

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.384.12-152

**КРЕВЕТКИ РОДА *PALAEEMON* (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEMONIDAE)
ЕВРОПЕЙСКИХ МОРЕЙ**

© 2024 г. **Р. Н. Буруковский**

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

Поступила в редакцию 17.09.2023; после доработки 31.10.2023;
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

Креветки рода *Palaemon* (семейство Palaemonidae) — одни из самых активных инвазивных видов креветок. На шельфе морей, омывающих Европу от Ботнического залива на севере и до устья Дона на юго-востоке, сегодня обитают шесть видов креветок из данного рода. В результате глобального потепления и усиленного развития судоходства, облегчивших перемещение личинок этих креветок с балластными водами, в исторически краткий промежуток времени пять из шести видов существенно увеличили размеры своих ареалов, а один из них, *Palaemon macrodactylus*, из южнобореального западнопацифического вида превратился в космополита. Лишь *Palaemon xiphias*, симбионт морской травы *Posidonia oceanica*, сохранил свой классический средиземноморско-лузитанский ареал. В статье представлены сведения о морфологии, истории формирования новых ареалов, размерах, особенностях репродуктивной биологии и составе пищи каждого вида, а также приведены ключи для определения.

Ключевые слова: креветки, *Palaemon*, инвазия, ареал, европейские воды, Чёрное море

Одна из наиболее насущных проблем как теоретической, так и прикладной гидробиологии, а также зоогеографии — инвазии новых видов в уже сложившиеся гидроценозы и формирование новых ареалов у, казалось бы, вполне эндемичных видов. Этот процесс идёт непрерывно и неуклонно. Например, в водоёмы стран бассейна Балтийского моря с начала XIX в. проникло 76 видов водных и околоводных животных и растений [Olenin, 2005]. Прекрасной иллюстрацией этого могут служить крупнейшие водоёмы Калининградской области: в главные из них — в Куршский и Вислинский заливы — за последние десятилетия вселились выходцы из Каспийского, Чёрного и Средиземного морей, а также из восточноазиатских и американских вод. К примеру, из семи видов десятиногих раков, обитающих сегодня в водоёмах области (среди них два вида креветок, два вида крабов и три вида речных раков), аборигенами являются лишь креветка *Crangon crangon* и один вид речного рака.

Вселение двух других видов речных раков — плод случайной или намеренной акклиматизации. Сигнальный рак *Pacifastacus leniusculus*, родиной которого являются западные регионы Северной Америки (канадская провинция Британская Колумбия и американские штаты Вашингтон, Орегон и Айдахо), в Калининградской области живёт только в озере Янтарном (карьер «Синявинский», когда-то карьер для добычи янтаря «Вальтер»), располагающемся между посёлками Янтарный и Синявино. Полосатый рак *Orconectes limosus* тоже имеет североамериканское происхождение. Он был ввезён в Европу в 1890 г. и освоил водоёмы всех типов в 21 стране, включая

Польшу, Литву и Беларусь. Именно этот вид оказался переносчиком оомицет *Aphanomyces astaci*, возбудителя рачьей чумы, что стало классическим случаем варварской акклиматизации с катастрофическими последствиями.

Procambarus clarkii (так называемый болотный рак из Флориды) — самый расселяемый сейчас и любимый аквариумистами за яркую окраску вид. Он может разносить рачью чуму, очень агрессивен к другим видам раков, сильно роет дно. Уже ясно, что расселение американских видов раков был ошибкой с очень неприятными последствиями [Aklehnovich, Razlutskiy, 2013; Laurent, 1997; Westman, 2003].

Родиной краба *Rhithropanopeus harrisi* тоже является Америка. По-видимому, нативная часть его ареала — пресные и эстуарные воды восточного побережья Северной Америки от юго-запада залива Святого Лаврентия (Канада) до Веракруса (Мексика) [Williams, 1984]. Предполагают, что именно оттуда он переселился в воды западной части США. В 1874 г. вид был обнаружен в Европе [Turoboyski, 1973].

Мохнаторукий краб *Eriocheir chinensis* был ввезён в Европу из Жёлтого моря в 1912 г. на стадии личинки в балластных водах и обнаружен в реке Аллер (Германия); оттуда он широко распространился по рекам и каналам всей Европы от Германии и Франции до Средиземного моря. В водах Калининградской области впервые встречен в 1935 г. [Bacevičius, Gasiūnaitė, 2008]. В Чёрном море обнаружен в 1998 г., в Белом — в 2010 г. [Китайский мохнаторукий краб, 2023].

Креветка *Palaemon elegans* появилась в водах Калининградской области в 2002 г. Первые единичные экземпляры вида были пойманы в море почти у уреза воды в районе посёлка Куликово; через год креветку уже в относительно больших количествах вылавливали в Вислинском заливе, у Балтийской косы, в так называемой гидрогавани, а также во рвах фортов Балтийска. Ареал вида и прочая таксономическая и эколого-фаунистическая информация о нём представлены ниже. Здесь же отметим, что в польских водах обнаружены ещё два вида из рода *Palaemon* — *P. adspersus* и *P. macrodactylus*. Они пока не встречены в регионе Калининграда, но второй из них, во всяком случае, может проникнуть туда в самое ближайшее время. Это привело к необходимости изготовить «инструмент» для быстрого и уверенного обнаружения их в наших водах.

Автор надеется, что эта работа будет полезна в качестве справочника для широкого круга гидробиологов, интересующихся активными инвазивными видами гидробионтов, к каковым относятся не только представители рода *Palaemon*. Именно поэтому сведения непосредственно по этим видам мы посчитали необходимым предварить информацией о морфологии тела каридных креветок.

Строение тела каридных креветок. Креветки относятся к высшим ракообразным, для которых характерно наличие постоянного количества сегментов тела (21), а внутри высших ракообразных — к отряду десятиногих раков (Decapoda), подотряду Pleocyemata и инфраотряду Caridea [De Grave, Franssen, 2011]. Это большая группа морских, солоноватоводных и пресноводных членистоногих, насчитывающая около 3,5 тыс. видов. Главными морфологическими признаками, отличающими их от представителей других отрядов высших раков, служат особенности строения головогрудного панциря (карапакса). Он прикрывает сверху и с боков голову (цефалон), состоящую из пяти сегментов, и грудной отдел (торака) из восьми сегментов. Вместе они образуют цефалоторакс, или головогрудь. Боковые поверхности карапакса (бранхиостегиты) образуют наружные стенки жаберной камеры, заключённой между внутренними поверхностями бранхиостегитов и стенкой цефалоторакса. Цефалоторакс несёт придатки (конечности или их производные) — производные). Они подразделяются на три группы. Передние пять пар располагаются в пределах цефалона. Это две пары жгутиков (антеннулы и антенны), которые выполняют функции органов чувств (осязания и химических органов чувств), и три пары челюстей (мандибулы

и две пары максилл). Торакс несёт восемь пар придатков, первые три из которых выполняют функцию ногочелюстей (максиллипед), а пять пар задних (ходильных ног, или переопод) — локомоторную функцию. Первые три (у всех представителей подотряда *Dendrobranchiata* и у *Stenopodidea* из *Pleocyemata*) или две пары (у *Caridea*) вооружены клешнями.

В жаберной камере десятиногих раков каждый сомит торакса и (или) его придатки исходно несут четыре жабры, которые называются соответственно своему положению. Жабра, сидящая на стенке сегмента над сочленённой с ней коксой (первым члеником конечности) данного сегмента, — плевробранх. Пара жабр, которые прикреплены к сочленованной мембране между стенкой тела и коксой, — артробранхи. Жабра, сидящая на выросте коксы, который служит для вентиляции жаберной камеры (на эпиподите), — подобранх.

Существуют три основных типа жабр: филлобранхии, трихобранхии и дендробранхии. Филлобранхии имеют наиболее простое строение. Это стопка листовидных жабр, попарно сидящих вдоль осевого кровеносного сосуда. Трихобранхии представляют собой пучки нитевидных жабр вокруг осевого сосуда жаберы. Дендробранхии образованы первично парными жабрами, подразделёнными на древовидно расчленённые пучки [McLaughlin, 1980]. Креветки семейства *Palaemonidae*, к которому относится род *Palaemon*, имеют филлобранхии.

Терминология, используемая при описании креветок, приведена на рис. 1.

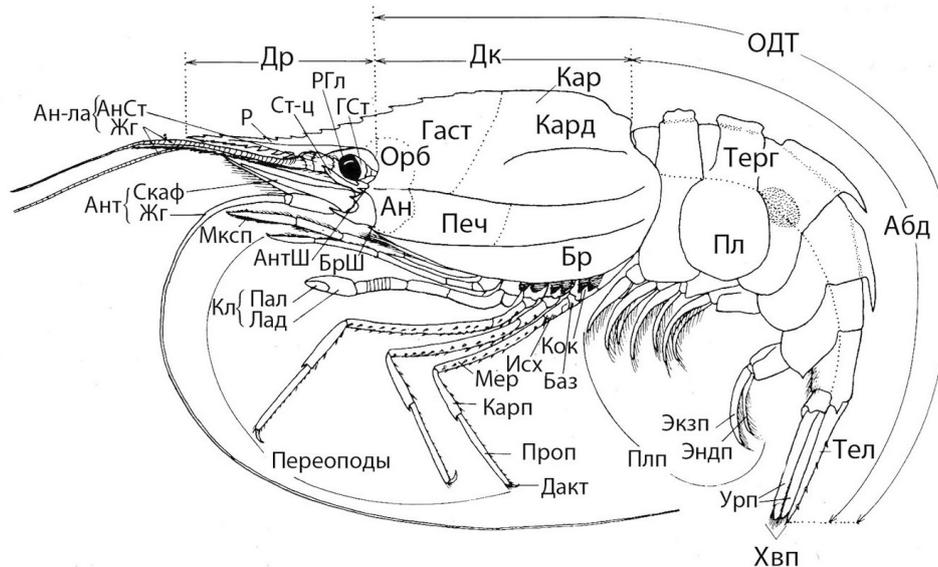


Рис. 1. Терминология, используемая при описании креветок (по [Baba et al., 1986], с дополнениями). Ан — антеннальная область карапакса; Ан-ла — антеннула; АнСт — антеннулярный стебелёк; Ант — антенна; АнТШ — антеннальный шип; Баз — базис; Бр — бранхиостегальная область карапакса; БрШ — бранхиостегальный шип; Гаст — гастральная область карапакса; ГСт — глазной стебелёк; Дакт — дактилус; Дк — длина карапакса; Др — длина рострума; Жг — жгут (аненальный или антеннулярный); Ис — исхиум; Кл — клешня; Кок — кокса; Лад — ладонь клешни; Мксп — 3-я максиллипеда; ОДТ — общая длина тела; Орб — орбитальная область карапакса; Пал — палец клешни; Печ — печёночная область карапакса; Переоподы — 5 пар ходильных конечностей; Пл — плеврон (плевра) абдоминального сомита; Плп — плеоподы (плавательные ножки); Проп — проподус; Р — рострум; РГл — роговица глаза; Скаф — скафоцерит (экзоподит антенн); Ст-ц — стилоцерит; Тел — тельсон; Терг — тергум (или тергит), дорсальная сторона абдомена; Урп — уроподы; Хвп — хвостовой плавник; Экзп — экзоподит плеопод; Эндп — эндоподит плеопод

Fig. 1. Terminology used in the identification of shrimps (after [Baba et al., 1986], with additions). AntPd, antennular peduncle; antSC, antennal scale; antSp, antennal spine; bl, body length; Bra, brachial region; brSp, branchiostegal spine; Bs, basis; Car, carapace; Card, cardiac region; Ch, chela; cl, carapace length; Crn, cornea; Crp, carpus; Cx, coxa; Dct, dactylus; End, endopod; Exd, exopod; Fgr, finger; Flg, flagellum; Gst, gastric region; Hep, hepatic region; Isc, ischium; Mer, merus; Mxpd, maxilliped; Orb, region, orbital region; Pl, pleuron; Plpd, pleopod; Plm, palm; Prop, propodus; Prpd, pereopod; Rost, rostrum; rl, rostrum length; Stlc, stylocerite; Tel, telson; Terg, tergite; Tif, tail fan; Urpd, uropod

К собственно креветкам относят большую группу десятиногих раков, характеризующихся своеобразным (так называемым креветочным) обликом, которых ранее относили к бывшему подотряду *Natantia* отряда *Decapoda*. В настоящее время они входят в состав подотрядов *Dendrobranchiata* Bate, 1888 (целиком) и *Pleocyemata* Burkenroad, 1963 (инфраотряды *Procarididea* Felgenhauer & Abele, 1983, *Stenopodidea* Spence Bate, 1888 и *Caridea* Dana, 1852) [De Grave, Fransen, 2011; Martin, Davis, 2001]. На сентябрь 2011 г. они насчитывали 4048 видов [De Grave, Fransen, 2011].

Представители этого инфраотряда играют чрезвычайно важную роль в экосистемах океана. Они заселили весь Мировой океан от супралиторали до абиссали, освоили пресные воды на поверхности земли и под землёй (в пещерах). Среди них есть зарывающиеся креветки и живущие в укрытиях, эпибентосные, придонные и пелагические. Они могут быть травоядными и хищными, детритофагами и некрофагами. Они могут быть комменсалами и демонстрировать очень сложные формы взаимоотношений с другими представителями животного мира (например, креветки-чистильщики из разных таксономических групп, раки-шелкуны из семейства *Alpheidae*, сожительствующие с рыбами, или креветки из подсемейства *Pontoniinae*, симбионты кораллов). Роль креветок в трофических сетях, а также в качестве объектов промысла и марикультуры общеизвестна.

И, как выше уже упоминалось, некоторые из них играют заметную роль в качестве инвазивных видов. Среди них абсолютно доминируют представители *Palaemonidae*, самого обширного семейства креветок (981 вид, из которых 41 вид из рода *Palaemon* [De Grave, Fransen, 2011]).

К семейству *Palaemonidae* относятся креветки, не имеющие на карапаксе продольных швов вдоль всей его длины. Тельсон несёт две или три пары шипов. Антеннулы с двумя полностью разделёнными жгутами, с дополнительной (третьей) ветвью. Мандибулы обычно с режущим отростком. Максилла 1 с необычно крупной срединной лопастью коксы; максилла 2 без или с одним-двумя эндитами (внутренними ветвями конечности). Экзоподит максиллипеды 1 со жгутом. Максиллипеда 2 не несёт на маргинальном (краевом) членике очень крупных и плотно сидящих щетинок; третий от конца членик максиллипед слит со вторым и с более широким следующим члеником. Плеоподы 2 самцов с совокупительным органом (*appendix masculina*, мужской отросток) [Chace, Bruce, 1993].

Семейство подразделяется на два подсемейства — *Palaemoninae* и *Pontoniinae*. У представителей первого задний край тельсона обычно вооружён двумя парами шипов и несёт две или более субмедиальные щетинки, а максиллипеды 3 обычно с двумя артробранхами.

Диагноз рода *Palaemon* (по [Кобякова, Долгопольская, 1969; Chace, Bruce, 1993]). Рострум без выступающего базального гребня; на переднем крае карапакса два шипа — верхний антеннальный и нижний бранхиостегальный. У некоторых видов бранхиостегальный шип может быть немного отодвинут назад от переднего края карапакса. От бранхиостегального шипа отходит назад желобок («продольный шов»), несколько изгибающийся вниз. Нет шипа в печёночной области карапакса («печёночного шипа»). Четвёртый торакальный стернит с тонким медианным отростком; мандибулы в норме с двух- или трёхчленистым щупиком (пальпом). Три задних пары переопод с простым пальцем, который короче проподуса. Эндоподит 1-й пары плеопод самца без краевого выступа.

Как упоминалось выше, в мировой фауне сейчас известен 41 вид креветок этого рода. Он очень широко распространён в Мировом океане. Его представители — обычно обитатели литорали. В водоёмах с очень слабо развитыми приливо-отливными явлениями встречаются от уреза воды. Представители *Palaemon* — обитатели солёных, солоноватых и пресных вод тропической и умеренной климатических зон. Некоторые виды имеют ограниченное промысловое значение, прежде всего как наживка для крючкового лова.

В европейских морях в настоящее время обитают 6 видов рода.

Ключ для определения видов креветок рода *Palaemon* из европейских вод
(по [Кулиш, 2021; D'Udekem d'Acoz et al., 2005], с дополнениями)

1. Бранхиостегальный шип расположен на переднем крае карапакса 2
– Бранхиостегальный шип отодвинут от переднего края карапакса *Palaemon xiphias* Risso, 1816
2. Рострум не изогнут или изогнут слегка вверх, дистально не очень утончён, от 85 до 100 % длины его дорсального края вооружены зубцами; мерус переопод 2 короче или равен карпусу 3
– Рострум заметно изогнут вверх и дистально утончён; от 50 до 65 % длины его дорсального края вооружены зубцами (то есть треть дистальной части дорсального края не вооружена); мерус переопод 2 составляет 1,25 длины карпуса; рострум обычно с 6–8 дорсальными зубцами (не считая субапикального), 2 из которых располагаются на головогрудь позади орбитального края; расстояние между первым и вторым зубцами в 1,5 раза больше, чем между вторым и третьим; мандибулярный палец трёхчленистый; дактилус переопод 2 составляет 0,7 длины ладони или более *Palaemon serratus* (Pennant, 1777)
3. Не меньше 7 (обычно больше) дорсальных зубцов (не считая субапикального); 2 или 3 из них располагаются на головогрудь позади орбитального края; задний край дорсальных зубцов направлен косо вверх; у только что пойманных особей нижняя половина рострума без красных пигментных пятен 4
– Дорсальных зубцов меньше (обычно 5–6, не считая субапикального); один из них располагается на головогрудь позади орбитального края, а второй часто находится прямо над ним; задний край дорсальных зубцов направлен параллельно дорсальной стороне рострума; у только что пойманных особей нижняя половина рострума с красными пигментными пятнами; мандибулярный палец трёхчленистый; дактилус переопод 2 составляет 0,8 длины ладони *Palaemon adspersus* Rathke, 1837
4. Рострум обычно с 7–9 дорсальными зубцами (не считая субапикального) 5
– Рострум обычно с 10–12 дорсальными зубцами (не считая субапикального); 2 или 3 из них располагаются на головогрудь позади орбитального края; расстояние между первым и вторым зубцами в 1,5–2 раза больше, чем между вторым и третьим; проксимальная часть рострума не слишком выпуклая вентрально; короткая ветвь наружного жгута антеннул равна их стебельку; дактилус переопод 2 составляет 0,7 длины ладони; мандибулярный палец трёхчленистый; пальцы переопод 3 очень тонкие и составляют примерно 0,9 длины карпуса *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902
5. Два задних дорсальных зубца располагаются на головогрудь позади орбитального края; расстояние между первым и вторым зубцами в 1,5 раза больше, чем между вторым и третьим; проксимальная часть рострума заметно выступает вентрально (но не всегда); короткая ветвь наружного жгута антеннул составляет 0,7 длины их стебелька; мандибулярный палец трёхчленистый; дактилус переопод 2, возможно, длиннее и тоньше на мягких субстратах, чем на твёрдых *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards, 1837
– Три задних дорсальных зубца располагаются на головогрудь позади орбитального края; расстояние между первым и вторым зубцами равно расстоянию между вторым и третьим; проксимальная часть рострума сильно выступает вентрально; короткая ветвь наружного жгута антеннул слита примерно на 50 % длины; дактилус переопод 2 составляет 0,4 длины ладони; мандибулярный палец двухчленистый *Palaemon elegans* Rathke, 1837

Эколого-фаунистическая характеристика креветок рода *Palaemon* европейских вод

Palaemon adspersus (Rathke, 1837) (рис. 2А). Диагноз (по [Köhn, Gosselck, 1989], с дополнениями). Длина роострума примерно равна длине карапакса; дистальная часть роострума выходит за уровень дистального края скафоцеритов примерно на длину участка впереди дистального зубца вентральной стороны роострума. Роострум с простым или удвоенным апикальным концом, сверху вооружён пятью-шестью, редко семью зубцами, один из которых, самый задний, на карапаксе, позади орбитального края. Нижняя (вентральная) сторона роострума вооружена тремя, реже четырьмя зубцами, с тёмно-коричневыми, до чёрного, хроматофорами (по [D'Udekem d'Acoz et al., 2005], с красными пятнышками). Её ширина не больше ширины верхней половины роострума. Антеннулы с двумя жгутами, наружный из которых со жгутоподобным выростом, слитым с основанием жгута. Мандибулы с трёхчленистым пальпом. Длина пальцев клешни составляет $\frac{3}{4}$ длины её ладони, а карпус переоподы 2 короче меруса.

Ареал. Восточная Атлантика, где вид достигает 60° с. ш., Ирландское море, атлантические воды Марокко. В Средиземноморском бассейне встречается в Западном Средиземноморье, в Альборанском, Адриатическом, Ионическом, Эгейском и Мраморном морях и в Восточном Средиземноморье (Левант) [D'Udekem d'Acoz, 1999]. Обитает в Чёрном и Азовском морях [Кулиш и др., 2018]. В 1930 г. был случайно завезён в Каспийское море и прижился там. В Балтийском море распространён до Южной Финляндии [Köhn, Gosselck, 1989] и Гданьска [Inyang, 1977/78a, b], отсутствует только в Ботническом заливе [D'Udekem d'Acoz, 1999]. Довольно обычен (но не многочислен) в Гданьской бухте: здесь летом 1975–1976 гг. плотность креветок варьировала от 1 до 17 экз. на 100 м^2 на глубине 1–3 м [Wiktor et al., 1980]. Малочисленность этого вида в Гданьской бухте подтверждают и другие исследователи [Lapińska, Shaniawska, 2006]. На глубинах 0,1–10 м обитает вместе с креветками *Crangon crangon* и *P. elegans*, составляя лишь 2 % от общего количества пойманных креветок трёх видов. В водах Калининградской области до сих пор встречен не был (наши неопубликованные наблюдения с 2002 г.). Вероятно, Гданьская бухта действительно пока служит восточной границей распространения *P. adspersus* в Южной Балтике.

Экологическая характеристика. Мелководная креветка. В северной части Чёрного моря и в Азовском море её называют травяным чилимом [Евченко и др., 2015], видимо из-за того, что она наиболее многочисленна на самых мелководных участках лагун и лиманов, где живёт среди зарослей морской травы zostеры (*Zostera marina*), руппии (*Ruppia* sp.) и рдеста (*Potamogeton* sp.) [Кобякова, Долгопольская, 1969]. Соответственно, вид тяготеет к относительно мягким грунтам. В этой части своего ареала *P. adspersus* является промысловым видом; по последней известной нам оценке, запас креветки составляет 100 т [Евченко и др., 2015]. У южного побережья Чёрного моря (полуостров Синоп, Турция) встречается практически в тех же условиях. Поскольку материал был собран в январе — феврале, креветки находились на глубинах

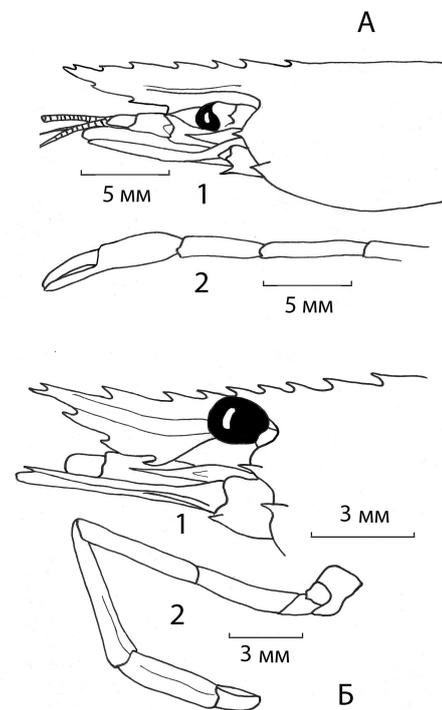


Рис. 2. А — *Palaemon adspersus*; Б — *Palaemon elegans*: 1 — головогрудь; 2 — 2-я пара переопод

Fig. 2. А, *Palaemon adspersus*; Б, *Palaemon elegans*: 1, cephalothorax, side view; 2, the 2nd pereopods

около 30 м, где были очень малочисленны, к берегу они мигрировали лишь при относительно высоких температурах воды [Bilgin, Samsun, 2006]. Связь *P. adspersus* с зарослями, в первую очередь zostеры, зарегистрирована и в других районах ареала. M. Gutu [1980] сообщает, что в её зарослях вид встречается у берегов Румынии, а A. Berglund [1983] — что креветка найдена в Гулмарфьорде (западное побережье Швеции), в Северной Дании, в водах Франции от её северных пределов до Аркашона (юг Бискайского залива). В таких случаях *P. adspersus* был зарегистрирован на песчаных грунтах, однако попадался он и в скальных выемках приливной зоны, заполненных водой, среди бурых водорослей (фукусов *Fucus* sp.). В Гданьском заливе отмечен на глубинах 0,5–1,0 м — и тоже в районе зарослей [Lapińska, Shaniawska, 2006; Wiktor et al., 1980]. Эвригалинный вид. Встречается при солёности воды от 5,5 ‰ (по [Köhn, Gosselck, 1989]) или от 7–8 ‰ до океанической [Кобякова, Долгопольская, 1969; Berglund, 1983], но больше тяготеет к солоноватоводным местообитаниям.

Дать точную характеристику размерного состава *P. adspersus* затруднительно и из-за того, что от района к району размеры креветки варьируют, и из-за того, что разные исследователи измеряют её по-разному, не всегда сообщая, как именно они это делали. Переходных коэффициентов от длины карапакса к общей длине тела мы не нашли.

Очень вариабельны и сроки репродуктивного периода у этого вида. Так, в мелководной (средняя глубина 0,8 м) лагуне Миссолонги (Средиземное море, 38°15' с. ш., 21°05' в. д.), изобилующей водной растительностью и накопленной в субстрате органикой, яйценосные самки встречаются с января по середину июня. Наибольшее их количество приходится на апрель. Длительность инкубации яиц зависит от температуры воды: в начале репродуктивного периода, при +13 °С, — 42–47 дней, а в середине, когда температура воды составляет около +20 °С, — 22–25 дней. Ограничение сроков репродуктивного периода августом как раз и вызвано тем, что в это время температура воды максимальна. Круглогодичные наблюдения за изменениями размерного состава показали: в течение первых шести месяцев жизни и самцы, и самки достигают общей длины тела 21 мм, а в возрасте одного года и те, и другие имеют длину тела 24 мм. Затем рост самцов замедляется, и к трём годам (предельному возрасту) длина тела самцов составляет 48 мм, а самок — 54 мм (можно предположить, что общую длину тела измеряли от заднего края орбит до заднего края тельсона). Зимой рост почти прекращается [Klaoudatos, Tsevis, 1987]. Эти же авторы указывают, ссылаясь на литературные источники, что в водах Дании и Восточной Германии репродуктивный период длится с мая до конца августа. Средняя реализованная плодовитость *P. adspersus* у южного побережья Чёрного моря — (1963 ± 144) яиц (при диапазоне варьирования 758–3710). Средние размеры яиц (короткая — длинная ось) на начальных и поздних стадиях эмбрионального развития составляют 0,58–0,74 и 0,62–0,85 мм соответственно [Bilgin, Samsun, 2006].

В разных частях ареала биологические параметры *P. adspersus* варьируют, причём это затрагивает и длительность жизни, которая может быть больше трёх лет. Завершение репродуктивного периода в середине июня, когда температура воды начинает превышать +21 °С, подсказывает, почему ареал *P. adspersus* ограничен умеренной и субтропической климатическими зонами: возможность репродуктивной активности у него лимитирована температурами воды в диапазоне +13...+20 °С [Klaoudatos, Tsevis, 1987].

В состав пищи *P. adspersus* входят детрит, водоросли, полихеты, ракообразные, мелкие моллюски и мальки рыб [Köhn, Gosselck, 1989]. N. Inyang [1977/78b] расширяет этот список растительных остатков (в нём, кроме водорослей, имеются диатомеи и zostера), а среди ракообразных указывает на наличие десятиногих раков, а также копепод, амфипод и мизид, составляющих вместе около 40 % от всей съеденной пищи. На втором месте — детрит (35,7 %), а на третьем — полихеты (18,3 %).

Для исследования состава пищи *P. adspersus* в Чёрном море креветки были собраны в районе Лебяжьих островов Каркинитского залива, на глубине не более 1,5 м, в сентябре 2016 г. из промысловых вентерей [Буруковский, 2019]. 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: креветки с гонадами во II стадии зрелости имели модалные размеры 37 мм, а с гонадами в III стадии зрелости — 47 мм. Следовательно, в сентябре часть самок спарилась, перелиняла, в их гонадах начался вителлогенез.

В результате выяснилось, что *P. adspersus* — бентофаг-эврифаг. Его пищевой спектр охватывает широкий круг объектов — от детрита и растительных остатков до брюхоногих моллюсков, высших раков, в том числе креветок, и рыбы. По способу добывания пищи он 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 [Буруковский, 2022a]. Сравнение состава пищи *P. adspersus* в Каркинитском заливе [Буруковский, 2019] с таковым в Балтийском море [Inyang, 1977/78b], в атлантических [Figueras, 1986] и средиземноморских водах [Guerao, 1993–1994] побережья Испании обнаруживает его пространственно-временную квазистабильность. На основании всего вышесказанного *P. adspersus* следует отнести к хищникам-оппортунистам сублиторали [Буруковский, 2019, 2022a].

У побережья Калининградской области *P. adspersus* пока не встречен. Причина, вероятно, в следующем. По температурному и солёностному режиму воды, омывающие берега этой области, сходны с таковыми в соседнем Гданьском заливе. Зато грунты отличаются: у побережья Калининградской области они имеют аккумулятивное происхождение и сложены песками, приносимыми вдольбереговым течением с юго-запада, а дно прибрежных мелководий тоже выстлано среднеразмерными песками с примесью гравия. Ил в составе осадков практически отсутствует [Блащизин, 1976]. Видимо, из-за этого в водах нет постоянных зарослей zostеры и фукусов. Есть участки, где отмечены регулярно образующиеся во время штормов выбросы и тех, и других. Считается, что это свидетельствует о временности их существования [Губарева и др., 2006]. Вероятно, именно поэтому личинки *P. adspersus*, несомненно заносимые течением в наши воды, не могут найти здесь условия для образования постоянных поселений.

***Palaemon elegans* Rathke, 1837** (рис. 2Б). **Диагноз** (по [Köhn, Gosselck, 1989], с дополнениями). Рострум прямой или слегка изогнутый вверх. Максимальная ширина его нижней пластины больше, чем верхней. Длина рострума примерно равна длине карапакса, его дистальный конец, как правило, не заходит за дистальный край скафоцеритов, чаще всего раздвоен. Дорсальная сторона рострума несёт от семи до десяти зубцов, обычно восемь-девять. Из них три (редко два) располагаются на карапаксе позади глазной орбиты. Нижняя сторона рострума вооружена тремя-четырьмя зубцами. Мандибулы с двухчленистым пальпом (а не с трёхчленистым, как у остальных европейских видов рода *Palaemon*). Карпус переоподы 2 обычно длиннее меруса и короче клешни. Длина пальцев клешни заметно короче длины её ладони.

Ареал (по [D'Udekem d'Acoz, 1999], с дополнениями). Восточная Атлантика. На севере — от юга и востока Норвегии, где достигает 60° с. ш. На востоке предел распространения — Балтийское море (вплоть до Финского залива [Katajisto et al., 2013]), все побережья Британии, воды вдоль южного побережья Северного моря, Бискайский залив, воды Галисии (Испания), Португалии, юго-запада Испании, атлантические воды Марокко. Обнаружена на банке Арген (Мавритания) [Schaffmeister et al., 2006]. Одно время считалось, что *P. elegans* обитает также у островов Зелёного Мыса и вдоль всего тропического западноафриканского побережья [Fransen, 2023], однако было доказано, что это близкий к *P. elegans* вид *P. vicinus* [Ashelby, 2009]. Отмечен у острова

Мадейра, а также у Азорских и Канарских островов. Обитает во всех морях Средиземноморского бассейна, встречается в Чёрном и Азовском морях [Кобякова, Долгопольская, 1969; Borcea, 1929; Caspers, 1951; Gutu, 1980]. В 1954–1956 гг. при акклиматизации кефали в Аральском море из Каспия *P. elegans* случайно попал и в Арал, где образовывал плотные промысловые скопления [Виноградов, 1968; Кобякова, Долгопольская, 1969]. Вид выжил в процессе гибели Аральского моря и в сохранившемся его «огрызке» перенёс две кризисные ситуации, дожив до начала XXI в. Существует ли он там сейчас, автор, к сожалению, не сообщает [Плотников, 2021].

Креветка встречается в континентальных водоёмах Израиля и Ирака, куда, как и в Каспийское море, попала в результате случайной интродукции [Плотников, 2021].

За пределами бассейна Атлантического океана *P. elegans* обнаружен в Суэцком канале; вид попал в число так называемых лессепсианских мигрантов — по фамилии инженера Фердинанда Мари де Лессепа, построившего Суэцкий канал между Средиземным и Красным морями (открыт в 1869 г.). Соответственно, креветка не случайно обнаружена в Красном и Аравийском морях, а также в Персидском заливе.

Экологическая характеристика. Обитает на глубинах от уреза воды до 5 м, в зарослях морских трав и в углублениях скального субстрата, в которых остаётся вода во время отлива [D'Udekem d'Acoz, 1999; Gutu, 1980]. Морской вид, но живёт также в солоноватых и пресных водоёмах. Н. Caspers [1951], в основном подтверждая это, добавляет, что у берегов Болгарии отдельные мелкие особи встречаются до глубин 18 м. У берегов Румынии попадает на глубинах 6–12 м на илисто-песчаных грунтах вместе с *Crangon crangon* [Borcea, 1929].

P. elegans из Азовского моря называют каменной креветкой [Евченко и др., 2015; Кулиш и др., 2018], поскольку она предпочитает относительно жёсткие грунты, скопления камней и отливные ванны на каменистых литоральях [Кобякова, Долгопольская, 1969; Berglund, 1983]. Однако она, как и *P. adspersus*, может жить в зарослях морских трав, часто вместе с *P. adspersus*. В Азовском море встречается повсеместно — от Перекопского залива до Керченского пролива. Её обычная длина в данном водоёме в уловах составляет 7–8 см (о способе измерения не сообщается), масса — до 2,5 г. *P. elegans* в этом водоёме — обитатель прибрежной зоны среди камней и водорослей, особенно цистозеры и зостеры.

В водах Марокко период вынашивания яиц длится с февраля по июль [Lagardère, 1971]. У берегов Болгарии и в Азовском море креветка размножается с мая по август, пик нереста приходится на вторую половину мая — июнь [Евченко и др., 2015; Caspers, 1951]. Самка откладывает на плеоподы от 160 до 3600 яиц, вынашивая их в течение одного-полутора месяцев [Евченко и др., 2015]. За лето каждая самка способна выносить яйца 3–4 раза. У южного побережья Чёрного моря средняя плодовитость *P. elegans* — (1057 ± 88) яиц (при диапазоне варьирования 308–2628). Средние размеры яиц (короткая — длинная ось) на начальных и поздних стадиях эмбрионального развития составляют 0,45–0,57 и 0,48–0,71 мм соответственно [Bilgin, Samsun, 2006].

Точные сроки репродуктивного сезона *P. elegans* в водах Калининградской области пока не установлены, но то, что самки здесь за лето могут нереститься не менее трёх раз, несомненно.

В лежащем к западу от Калининградской области Гданьском заливе *P. elegans* особенно многочислен на жёстких, каменистых грунтах или у бетонированных причалов. Креветка часто попадает среди нитчатых зелёных и бурых водорослей, растущих на жёстких субстратах [Janas, 2005].

В водах Калининградской области вид распространён вдоль всего побережья и заселил всю российскую часть Вислинского залива, а также рвы и каналы старых фортов города Балтийска. Его биотоп сходен с описанным выше. В летнее время и в море, и в заливе он встречается на малых глубинах от уреза воды, в заливе откровенно предпочитает более жёсткие грунты. Например, он обилен в так называемой гидрогавани Балтийской косы, где живёт почти у уреза воды в полостях под полуразрушенной бетонной облицовкой её окаймления, среди скоплений нитчатых

водорослей (собственные наблюдения). Полоса вдоль морского побережья, где он не столь обилен, но тоже встречается, характеризуется среднеразмерными песками с примесью гравия [Блащизин, 1976]. Креветка переносит значительное опреснение, выдерживает колебания солёности до 35 и даже до 45 ‰ (при температуре +10 °С). В Балтийском море живёт при солёности от 15–20 ‰ (у его западной границы, в районе Каттегата) до 6–8 ‰ (в собственно Балтике) и даже до 2 ‰ (в Ботническом заливе) [Janas, Mańkucka, 2010]. Личинки же предпочитают для нормального развития стабильные температуры около +18 °С [Inyang, 1977/78a, b]. В Чёрном море вид совершает сезонные миграции, уходя с мелководий на глубины до 30 м [Кобякова, Долгопольская, 1969; Евченко и др., 2015].

В Калининградском заливе и Приморской бухте Вислинского залива длина карапакса креветки варьировала от 2,1 до 11,8 мм. Судя по форме кривых размерного состава, общая продолжительность жизни *P. elegans* достигает трёх лет. Дифференциация по полу происходит на первом году жизни. Среди трёхлетних особей самцы не встречались. Можно предположить, что они не доживают (по крайней мере, большинство) до этого возраста. Самки растут быстрее самцов, и в размерных группах 7–8 мм самцы уже отсутствуют. Молодь начинает появляться в июле, однако массовое пополнение ею поселений креветок происходит в сентябре [Цигвинцев, 2008].

В Вислинском заливе в полных желудках *P. elegans*, как правило, преобладали детрит и растительные остатки. Детрит имел вид серовато-коричневой суспензии либо хлопьев, а в полных желудках — хлопьевидной массы.

Растительные остатки были представлены высшими растениями с обрывками листьев и их перифитоном, а также водорослями. Среди растительных остатков живых растений не встречено. Они всегда несли на себе следы более или менее длительной мацерации. В составе перифитона обнаружены диатомовые, зелёные и сине-зелёные водоросли, относящиеся к пяти классам: Pennatophyceae, Centrophyceae, Chlorophyceae, Chlorococcosphyceae и Hormogoniophyceae. Всего определено 23 вида.

Наиболее часто у креветок всех размерных групп встречаются детрит (88,9 %) и личинки хириноид (52,1 %). В виртуальном пищевом комке абсолютно доминируют детрит, составляющий 2/3 его объёма (70,4 %), и растительные остатки (17,6 %). Эти два пищевых объекта, а также перифитонные водоросли занимают 99,8 % реконструированного среднего объёма пищевого комка.

Следовательно, *P. elegans* — типично эпибентосная креветка, которая ведёт себя в Вислинском заливе как бентофаг, питающийся не очень широким кругом донных объектов. В его пище присутствуют и планктонные организмы (единичные циклопы и коловратки), но они относятся к разряду случайной пищи. В желудках полностью доминируют детрит и растительные остатки, сопровождаемые перифитонными водорослями. В Вислинском заливе *P. elegans* в настоящее время служит, возможно, главным потребителем детрита растительного происхождения на разных этапах его формирования — вместе со связанным с ним перифитоном. Вероятно, у *P. elegans* нет серьёзных конкурентов среди автохтонных видов залива [Буруковский, 2012, 2022b]. Креветка не конкурирует и с другим, более «старшим» вселенцем в Вислинский залив — крабом *Rhithropanopeus harrisi*, который в этом заливе абсолютно предпочитает живые высшие растения без признаков перифитона [Буруковский, 2022a].

***Palaemon longirostris* H. Milne Edwards, 1837** (рис. 3). **Диагноз** (по [Smaldon, 1993; Zooplankton and Micronekton, 2023]). Рострум прямой или слабо изогнутый вверх, выступает за пределы скафоцерита; конец рострума иногда раздвоенный, вооружён семью-восемью дорсальными и тремя-четырьмя (редко пятью) вентральными зубцами. Два дорсальных зубца располагаются позади заднего края орбит; расстояние между первым и вторым зубцами примерно в 1,5 раза больше, чем между вторым и остальными дистальными зубцами.

Карапакс с антеннальным и бранхиостегальным шипами. Антеннулы трёхветвистые; короткая ветвь наружного жгута составляет примерно 0,66 ($\frac{2}{3}$) длины стебелька антеннул и сливается примерно на $\frac{1}{3}$ своей длины с длинным жгутом. Наружный край стилоцерита прямой или слабо выпуклый; его передний край выпуклый. Скафоцериты достигают дистальной половины карпуса переопод 2, иногда заходят несколько дальше; апикальный шип не заходит за дистальный край пластинчатой части скафоцерита. Максиллепеды 3 с экзоподитом. Мандибулы с трёхчленистым пальцем. Палец переопод 2 составляет примерно 0,4–0,5 длины ладони клешни, но варьирующ; карпус по длине равен мерусу или слегка длиннее его. Тельсон с двумя парами латеральных шипов.

Примечание. В 1968 г. был описан вид *Palaemon garciacidi* [Zariquiey Álvarez, 1968]. Его ареал был ограничен водами Южной Португалии и Юго-Восточной Испании и атлантическими водами Марокко [D'Udekem d'Acoz, 1999]. Между тем J.-P. Lagardère [1971] обратил внимание, что изменчивость строения роострума у этого вида перекрывается с таковой у *P. longirostris*, поэтому посчитал, что *P. garciacidi* Zariquiey Álvarez, 1968 не самостоятельный вид, а подвид *P. longirostris* sp. *garciacidi* Zariquiey Álvarez, 1968. Однако сравнительное морфологическое и генетическое исследование креветок из разных популяций, относимых к этим двум таксонам, показало, что *P. longirostris* и *P. garciacidi* нужно считать одним видом и отличия между креветками из разных мест обитания не превышают пределов межпопуляционной изменчивости [Cartaxana, 2015]. Исходя из критерия приоритета, это *P. longirostris*.

Ареал. Обитает в Восточной Атлантике, где известен от северо-востока Германии до Марокко [D'Udekem d'Acoz, 1999; Lagardère, 1971]. Внутри этих пределов вид время от времени встречается к югу, юго-востоку и юго-западу от Англии [Smaldon, 1993]. Известен в Бискайском заливе, в водах Португалии. Имеются плохо подтверждённые сигналы о его обнаружении в разных районах Средиземноморья, в том числе у эгейского побережья Турции и в водах Израиля. Сравнительно недавно креветка найдена у южного побережья Чёрного моря (полуостров Синоп) [Sezgin et al., 2007]. Также была зарегистрирована у юго-западных берегов Крыма, в эстуарии реки Чёрной, на глубине 3–4 м на заиленном ракушечнике [Статкевич, 2019]. Можно полагать, что *P. longirostris* уже освоил бассейн Чёрного моря, а значит, следует ждать его новых находок.

Размеры яйценосных самок (длина карапакса) — от 7,1 до 14,6 мм. В водах Англии креветка нерестится с апреля-мая по август [Smaldon, 1993]. Южнее, во Франции, в реке Жиронда, яйценосные самки начинают встречаться раньше, с марта по июль, и нерестятся как минимум раз в сезон. Несут на плеоподах от 78 до 1391 яйца, в среднем (547 ± 234) [Béguer et al., 2010]. У берегов Франции, кстати, *P. longirostris* считается промысловым видом с годовым выловом 36–82 т [Béguer, 2010]. Ещё южнее, в водах Марокко, репродуктивный период начинается раньше, в январе, и длится по июль, а пик приходится на апрель-май [Lagardère, 1971].

Этот вид имеет тенденцию к хищничеству, используя в качестве жертв наиболее доступные объекты питания. Молодь в эстуарии Жиронды питается преимущественно copeподами (*Eurytemora affinis* и *Acartia bifilosa*) и взрослыми мизидами (*Mesopodopsis slabberi*

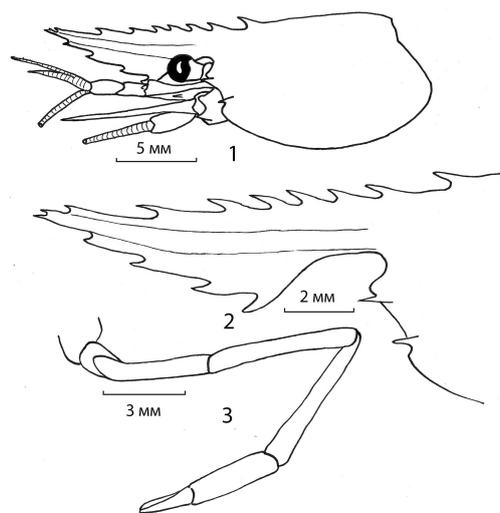


Рис. 3. *Palaemon longirostris*: 1 — головогрудь, вид сбоку; 2 — роострум; 3 — 2-я пара переопод

Fig. 3. *Palaemon longirostris*: 1, cephalothorax, side view; 2, rostrum, side view; 3, the 2nd pereopods

и *Neomysis integer*). В то же время пищей могут служить амфиподы (*Gammarus zaddachi*), полихеты, молодь десятиногих раков и детрит. Имеется тенденция к некрофагии. Личинки питаются диатомовыми водорослями [Béguer, 2010].

***Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902** (рис. 4).

Диагноз (по [D'Udekem d'Acoz et al., 2005]). Рострум прямой, заходит за дистальный край антеннулярного стебелька, скорее узкий в его проксимальной трети; его дорсальная сторона вооружена 9–15 зубцами, чаще всего 10–12 (не считая субапикального зубца). Два-три зубца дорсальной серии располагаются на карапаксе позади уровня орбит. Первый зубец отделён от второго расстоянием, в 1,5–2 раза (иногда более) превышающим расстояние между вторым и третьим зубцами. Величина промежутка между зубцами понемногу увеличивается в направлении назад. Расстояние между двумя дистальными зубцами примерно равно таковому между двумя проксимальными (или меньше него). Дорсальные зубцы рострума направлены косо вверх. Вентральная сторона рострума вооружена тремя-пятью зубцами. На переднем крае карапакса имеется бранхиостегальный шип. Короткая ветвь наружного жгута антеннулы равна по длине антеннуляльному стебельку. Мандибулярные пальпы трёхчленистые. Длина пальцев клешни составляет 0,7 от длины ладони. Длина проподуса переопод 2 равна длине карпуса. На переоподах 3–4 длина пальцев почти равна длине карпуса.

История формирования современного ареала вида. Родина *P. macrodactylus* — Дальний Восток. Там северная граница ареала находится в заливе Петра Великого. Далее на юг вид встречается у побережья Южной Кореи и Китая, до устья Янцзы, обитает в водах Японии [Марин, 2013; Ashelby et al., 2013]. Описан и из вод Тайваня [Chan, Yu, 1985].

Сведения о первых находках *P. macrodactylus* за пределами нативного ареала были опубликованы W. Newman в 1963 г. (цит. по: [Ashelby et al., 2013]) — раньше, чем креветка была обнаружена в водах Тайваня. Её нашли в заливе Сан-Франциско, где к тому времени *P. macrodactylus* обитал уже как освоившийся вид. W. Newman считал, что креветка живёт здесь по крайней мере с 1954 г. и, возможно, была завезена в залив Сан-Франциско во время корейской войны. Во всяком случае, в 1957 г. она встречалась здесь в промышленных количествах, её добывали в качестве наживки для удебного лова [Ashelby et al., 2013]. В настоящее время в Восточной Пацифике вид распространён на севере до залива Баундари Бэй, располагающегося на границе между канадской провинцией Британская Колумбия и американским штатом Вашингтон, а на юге — до лагуны Пеньясцитос, находящейся в округе Сан-Диего, на 120 миль южнее Лос-Анжелеса [Ashelby et al., 2013].

В 1960–1970 гг. *P. macrodactylus* был обнаружен в Австралии. Правда, история его появления здесь осталась неясной. Сначала креветка была найдена в озере Мэннеринг в штате Новый Южный Уэльс (Юго-Восточная Австралия), позднее — в окрестностях порта Аделаида на южном побережье континента. При этом предполагается, что поселение в Юго-Восточной Австралии не сохранилось до сегодняшнего дня [Ashelby et al., 2013].

В 1990-е гг. *P. macrodactylus* объявился в европейских водах. Его первая находка состоялась не где-нибудь, а в Темзе. К настоящему времени *P. macrodactylus* заселил обширное географическое пространство Северо-Восточной Атлантики от южных районов Северного моря на севере

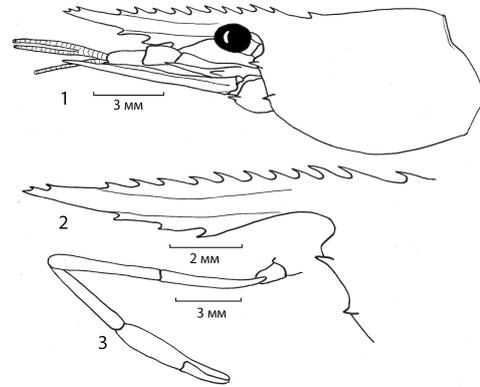


Рис. 4. *Palaemon macrodactylus*: 1 — головогрудь, вид сбоку; 2 — рострум, вид сбоку; 3 — 2-я пара переопод

Fig. 4. *Palaemon macrodactylus*: 1, cephalothorax, side view; 2, rostrum, side view; 3, the 2nd pereopods

до Южной Испании [Ashelby et al., 2013; D'Udekem d'Acoz et al., 2005; González-Ortegón et al., 2006]. До сих пор неясно, откуда он попал в Северо-Восточную Атлантику — прямо из Азии или же из Сан-Франциско.

Что касается Балтики, то в работе [Ashelby et al., 2013] отмечено: Балтийское море можно считать регионом риска проникновения в него *P. macrodactylus*.

В 2002 г. креветку нашли в водах Румынии (Чёрное море), в порту Констанца, а затем обнаружили в Болгарии, в солоноватом Варненском озере, сообщающемся с морем [Micu, Niță, 2009; Raykov et al., 2010]. Предполагается, что сюда вид был завезён из Роттердама с балластными водами.

Примерно тогда же (по крайней мере, в 2001 г. и позже) *P. macrodactylus* был обнаружен в эстуарной сети Нью-Йорка. В первых пробах, взятых в том году, присутствовали яйценосные самки, то есть это уже было укоренившееся поселение. Для данного региона характерна такая плотность судоходства, что было невозможно установить, откуда сюда попала креветка — из Сан-Франциско или из новых поселений в европейских водах [Ashelby et al., 2013; Warkentine, Rachlin, 2010].

В том же 2001 г. появилось сообщение о находке *P. macrodactylus* в Юго-Восточной Атлантике, в порту Мар-дель-Плата (Аргентина), где вид обитает в воде со средней солёностью 32–33,7 ‰ и уже распространился на 120 км к югу и на север — до границ Уругвая [Spivak et al., 2006].

В 2005 г. *P. macrodactylus* обнаружен в Средиземном море, сначала в его западной части, в водах Балеарских островов [Ashelby et al., 2013], а в мае 2012 г. — в лагуне Венеции (северная часть Адриатического моря, Италия) [Cavraro et al., 2014]. После этого «завоевание» Чёрного моря было только вопросом времени. И действительно: в 2009 г. креветку нашли в Болгарии, в упомянутом выше Варненском озере, возникшем в результате глобальных геологических сдвигов и соединяющемся с морем, а затем — в водах Румынии [Micu, Niță, 2009]. Наконец, в июле 2018 г. *P. macrodactylus* был впервые пойман в водах европейской части России — в районе Керченского пролива (Азовское море, побережье косы Чушка, Краснодарский край) [Тимофеев и др., 2019]. Через несколько лет поселения креветки нашли в приустьевой части Дона [Матишов и др., 2022]. Следовательно, освоение видом Чёрного и Азовского морей завершилось.

На сегодняшний день *P. macrodactylus* можно считать космополитом умеренных и субтропических вод, хотя на юге азиатской части своего ареала, в водах Китая и Тайваня, вид достигает тропиков. Можно полагать, что «завоевание» Мирового океана этой креветкой ещё не закончено.

Экологическая характеристика. Несомненно, своим успехом в расширении ареала вид обязан не только значительно развитому судоходству, но и толерантности к широкому спектру температур и солёности, а также к гипоксическим условиям. Это дополняется тем, что *P. macrodactylus* — мощный осморегулятор, благодаря чему он может жить и в пресной или почти пресной воде, как в Калифорнии, и в полностью морских условиях, как в Мар-дель-Плата [Spivak et al., 2006].

В североευропейских водах *P. macrodactylus* предпочитает солоноватые эстуарии, где живёт у портовых стенок и марин (стоянок для яхт), а также в местах скопления плавающего мусора и тростника (*Phragmites australis*). Возможно, поэтому он, как и *P. adspersus*, пока не проник в воды Калининградской области и Литвы (из-за своеобразия течений и седиментогенеза этих районов, см. выше).

Особенности жизненного цикла у вида сильно варьируют от района к району. В нативной части его ареала сезон размножения длится с середины апреля до начала октября; в Калифорнии яйценосные самки присутствуют с мая по август; в Аргентине сезон размножения приходится на южное лето — период с октября по март. Двухлетние самки откладывают яйца на плеоподы

раньше, чем однолетние. Однолетние особи откладывают менее 1000 яиц, а старшие самки — от 500 до 2800. Представители каждой возрастной группы могут продуцировать по крайней мере два поколения в год, тогда как в лабораторных контролируемых условиях они могут нереститься от пяти до девяти раз подряд.

Скорость роста у самок является наибольшей на первом году жизни со спуртом (ускорением) перед нерестом. На следующий год рост замедляется. Половые различия появляются при достижении креветкой длины 20 мм; самки растут быстрее, они крупнее самцов. Длительность жизни в водах Японии составляет два-три года. В Мар-дель-Плата креветки живут меньше, чем в нативной части ареала, что объясняется стрессовыми условиями их обитания в полносолёной воде [Ashelby et al., 2013].

В желудках *P. macrodactylus* встречаются остатки мизид, копепод, амфипод, усоногих раков (балянид), полихет, мелких двустворчатых моллюсков, личинок рыб и насекомых. Они составляют от 75 до 93 % содержимого желудков [Ashelby et al., 2013]. На этом основании вид считают всеядным, хотя ясно, что он прежде всего хищник и, возможно, хищник-собираТЕЛЬ (по [Буруковский, 2022b]).

***Palaemon serratus* (Pennant, 1777)**

(рис. 5). **Диагноз** (по [Smaldon, 1993]).

Рострум заметно изогнут вверх, его конец обычно двузубый. Дорсальные зубцы у взрослых не достигают дистальной трети рострума. Шесть или семь дорсальных зубцов и четыре-пять вентральных; два дорсальных зубца располагаются позади заднего края орбит. Карапакс с антеннальным и бранхиостегальным шипами. Антеннулы трёхветвистые; короткая ветвь наружного жгута антеннул составляет примерно 0,85 длины антеннулярного стебелька, а слившаяся часть жгутика составляет 0,20–0,25 длины длинного жгута. Наружный край стилоцерита выпуклый, но может быть слегка вогнутым; у очень крупных особей передний край стилоцерита выпуклый, апикальный шип длинный и крепкий. Скафоцерит достигает половины длины пальцев переопод 2 или дистального конца пальца у ювенильных особей; апикальный шип скафоцерита не заходит за передний край его пластинки. Максиллипеды 3 достигают половины длины скафоцерита или слегка не достигают её; экзоподит имеется. Мандибулы с трёхчленистыми пальцами. Дактилус переопод 2 равен 0,5 длины проподуса; длина меруса составляет 1,25 длины карпуса. Тельсон с двумя парами латеральных шипов.

Ареал. У берегов Британии обычен на юге, юго-западе и западе, редок на северо-востоке, хотя отдельные особи попадались у Нортумберленда. Известен у западных, юго-западных и юго-восточных берегов Ирландии [Smaldon, 1993]. Встречается в Северном море, в водах Франции — у обоих побережий полуострова Котантен и в Бискайском заливе. Отмечен у берегов Северной Испании (Галисия) и Португалии, у юго-западного побережья Испании, у Канарских островов и Мадейры. Встречается у побережья Марокко вплоть до Западной Сахары. В бассейне Средиземного моря известен почти повсеместно, зарегистрирован также в Мраморном и Чёрном морях. При этом в Чёрном море *P. serratus* довольно редок.

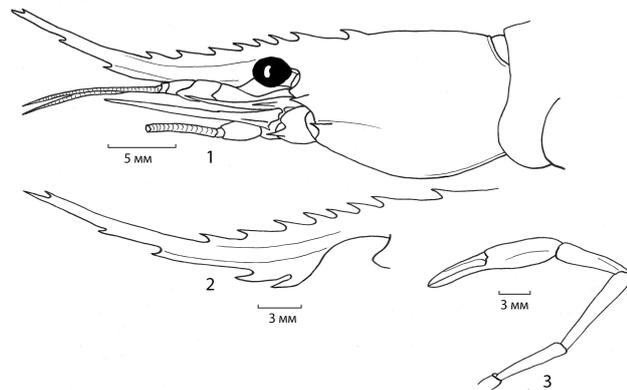


Рис. 5. *Palaemon serratus*: 1 — головогрудь, вид сбоку; 2 — рострум, вид сбоку; 3 — дистальная часть 2-й переоподы

Fig. 5. *Palaemon serratus*: 1, cephalothorax, side view; 2, rostrum, side view; 3, distal part of the 2nd pereopod

Был встречен у побережья Крыма, в Варненском озере и в Сухумском заливе [Кобякова, Долгопольская, 1969], обнаружен в подводных карстовых пещерах Западного Крыма (мыс Тарханкут) [Ковтун, Макаров, 2011].

Экологическая характеристика. Обычен у каменистых побережий, в отливных ваннах, но нередко и у среднезащищённых и не защищённых от волнения берегов, а также в сублиторали среди водорослей (в Южном Уэльсе, Англия, среди *Laminaria digitata* и *Fucus serratus* [Grenfell, 2013]) и в зарослях zostеры. Может встречаться в тех же ваннах, что и *P. elegans*, но не заходит на литораль так же далеко, как этот вид [Smaldon, 1993].

P. serratus обитает на глубинах от уреза воды до 40 м, куда уходит в зимние месяцы. Самки на этих глубинах предпочитают каменистые грунты, а самцы — илистые. В летнее время креветки мигрируют в эстуарии и там к сентябрю достигают пика численности, после уходят обратно. Причина — то, что они активно избегают вод открытого моря (слишком холодных зимой и тёплых летом). Самцы начинают первыми мигрировать как в эстуарии, так и из них [Grenfell, 2013].

Максимальная общая длина — 110 мм, обычно несколько меньше 100 мм (общая длина тела, которую данный автор почему-то измерял от заднего края орбит до заднего края шестого сегмента абдомена, а не тельсона, как это принято большинством специалистов. — *P. Б.*). Для вида характерен половой диморфизм размеров тела. Средние размеры самцов — 7,5 см, самок — 9 см. Одна из причин в том, что самцы достигают половой зрелости в возрасте 6–7 месяцев, а самки — 9–10 [Grenfell, 2013].

В водах Британии сезон размножения обычно продолжается с ноября по июнь, некоторые крупные самки несут яйца в июле, августе и сентябре [Smaldon, 1993]. В дельте реки Эбро (Западное Средиземноморье) репродуктивный сезон начинается в августе, когда на мелководьях, заросших zostерой, появляются самки со зрелыми гонадами. Однако доля яйценосных самок здесь низкая. Возможно, они откочёвывают в другие местообитания [Guerao, Ribera, 2000].

***Palaemon xiphias* Risso, 1816** (рис. 6). **Диагноз.** Передний конец рострума всегда заходит за передний край скафоцерита, его дистальная часть изогнута вверх. На роструме семь дорсальных зубцов (редко восемь или шесть), один субтерминальный и пять вентральных (редко четыре). Два задних дорсальных зубца располагаются на карапаксе позади заднего края орбит. Ветвь короткого жгута антеннулы слита примерно на $\frac{1}{5}$ её длины. Пальп мандибулы трёхчленистый. Палец клешни переопод 2 значительно длиннее ладони клешни и несколько длиннее карпуса. Бранхиостегальный зубец по расположению чуть отступает от переднего края карапакса [Lagardère, 1971; Pesta, 1918].

Ареал. Обитатель Восточной Атлантики, в том числе акваторий у Канарских островов и Мадейры. В Средиземном море известен практически повсеместно — в море Альборан и в Адриатическом, Эгейском и Ионическом морях, а также у берегов Северной Африки от Египта до Марокко. Везде, где креветка встречается, она тесно связана с зарослями морской травы,

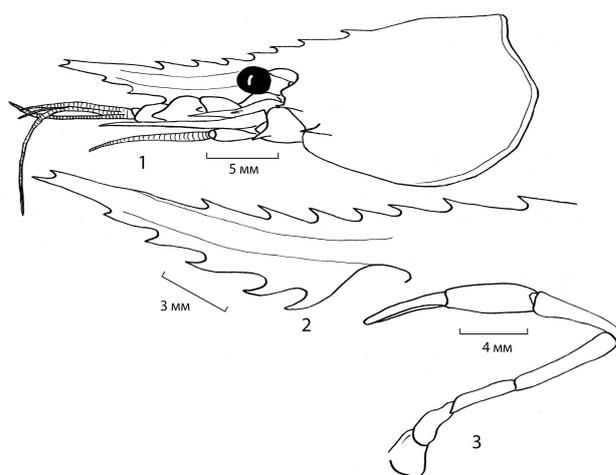


Рис. 6. *Palaemon xiphias*: 1 — головогрудь, вид сбоку; 2 — рострум, вид сбоку; 3 — 2-я пара переопод

Fig. 6. *Palaemon xiphias*: 1, cephalothorax, side view; 2, rostrum, side view; 3, the 2nd pereopods

прежде всего средиземноморской посидонии (*Posidonia oceanica*), в меньшей степени — зостеры (*Zostera marina*) и цимодоцеи (*Cymodocea nodosa*). Собственно, ареал этого вида ограничен ареалом посидонии, то есть Средиземным морем и близлежащими районами Восточной Атлантики [Посидония, 2023].

Экологическая характеристика. Посидония обычно растёт большими колониями, образуя вместе с другими морскими травами своеобразные подводные луга в морских заливах и бухтах на глубинах от литорали до 30 м, а иногда даже до 50 м. Везде, где упоминается об этих морских лугах, упоминается и *P. xiphias*. Часто вид так и называют — креветкой посидонии. В Адриатическом море он встречается на глубинах от 2 до 6 м. В данном районе вид начинает откладку яиц на плеоподы в мае-июне [Karlovac, 1969; Pesta, 1918]. Лучше всего размерный состав и репродуктивная биология *P. xiphias* были изучены в 1989–1990 гг. в западной части Средиземноморья — в заливе Альфакс недалеко от дельты Эбро (Испания) [Guerao et al., 1994]. Общая длина тела, измеренная от конца рострума до конца тельсона, составляла 21–70 мм у самок и 19–50 мм у самцов.

Рост креветки наблюдали в течение всего года; в летнее время он происходил быстрее, чем в зимнее. Половой диморфизм размерного состава прослеживался на протяжении всей жизни, с самых малых размеров. У перезимовавших особей, особенно у самок, темп роста в мае снижается, что совпадает с началом репродуктивного сезона. Уже в июне более 90 % самок с длиной тела 48–66 мм несут яйца на плеоподах. В октябре в популяции остаётся очень мало крупных самок. Между ними и следующей генерацией самок с наибольшей длиной 46 мм возникает хиазм. Тогда же завершается репродуктивный сезон. Продолжительность жизни *P. xiphias* — 14–17 месяцев. Основная часть каждой генерации появляется на свет в июле. Самки могут откладывать яйца на плеоподы от двух до пяти раз, что зависит от температуры воды. При +21 °С длительность эмбрионального развития составляет 20 дней, а при +28 °С она сокращается до 12. Количество яиц на плеоподах варьировало от 318 у самки с длиной тела 37,9 мм до 2750 у особи с длиной тела 69 мм [Guerao et al., 1994].

По составу пищи *P. xiphias* — бентофаг. В его желудках чаще всего встречаются донные высшие ракообразные (амфиподы, мизиды и изоподы), а вместе с ними, хоть и значительно реже, обнаруживаются двустворчатые и брюхоногие моллюски, полихеты и иглокожие. В каждом втором-третьем желудке отмечен детрит. Правда, наряду с ними довольно часто (в каждом третьем-четвёртом желудке) попадают веслоногие раки (не исключено, что это донные гарпактициды. — *Р. Б.*). Частота их встречаемости наиболее высока у молоди и уменьшается в 4 раза с увеличением размеров тела креветок. Это же характерно и для частоты встречаемости мизид. Прочие высшие ракообразные у более крупных особей попадают чаще. Не очень часто в желудках встречаются и растительные остатки [Guerao, 1995], роль которых резко снижается в зимний период, когда им на смену приходят преимущественно донные животные [Sitts, Knight, 1979].

ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, в европейских водах от Ботнического залива до Азовского моря в настоящее время обитают шесть видов креветок из рода *Palaemon*. Совокупность из шести объектов непросто проанализировать: для этого их относительно немного. С другой стороны, как мне кажется, стимул (или, точнее, совокупность таких стимулов) к возникновению процессов в окружающей среде для формирования современных ареалов этих видов был общим — потепление климата, что открыло дорогу европейским видам рода *Palaemon* на север, и наличие постоянных маршрутов «носителей» резервуаров для их личинок, то есть судов с их балластными водами.

Однако в результате эти шесть видов распались, условно говоря, на три группы — космополит *P. macrodactylus*, стойкий абориген средиземноморско-лузитанской зоогеографической области *P. xiphias* и четыре остальных вида, которые не могут быть отнесены ни к первой, ни ко второй группе.

Аборигенность *P. xiphias* определяется чётким внешним фактором — симбиозом с высшим растением *Posidonia oceanica*, одним из интереснейших видов морских травянистых растений (так называемых морских трав), который распространён вдоль побережья Средиземного моря и близлежащих частей Атлантического океана. Эта подводная трава обладает всеми признаками наземного растения: она имеет корни (причём очень длинные, 1,5 м, чтобы крепче удерживаться на морском дне), листья (ленты до 0,5 м), стебли (они же корни, но над песком и тоже длиной до 1,5 м), а также цветы, семена и плоды. Площадь подводных лугов посидонии только в Средиземном море занимает 3 % от площади его поверхности, то есть 75 000 км² [Посидония, 2023]. Распространение *P. xiphias* и особенности его биологии неразрывно связаны с этими подводными лугами, и наоборот: за пределами колоний посидонии данный вид палемонов неизвестен. Исходя из этого, можно заключить: пока *Posidonia oceanica* не проникнет в Чёрное море, *P. xiphias* туда не переселится. Можно полагать, что в ближайшее, обозримое время не следует ожидать пополнения фауны палемонов Чёрного моря.

Благодарность. Я признателен моему коллеге и другу профессору Михаелю Тюркаю (Michael Türkau), куратору коллекции ракообразных Зенкенбергского исследовательского института и Музея естественной истории (Франкфурт-на-Майне, Германия), ушедшему из жизни 09.09.2015. Именно благодаря его любезному приглашению в 2009 г. поработать над переопределением обширнейшей коллекции европейских креветок из рода *Palaemon*, хранящейся в руководимом им секторе, я смог написать данную статью, дополнив её материалами последних лет по этим видам. Коллекция оказалась исчерпывающе полной. В ней были все известные в европейских водах виды, собранные в гигантском географическом пространстве (акватории Средиземного моря, воды Северо-Западной Африки от Марокко до островов Зелёного Мыса, а также Северное и Балтийское моря) за много лет. Оказалось, что здесь обитают шесть видов рода, три из которых демонстрируют серьёзные расселительные потенции. Именно это послужило стимулом и основой к подготовке ключа для идентификации европейских видов рода, а также к обзору материалов об их распространении и биологии.

Я хочу поблагодарить А. В. Кулиша: он очень помог мне, прислав свои публикации и статьи коллег, которые посвящены креветкам из рода *Palaemon*, собранным им в Азовском море, и некоторые другие необходимые работы на эту же тему. Также хочу поблагодарить И. В. Довгалея, читавшего рукопись статьи и сделавшего ряд важных замечаний по её оформлению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Блащизин А. И. Типы донных осадков // *Геология Балтийского моря* / под ред. В. К. Гуделиса, Е. М. Емельянова. Вильнюс : Моклас, 1976. С. 187–213. [Blashchizhin A. I. Typy donnykh osadkov. In: *Geologiya Baltiiskogo morya* / V. K. Gudelis, E. M. Emel'yanov (Eds). Vilnius : Mosklas, 1976, pp. 187–213. (in Russ.)]
2. Буруковский Р. Н. О питании креветки *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Decapoda, Palaemonidae) в Вислинском заливе // *Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология*. 2012. Т. 5, № 2. С. 151–159. [Burukovsky R. N. On *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Decapoda, Palaemonidae) nutrition in Vistula Lagoon. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2012, vol. 5, no. 2, pp. 151–159. (in Russ.)]
3. Буруковский Р. Н. Состав пищи креветки *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 (Crustacea Decapoda, Palaemonidae) в Каркинитском заливе Чёрного моря в сентябре 2016 г. // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 1. С. 12–23. [Burukovsky R. N. Food composition of the shrimp *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 (Crustacea Decapoda, Palaemonidae) in Karkinitzky Bay of the Black Sea

- in September 2016. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 1, pp. 12–23. (in Russ.). <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.02>
4. Буруковский Р. Н. *Креветки: состав пищи и пищевые взаимоотношения*. Санкт-Петербург : Проспект науки, 2022a. 568 с. [Burukovsky R. N. *Shrimps: Food and Trophic Relationships*. Saint Petersburg : Prospekt nauki, 2022a, 568 p. (in Russ.)]
 5. Буруковский Р. Н. О составе пищи и типе питания краба *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Decapoda, Crustacea, Panopeidae) Вислинского залива по материалам сборов 2010–2013 гг. // *Балтийский морской форум* : материалы X Международного Балтийского морского форума. В 7 томах. Т. 3. Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоёмов : X Национальная научная конференция. Калининград : Изд-во БГАРФ, 2022b. С. 53–60. [Burukovsky R. N. On the composition of food and type of feeding of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Decapoda, Crustacea, Panopeidae) from the Vistula Lagoon in 2010–2013. In: *Baltiiskii morskoi forum* : materialy X Mezhdunarodnogo Baltiskogo morskogo foruma. In 7 vols. Vol. 3. Vodnyye bioresursy, akvakul'tura i ekologiya vodoemov : X natsional'naya nauchnaya konferentsiya. Kaliningrad : Izd-vo BGARF, 2022b, pp. 53–60. (in Russ.)]
 6. Виноградов Л. Г. Отряд Десятиногие. Декапода // *Атлас беспозвоночных Каспийского моря*. Москва : Пищевая промышленность, 1968. С. 291–300. [Vinogradov L. G. Order Decapoda. In: *Atlas bespozvonochnykh Kaspiiskogo morya*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1968, pp. 291–300. (in Russ.)]
 7. Губарева И. Ю., Парфенова Я. В., Ковалева О. Н. Анализ видового разнообразия водных и прибрежно-водных растений Калининградской области // *Гидробиотаника-2005* : материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам, п. Борок, 11–16 октября 2005 г. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2006. С. 239–242. [Gubareva I. Yu., Parfenova Ya. V., Kovaleva O. N. Analiz vidovogo raznoobraziya vodnykh i pribrezhno-vodnykh rastenii Kaliningradskoi oblasti. In: *Hydrobotany-2005* : proceedings of the VI All-Russian workshop-conference on aquatic macrophytes, Borok, 11–16 October, 2005. Rybinsk : Rybinsk Print House, 2006, pp. 239–242. (in Russ.)]
 8. Евченко О. В., Замятина Е. А., Семик А. М., Шляхов В. А. Состояние запасов и промысла креветок (род *Palaemon*) и брюхоногого моллюска рапаны (*Rapana venosa*) в водах Чёрного моря и Керченского пролива, прилегающих к Крыму // *Промысловые беспозвоночные* : сборник материалов 8-й Всероссийской конференции, 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* : sbornik materialov 8-i Vserossiiskoi konferentsii, 2–5 September, 2015. Kaliningrad : Izd-vo KGTU, 2015, pp. 115–118. (in Russ.)]
 9. Китайский мохнаторукий краб // *Википедия* : [сайт]. [Kitaiskii mokhnatorukii krab. In: *Wikipedia* : [site]. (in Russ.)]. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Китайский_мохнаторукий_краб [accessed: 05.06.2023].
 10. Кобякова З. И., Долгопольская М. А. Отряд десятиногие – Декапода // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1969. Т. 2. С. 270–306. [Kobyakova Z. I., Dolgopol'skaya M. A. Otryad desyatinogie – Decapoda. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kyiv : Naukova dumka, 1969, vol. 2, pp. 270–306. (in Russ.)]
 11. Ковтун О. А., Макаров Ю. Н. Особенности биологии и морфологии редкой черноморской креветки *Palaemon serratus* Pennant, 1777 (Decapoda: Palaemonidae) из подводных пещер полуострова Тарханкут (Западный Крым) // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 3. С. 26–31. [Kovtun O. A., Makarov Y. N. The features of biology and morphology of a rare Black Sea shrimp *Palaemon serratus* Pennant, 1777 (Decapoda: Caridea, Palaemonidae) from karstic grottoes and underwater caves of Tarkhankut Peninsula (Western Crimea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 3, pp. 26–31. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1168>
 12. Кулиш А. В. Идентификация видов креветок рода *Palaemon* Weber, 1795 Чёрного и Азовского морей // *Влияние изменения климата*

- на биологическое разнообразие и распространение вирусных инфекций в Евразии : материалы XXIII Международной научной конференции с элементами школы для молодых учёных, посвящённой 90-летию Дагестанского государственного университета, Махачкала, 15–16 октября 2021 г. Махачкала : АЛЕФ, 2021. С. 407–411. [Kulich A. V. Identifikatsiya vidov krevetok roda *Palaemon* Weber, 1795 Chernogo i Azovskogo morei. In: *Vliyanie izmeneniya klimata na biologicheskoe raznoobrazie i rasprostranenie virusnykh infektsii v Evrazii* : materialy XXIII Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii s elementami shkoly dlya molodykh uchenykh, posvyashchenoi 90-letiyu Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta, Makhachkala, 15–16 October, 2021. Makhachkala : ALEF, 2021, pp. 407–411. (in Russ.)]
13. Кулиш А. В., Саенко Е. М., Марушко Е. А., Левинцова Д. М. Видовое разнообразие, размерно-весовой состав и распределение креветок рода *Palaemon* Weber, 1795 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) в Керченском проливе (Азовское море) // *Водные биоресурсы и аквакультура Юга России* : материалы Всероссийской научно-практической конференции, приуроченной к 20-летию открытия в Кубанском государственном университете направления подготовки «Водные биоресурсы и аквакультура», Краснодар, 17–19 мая 2018 г. Краснодар : Кубанский государственный университет, 2018. С. 138–142. [Kulich A. V., Saenko E. M., Marushko E. A., Levintsova D. M. Vidovoe raznoobrazie, razmerno-vesovoi sostav i raspredelenie krevetok roda *Palaemon* Weber, 1795 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) v Kerchenskom prolive (Azovskoe more). In: *Vodnye bioresursy i akvakul'tura Yuga Rossii* : materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, priurochennoi k 20-letiyu otkrytiya v Kubanskom gosudarstvennom universitete napravleniya podgotovki "Vodnye bioresursy i akvakul'tura", Krasnodar, 17–19 May, 2018. Krasnodar : Kubanskii gosudarstvennyi universitet, 2018, pp. 138–142. (in Russ.)]
14. Марин И. Н. *Малый атлас десятиногих ракообразных России*. Москва : Тов-во научных изданий КМК, 2013. 145 с. [Marin I. N. *Atlas of Decapod Crustaceans of Russia*. Moscow : KMK Scientific Press, 2013, 145 p. (in Russ.)]
15. Матишов Г. Г., Шохин И. В., Булышева Н. И., Коваленко М. В. Экспансия восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) в Азово-Донском бассейне // *Российский журнал биологических инвазий*. 2022. Т. 15, № 3. С. 108–113. [Matishov G. G., Shokhin I. V., Bulysheva N. I., Kovalenko M. V. Expansion of Oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in the Azov–Don Basin. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2022, vol. 15, no. 3, pp. 108–113. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-3-108-113>
16. Плотников И. С. *Фауна свободноживущих беспозвоночных Аральского моря и её многолетние изменения под влиянием антропогенных факторов* : дис. ... д-ра биол. наук : 1.5.12 / РАН, Зоологический институт. Санкт-Петербург, 2021. 310 с. [Plotnikov I. S. *Fauna svobodnozhivushchikh bespozvonochnykh Aral'skogo morya i ee mnogoletnie izmeneniya pod vliyaniem antropogennykh faktorov* / RAS, Zoological Institute. [dissertation]. Saint Petersburg, 2021, 310 p. (in Russ.)]
17. Посидония // *Википедия* : [сайт]. [Posidoniya. In: *Wikipedia* : [site]. (in Russ.)]. URL: <https://ru.wikipedia.org/wiki/Посидония> [accessed: 29.01.2023].
18. Статкевич С. В. *Palaemon longirostris* (Decapoda: Caridea) – чужеродный вид в Российском секторе Чёрного моря // *Российский журнал биологических инвазий*. 2019. Т. 12, № 2. С. 87–91. [Statkevich S. V. *Palaemon longirostris* (Decapoda, Caridea) is an alien species in the Russian sector of the Black Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2019, vol. 12, no. 2, pp. 87–91. (in Russ.)]
19. Тимофеев В. А., Симакова У. В., Спиридонов В. А. Первая находка восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea: Decapoda, Palaemonidae) в территориальных водах России в Черноморско-Азовском бассейне // *Российский журнал биологических инвазий*. 2019. Т. 12, № 1. С. 110–119. [Timofeev V. A., Simakova U. V., Spiridonov V. A. The first finding of the Oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea: Decapoda, Palaemonidae) in the territorial waters of Russia in the Azov–Black Sea

- Basin. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2019, vol. 12, no. 1, pp. 110–119. (in Russ.)]
20. Цигвинцев С. В. О биологии креветки *Palaemon elegans* в водах Калининградского залива // *Проблемы ихтиопатологии и гидробиологии. Первые шаги в науке* : сборник магистерских и аспирантских научных работ. Калининград : Изд-во ФГОУ ВПО «КГТУ», 2008. С. 180–201. [Tsigvintsev S. V. O biologii krevetki *Palaemon elegans* v vodakh Kaliningradskogo zaliva. In: *Problemy ikhtiopatologii i gidrobiologii. Pervye shagi v nauke* : sbornik masterskikh i aspirantskikh nauchnykh rabot. Kaliningrad : Izd-vo FGOU VPO “KGTU”, 2008, pp. 180–201. (in Russ.)]
 21. Aklehnovich A., Razlutskiy V. Distribution and spread of spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in Belarus. *BioInvasions Records*, 2013, vol. 2, iss. 3, pp. 221–225. <https://doi.org/10.3391/bir.2013.2.3.08>
 22. Ashelby C. W. *Palaemon vicinus* spec. nov. (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), a new species of caridean shrimp from the tropical eastern Atlantic. *Zoologische Mededelingen*, 2009, vol. 83, iss. 27, pp. 825–839.
 23. Ashelby C. W., De Grave S., Johnson M. L. The global invader *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Palaemonidae): An interrogation of records and a synthesis of data. *Crustaceana*, 2013, vol. 86, iss. 5, pp. 594–624. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003203>
 24. Baba K., Hayashi K.-I., Toriyama M. *Decapod Crustaceans from Continental Shelf and Slope Around Japan*. Tokyo : Tosho Printing Co., Ltd., 1986, 336 p. (Japan Fisheries Resource Conservation Association).
 25. Vacevičius E., Gasiūnaitė Z. R. Two crab species – Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* Edw.) and mud crab (*Rhithropanopeus harrisi* (Gould) ssp. *tridentatus* (Maitland) in the Lithuanian coastal waters, Baltic Sea. *Transitional Waters Bulletin*, 2008, vol. 2, iss. 2, pp. 63–68. <https://doi.org/10.1285/i1825229Xv2n2p63>
 26. Béguyer M., Bergé J., Girardin M., Boët P. Reproductive biology of *Palaemon longirostris* (Decapoda: Palaemonidae) from Gironde estuary (France), with a comparison with other European populations. *Journal of Crustacean Biology*, 2010, vol. 30, iss. 2, pp. 175–185. <https://doi.org/10.1651/09-3153.1>
 27. Béguyer M. La crevette blanche (*Palaemon longirostris*). In: *Inventaire national du Patrimoine naturel / Muséum national d'Histoire naturelle* : [site]. 2010. URL: <https://inpn.mnhn.fr/docs-web/docs/download/440958> [accessed: 08.04.2023].
 28. Berglund A. *Population Biology of Two Palaemon Prawn Species in Western Europe*. [doctoral thesis]. Uppsala : Acta Universitatis Upsaliensis, 1983, 24 p. (Abstracts of Uppsala dissertations from the Faculty of Science ; 670).
 29. Bilgin S., Samsun O. Fecundity and egg size of three shrimp species, *Crangon crangon*, *Palaemon adspersus*, and *Palaemon elegans* (Crustacea: Decapoda: Caridea), off Sinop Peninsula (Turkey) in the Black Sea. *Turkish Journal of Zoology*, 2006, vol. 30, no. 4, pp. 413–421.
 30. Borcea L. Nouvelles observations sur la faune côtière du littoral Roumain de la mer Noire. *Annales scientifiques de l'Université de Jassy*, 1929, vol. 15, pp. 287–298.
 31. Cartaxana A. Morphometric and molecular analyses for populations of *Palaemon longirostris* and *Palaemon garciacidi* (Crustacea, Palaemonidae): Evidence for a single species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, vol. 154, pp. 194–214. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.12.045>
 32. Caspers H. Quantitative Untersuchungen über die Bodentierwelt des Schwarzen Meeres in bulgarischen Küstenbereich. *Archiv für Hydrobiologie*, 1951, Bd 45, 192 S.
 33. Cavarro F., Zucchetta M., Franzoi P. First record of adult specimens of the Oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in the Venice Lagoon (north Adriatic Sea, Italy). *BioInvasions Records*, 2014, vol. 3, iss. 4, pp. 269–273. <https://doi.org/10.3391/bir.2014.3.4.08>
 34. Chace F. A., Jr., Bruce A. J. *The Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition 1907–1910, Part 6: Superfamily Palaemonoidea*. Washington, D. C. : Smithsonian Institution Press, 1993, 152 p. (Smithsonian Contributions to Zoology ; no. 543). <https://doi.org/10.5479/si.00810282.543>
 35. Chan N.-Y., Yu H.-P. Studies on the shrimps of the genus *Palaemon* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from Taiwan. *Journal of Taiwan Museum*, 1985, vol. 38, no. 1, pp. 119–127.
 36. 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, vol. 85, iss. 9, pp. 195–588.
37. D'Udekem d'Acoz C. *Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord 25°N*. Paris : Muséum national d'Histoire naturelle, 1999, 383 p. (Patrimoines naturels ; 40).
38. D'Udekem d'Acoz C., Faasse M., Dumolin E., De Blauwe H. Occurrence of the Asian shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902, in the Southern Bight of the North Sea, with a key to the Palaemonidae of North-West Europe (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Nederlandse Faunistische Mededelingen*, 2005, vol. 22, pp. 95–111.
39. Figueras A. Alimentación de *Palaemon adspersus* (Rathke, 1837) y *Palaemon serratus* (Pennant, 1777) (Decapoda: Natantia) en la Ria de Vigo (N. O. España). *Cahiers de Biologie Marine*, 1986, vol. 27, no. 1, pp. 77–90. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.E1D67DF4>
40. Fransen C. *Palaemon elegans* Rathke, 1836. In: WoRMS. *World Register of Marine Species* : [site]. 2023. URL: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=107614> [accessed: 14.08.2023].
41. González-Ortegón E., Cuesta J. A., Schubart C. D. First report of the Oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from German waters. *Helgoland Marine Research*, 2006, vol. 61, pp. 67–69. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0048-1>
42. Grenfell C. *Variations in the Abundance and Spatial Distribution of Palaemon serratus (Decapoda: Palaemonidae) in the Littoral Zone of South Wales*. MSc thesis / Bangor University. Bangor, 2013, 59 p. (Bangor University, Fisheries and Conservation Report ; no. 27).
43. Guerao G. Feeding habits of the prawns *Procambarus edulis* and *Palaemon adspersus* (Crustacea, Decapoda, Caridea) in the Alfacs Bay, Ebro Delta (NW Mediterranean). *Miscellanea Zoologica*, 1993–1994, vol. 17, pp. 115–122.
44. Guerao G. Locomotor activity patterns and feeding habits in the prawn *Palaemon xiphias* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) in Alfacs Bay, Ebro Delta (northwest Mediterranean). *Marine Biology*, 1995, vol. 122, iss. 1, pp. 115–119. <https://doi.org/10.1007/BF00349284>
45. Guerao G., Pérez-Baquera J., Ribera C. Growth and reproductive biology of *Palaemon xiphias* Risso, 1816 (Decapoda: Caridea: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology*, 1994, vol. 14, iss. 2, pp. 280–288. <https://doi.org/10.1163/193724094X00272>
46. Guerao G., Ribera C. Population characteristics of the prawn *Palaemon serratus* (Decapoda, Palaemonidae) in a shallow Mediterranean Bay. *Crustaceana*, 2000, vol. 73, iss. 4, pp. 459–468. <https://doi.org/10.1163/156854000504543>
47. Gutu M. Recent changes in the decapod fauna of Romanian Black Sea littoral. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 1980, vol. 21, pp. 103–109.
48. Inyang N. M. Effects of some environmental factors on growth and food consumption of the Baltic palaemonid shrimp, *Palaemon adspersus* var. *fabricii* (Rathke). *Meeresforschung*, 1977/78a, Bd 26, S. 30–41. https://doi.org/10.2312/meeresforschung_26_30-41
49. Inyang N. M. Notes on food of the Baltic palaemonid shrimp, *Palaemon adspersus* var. *fabricii* (Rathke). *Meeresforschung*, 1977/78b, Bd 26, S. 42–46. https://doi.org/10.2312/meeresforschung_26_42-46
50. Janas U. Distribution and individual characteristics of the prawn *Palaemon elegans* (Crustacea, Decapoda) from the Gulf of Gdansk and the Dead Vistula River. *Oceanological & Hydrobiological Studies*, 2005, vol. 34, suppl. 1, pp. 83–91.
51. Janas U., Mańkucka A. Body size and reproductive traits of *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Crustacea, Decapoda), a recent colonizer of the Baltic Sea. *Oceanological & Hydrobiological Studies*, 2010, vol. 39, iss. 2, pp. 3–24. <https://doi.org/10.2478/v10009-010-0016-6>
52. Karlovac O. Prilog poznavanju faune rakova desetonožaca u priobalnim vodama srednjeg Jadrana. I. Decapoda Natantia. In: *Pomorski zbornik*. Zadar, Jugoslavije, 1969, knjiga 7, s. 967–974.
53. Katajisto T., Kotta J., Lehtiniemi M., Malavin S. A., Panov V. E. *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Caridea: Palaemonidae) established in the Gulf of Finland. *BioInvasions Records*, 2013, vol. 2, iss. 2, pp. 125–132. <https://doi.org/10.3391/bir.2013.2.2.05>

54. Klaoudatos S., Tsevis N. Biological observations on *Palaemon adspersus* (Rathke) at Messolonghi lagoon. *Thalassographica*, 1987, vol. 10, no. 1, pp. 73–88.
55. 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/mmnz.19890650102>
56. 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.
57. 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>
58. Laurent P. J. Introductions d'écrevisses en France et dans le monde, historique et conséquences. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 1997, no. 344–345, pp. 345–356. <https://doi.org/10.1051/kmae:1997034>
59. Martin J. W., Davis G. E. *An Updated Classification of the Recent Crustacea*. Los Angeles : Natural History Museum of Los Angeles County, 2001, 124 p. (Science Series ; no. 39).
60. McLaughlin P. A. *Comparative Morphology of Recent Crustacea*. San Francisco : W. H. Freeman & Co., 1980, 177 p.
61. Micu D., Niță V. First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Caridea: Palaemonoidea: Palaemonidae) from the Black Sea. *Aquatic Invasions*, 2009, vol. 4, iss. 4, pp. 597–604. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.4.5>
62. Olenin S. *Invasive Aquatic Species in the Baltic States*. Klaipeda : Klaipeda University ; Coastal Research and Planning Institute, 2005, 42 p.
63. Pesta O. *Die Decapodenfauna der Adria : Versuch einer Monographie*. Leipzig, 1918, 500 S. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.16144>
64. Raykov V. S., Lepage M., Perez Dominguez R. First record of oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in Varna Lake, Bulgaria. *Aquatic Invasions*, 2010, vol. 5, suppl. 1, pp. 91–95. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.S1.019>
65. Schaffmeister B. E., Hiddink J. G., Wolff W. J. Habitat use of shrimps in the intertidal and shallow subtidal seagrass beds of the tropical Banc d'Arguin, Mauritania. *Journal of Sea Research*, 2006, vol. 55, iss. 3, pp. 230–243. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2005.10.003>
66. Sezgin M., Aydemir E., Suat Ateş A., Katağan T., Özcan T. On the presence of the non-native estuarine shrimp, *Palaemon longirostris* H. Milne-Edwards, 1837 (Decapoda, Caridea), in the Black Sea. *Aquatic Invasions*, 2007, vol. 2, iss. 4, pp. 464–465. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.4.21>
67. Sitts R. M., Knight A. W. Predation by the estuarine shrimps *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun. *The Biological Bulletin*, 1979, vol. 156, no. 3, pp. 356–368. <https://doi.org/10.2307/1540923>
68. Smaldon G. *Coastal Shrimps and Prawns. Key and Notes for Identification of the Species* / R. S. K. Barnes, J. H. Crothers (Eds) ; 2nd ed., rev. and enl. Shrewsbury, UK : Field Studies Council, 1993, 142 p. (Synopsis of the British Fauna. New series ; no. 15).
69. Spivak E. D., Boschi E. E., Martorelli S. R. Presence of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in Mar del Plata harbor, Argentina: First record from southwestern Atlantic waters. *Biological Invasions*, 2006, vol. 8, iss. 4, pp. 673–676. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-2063-6>
70. Turoboyski K. Biology and ecology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. *tridentatus*. *Marine Biology*, 1973, vol. 23, iss. 4, pp. 303–313. <https://doi.org/10.1007/BF00389338>
71. Warkentine B. E., Rachlin J. W. The first record of *Palaemon macrodactylus* (Oriental shrimp) from the eastern coast of North America. *North-eastern Naturalist*, 2010, vol. 17, no. 1, pp. 91–102. <https://doi.org/10.1656/045.017.0107>
72. Westman K. Alien crayfish in Europe: Negative and positive impacts and interactions with native crayfish. In: *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management* / E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin (Eds). Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 2003, pp. 76–95. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_9
73. Wiktor K., Skóra K., Wołowicz M., Węstawski M. Zasoby skorupiaków przydennych w przybrzeżnych wodach zatoki Gdańskiej. *Zeszyty*

- naukowe wydziału biologii i nauk o ziemi. Oceanografia*, 1980, no. 7, s. 135–160.
74. Williams A. B. *Shrimps, Lobsters, and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Washington, D. C. : Smithsonian Institution Press, 1984, 549 p.
75. Zariquiey Álvarez R. *Crustáceos Decápodos Ibéricos*. Barcelona : Impresta Juvenit, 1968, 510 p. (Investigacion Pesquera ; vol. 32).
76. *Zooplankton and Micronekton of the North Sea 2.0* / van Couwelaar M. (Composer) : [site]. 2023. URL: https://ns-zooplankton.linnaeus.naturalis.nl/linnaeus_ng/app/views/introduction/topic.php?id=3438 [accessed: 20.02.2023].

SHRIMPS OF THE GENUS *PALAEEMON* (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEMONIDAE) OF THE EUROPEAN SEAS

R. Burukovsky

Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Russian Federation

E-mail: burukovsky@klgtu.ru

Shrimps of the genus *Palaemon* (the family Palaemonidae) are among the most active invasive shrimps. To date, six species from this genus inhabit the shelf of seas washing Europe from the Gulf of Bothnia in the north to the Don River mouth in the southeast. Due to global warming and enhanced development of shipping which facilitated the transfer of larvae of these shrimps with ballast water, five out of six species significantly expanded their ranges in a historically short period of time. One of them, *Palaemon macrodactylus*, that was a south-boreal Western Pacific species, became a cosmopolitan. Only *Palaemon xiphias*, a symbiont of a seagrass *Posidonia oceanica*, has preserved its classic Mediterranean–Lusitanian range. The article provides data on the morphology of each of six species and the identification key. Also, the paper describes the history of the formation of new ranges, size composition, features of reproductive biology, and food composition of each species.

Keywords: shrimps, *Palaemon*, invasion, range, European seas, Black Sea