palaemon adspersus* var. *fabricii* (Rathke). *Meeresforschung*, 1977/78, Bd. 26, S. 42–46. https://doi.org/10.2312/meeresforschung_26_42-46
25. Köhn J., Gosselck F. Bestimmungsschlüssel der Malacostraken der Ostsee. *Mitteilungen aus dem Museum*

- für Naturkunde in Berlin*, 1989, vol. 65, iss. 1, pp. 3–144. <https://doi.org/10.1002/mmzn.19890650102>
26. Kotta J., Torn K., Martin G., Orav-Kotta H., Paalme T. Seasonal variation in invertebrate grazing on *Chara connivens* and *C. tomentosa* in Kõiguste Bay, NE Baltic Sea. *Helgoland Marine Research*, 2004, vol. 58, iss. 2, pp. 71–76. <https://doi.org/10.1007/s10152-003-0170-2>
 27. Lagardère J.-P. Les crevettes des côtes du Maroc. *Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien et de la Faculté des Sciences. Sér. Zoologie*, 1971, no. 36, 140 p.
 28. Lapińska E., Shaniawska A. Environmental preferences of *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758), *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, and *Palaemon elegans* Rathke, 1837 in the littoral zone of the Gulf of Gdańsk. *Crustaceana*, 2006, vol. 79, no. 6, pp. 649–662. <https://doi.org/10.1163/156854006778026799>
 29. *Mesoherbivore dictionary definition* [Electronic recourse]. URL: <https://www.yourdictionary.com/mesoherbivore> (accessed 19.05.2018).
 30. Östlund-Nilsson S., Becker J. H. A., Nilsson G. E. Shrimps remove ectoparasites from fishes in temperate waters. *Biology Letters*, 2005, no. 1, pp. 454–456. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0363>
 31. Spiridonov V. A., Zalota A. K. Understanding and forecasting dispersal of non-indigenous marine decapods (Crustacea: Decapoda) in East European and North Asian waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2017, vol. 97, spec. iss. 3, pp. 591–611. <https://doi.org/10.1017/S0025315417000169>
 32. Udekem d'Acoz C. d'. Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord 25°N. *Patrimoines naturelle. Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 1999, 383 p. (Patrimoines naturels ; 40).
 33. Wiktor K., Skóra K., Wołowicz M., Węśławski M. Zasoby skorupiaków przydennych w przybrzeżnych wodach zatoki Gdańskiej. *Zeszyty naukowe wydziału biologii i nauk o ziemi. Oceanografia*, 1980, no. 7, s. 135–160.

**FOOD COMPOSITION OF THE SHRIMP *PALAEEMON ADSPERSUS* RATHKE, 1837
(CRUSTACEA DECAPODA, PALAEMONIDAE)
IN KARKINITSKY BAY OF THE BLACK SEA IN SEPTEMBER 2016**

R. N. Burukovsky

Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Russian Federation

E-mail: burukovsky@klgtu.ru

Palaemon adspersus is an inhabitant of the upper shelf (0–30 m) in temperate and subtropical zones of the East Atlantic, the northern limit of range reaching 60°N (Norway coast) and its southern limit being Atlantic waters of Morocco coast. The food of this species was studied at different times in different parts of its range, but it is described here for the first time for the Black Sea population. Stomach contents of 218 adult *P. adspersus* (74 of them had some food in the stomach, and 30 stomachs were full) were investigated. Samples were collected in September 2016 from commercial trap net near the Swan Islands in Karkinitzky Bay at the depth not exceeding 1.5 m. There was a small number of stomachs with food. It was due to a long stay of the shrimp in the trap net before their sampling. The shrimp had a body length (from the anterior edge of the orbits to the end of the telson) of 31.5–58.1 mm (males – 33.9–44.1 mm with a mode of 37 mm). The sex ratio was approximately 1 : 8 (11.7 % of males and 82.3 % of females). Females were represented by two groups. The first one had ovaries in maturity stage II and a modal size of 37 mm. The second group with the ovaries in maturity stage III had a modal size of 47 mm. Therefore, in September most of the females were mating, molting, and in their ovaries vitellogenesis began. By food composition, *P. adspersus* is a benthic feeder – euryphagous. Its food spectrum includes a wide range of food items from detritus and plant residues to gastropods, higher crustaceans, including shrimp, and fish. *P. adspersus* is primarily a gatherer detritophagous and macrophages, 70 % of its virtual food lump consisted of detritus and corpses of higher crustaceans. However, in relation to polychaetes it behaves as attacking predator while to gastropods it behaves as a grazing one. The comparison of the food composition of *P. adspersus* in Karkinitzky Bay (2016) with that in the Baltic Sea (1977), in the waters of Atlantic (1987) and Mediterranean (1993–1994) coasts of Spain reveals its spatial and temporal quasi-stability. Based on the totality of available data on food composition of *P. adspersus*, it should be attributed to sublittoral predators-opportunists.

Keywords: shrimp, *Palaemon adspersus*, food composition, Karkinitzky Bay of the Black Sea, predator-opportunist