

УДК 595.384.12

О ПИТАНИИ КРЕВЕТКИ *CRANGON CRANGON*
(DECAPODA, CRANGONIDAE) В КАНДАЛАКШСКОМ ЗАЛИВЕ
БЕЛОГО МОРЯ В ИЮЛЕ И СЕНТЯБРЕ 2004 Г.

Р.Н. Буруковский, А.В. Трунова
(Калининградский государственный технический университет,
г. Калининград)

ON THE FEEDING OF SHRIMP *CRANGON CRANGON*
(DECAPODA, CRANGONIDAE) IN KANDALAKSHA GULF (WHITE SEA)
IN JULY AND SEPTEMBER, 2004

R.N. Burukovsky, A.V. Trunova
(Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad)

Gut content was analyzed in 814 specimens of common sand shrimp (*Crangon crangon* L.) in the Kandalaksha Bay (White Sea) in July and September, 2004. The following items have been recorded: sand particles, detritus, plant remains, unidentified animal remains and animal remains which are identifiable at least to phylum (e.g. Nemertini). Sand particles were present in nearly all examined guts and are supposed to form a quasi gastric mill because the real gastric mill is lacking in *Crangon*. Plant material was in 42.7% of studied guts but usually comprised less than 10% of the food lump. Most of gut content indicate predominately predatory habit of *Crangon crangon*. Harpacticoids and polychaets were most common prey items with frequency of occurrence 46.5 and 31.8 per cent respectively. They were followed by bivalves and nematodes (27.7 and 23.8 per cent respectively). With regard to volume, harpacticoids were also dominant, followed by bivalves, amphipods, terrestrial arthropods, polychaets, chironomid larvae and gastropods. However, there was considerable variation in diet composition of sand shrimp in relation to tidal phases, areas and age groups. A preliminary analysis indicate that juveniles behave as rather passive foragers, the young specimens with morphologically identifiable sex become predators-collectors while large (9 mm and greater length) sand shrimps are active predators. The presence of detritus and particular items (i.e. terrestrial insects) also indicates considerable contribution of detritophagy and necrophagy during entire life cycle.

Данное исследование проводилось в рамках проекта INTAS 51-5458 «Популяционная и трофическая биология *Crangon allmanni*» (координатор Михаэль Тюркай, Институт Зенкенберга, Франкфурт на Майне). Партнеры проекта — лаборатория экологии прибрежных донных сообществ ИО РАН, кафедра зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ, отделение геофизики геологического факультета МГУ, кафедра гидробиологии и ихтиопатологии Калининградского государственного технического университета (КГТУ), Институт береговых исследований и планирования Клайпедского университета).

Креветка *C. crangon* — обычный обитатель верхней части шельфа Восточной Атлантики. Здесь она встречается от Белого и Баренцева морей на севере (Кузнецов, 1964) и до берегов Марокко на юге. Самые южные находки — в бухте Пу-

эрто Кансадо (28°05' с.ш., 12°30' з.д.) [Lagardire, 1971]. Встречается во всех североевропейских морях [Walker, 1892; Wollebaek, 1908; Thurston, 1970; Hayward P.J., Ryland J.S., 1990; Kuhn, Gosselck, 1989]. Известна в Средиземном [Zariquiey Alvarez, 1968; Georgiades, Georgiades, 1974; Crivelli A.J., 1982], Мраморном [Geldiay, Kocatae, 1968] и Черном морях [Чернявский, 1884; Vorsea, 1929; Caspers, 1951; Gutu, 1980; Гринцов с соавт., 2004]. Это обитатель илистых и илисто-песчаных грунтов на глубинах до 120 м, но преимущественно от уреза воды и до 50 м. В водах Северного моря *S. crangon* – объект многосотлетнего традиционного прибрежного промысла. Ее вылов здесь достигал почти 40 тыс. т., в настоящее время (последние данные – 2002 г.) составляя 32,9 тыс. т [FAO Yearbook Fishery Statistics, 2004].

Исследования этого вида имеют более чем вековую историю. И в первом же серьезном описании биологии *S. crangon* [Ehrenbaum E., 1890] содержалась информация о питании этого вида. Позднее исчерпывающее описание состава пищи и пищевого поведения *S. crangon*, а также обзор предшествовавших его работе исследований дал Плагманн [Plagmann, 1942]. Но эти работы были посвящены креветкам, собранным на ваттах Северного моря, в районах интенсивного промысла данного вида. Что касается Белого моря, то не только о питании, даже о биологии *S. crangon* в этом водоеме почти ничего не известно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в Кандалакшском заливе Белого моря, в районе с координатами 66°21'–66°31' с.ш., 33°06'–33°35' в.д., на верхней сублиторали во время отлива. Конкретные места сбора материала были приурочены к песчаным или илисто-песчаным участкам сублиторали о-ва Оленевский, губы Медвежья (мыс Картеш) – с 13 по 19 июля 2004 г., и губы Черная (северо-западнее дайвинг-центра «Полярный круг» в деревне Нильма) – в сентябре 2004 г. У острова Оленевский материал собирался дважды: утром (13.07.2004 с 9.15 до 11.00) и вечером (15.07. с 18.40 до 20.30). В остальных местах материал был собран в первую половину дня. Глубина лова – от уреза воды до 2 м, преимущественно 0,5–1 м. Орудия лова – гидробиологический сачок с диаметром устья 0,5 м, размер ячеи 5 мм, а также невод длиной 9 м, высотой 1,5 м, с ячеей 10 мм.

Выловленные креветки были зафиксированы 4%-ным формалином и позднее подвергнуты биологическому анализу, в процессе которого их желудки изымались и перефиксировались для последующего вскрытия. Были исследованы 810 креветок. Пища обнаружена в 532 желудках, из них 197 оказались полными. В состав биологического анализа [Буруковский, 1992] входили: измерение, взвешивание, определение пола, стадии зрелости гонад у самок по пятибалльной шкале, взвешивание гонад и кладок, измерение диаметра яиц (среднее от измерения 10 произвольно взятых яиц из кладки), подсчет числа яиц в кладке (абсолютная реализованная индивидуальная плодовитость), определялась стадия развития эмбриона в яйце по пятибалльной шкале. Измерение производилось от конца рострума до заднего края карапакса посередине спинной стороны с точностью до 0,1 мм с помощью окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа МБС-9. У 100 экземпляров параллельно была измерена общая длина от конца рострума до конца тельсона. Зависимость между длиной карапакса и общей длиной аппроксимируется прямой линией, то есть между ними существует линейная зависимость в виде следующей формулы:

$$y = 0,2331x + 0,0037.$$

Это позволяет ввести коэффициент пересчета. Он равен приблизительно 4,35. Взвешивание креветок производилось на электронных весах SPU (SOUT

PRO-200) с точностью до 0,01 г, а гонад и кладок — на торсионных весах ВТ с точностью до 0,005 г.

При исследовании содержимого желудков была использована методика Буруковского [Буруковский, Фроерман, 1970; Буруковский, 1985]. Пищевой комок помещали в каплю воды на чашке Петри. В неполных желудках (баллы наполнения 1 и 2) определялся лишь состав съеденного. В полных желудках визуально оценивалась доля основных объектов пищевого комка с точностью до 10%. Пищевые и не пищевые объекты, составляющие менее 10% от объема пищевого комка, просто перечислялись. По результатам этого подсчитывались частота встречаемости (процент встреч данного компонента пищи от общего числа исследованных желудков с пищей), коэффициент Фроермана (среднее количество пищевых объектов в желудке без учета песка, детрита и растительных остатков; как будет показано ниже, эти три компонента не служат объектом охоты креветки, а K_{ϕ} — один из показателей, позволяющий судить о способе охоты данного гидробионта), а также по данным, полученным при анализе полных желудков, рассчитывались реконструированный усредненный (виртуальный) пищевой комок (то есть средняя доля каждого пищевого объекта в объеме пищевого комка, выраженная в процентах: Буруковский, 1985) и частота доминирования [Тарвердиева, 1979]. Последний показатель представляет частоту встречаемости полных желудков, в которых одна из жертв занимает 60% и более от объема пищевого комка. Терминология, характеризующая способы охоты креветок, по Буруковскому [1985].

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Общая характеристика компонентов пищевого комка

Все встреченные в желудках креветки *C. crangon* объекты можно разбить на следующие группы: песчинки, детрит, остатки растительного происхождения, неопределимые остатки животного происхождения и, наконец, остатки животных, чей таксономический статус можно определить хотя бы до типа (например, Nemertini), класса (Ostracoda) или отряда (Amphipoda).

Песчинки присутствовали почти в каждом из исследованных желудков. Размеры песчинок варьировали от 0,03 до 1,5 мм, а их количество в одном желудке — от величин порядка десятка до сотен. У некоторых мелких особей с полными пищей желудками песчинки буквально просвечивали сквозь его тонкую стенку, растянутую расpirающими его песчинками. У одной особи с длиной карапакса 6 мм в битком набитом желудке выделялась среди прочих одна песчинка размерами 1,5×0,7 мм. Она казалась глыбой по отношению к другим песчинкам, меньшим ее почти в 10 раз. Следует учитывать, что длина жевательного желудка у этой креветки не превышала 3, а высота 1,5–1,7 мм.

Средняя частота встречаемости песка почти равна 90% (табл. 1). В полупустых желудках эта величина достигает почти 100%, тогда как в полных песок встречается несколько реже. Доля песка в объеме пищевого комка варьирует от пробы к пробе от примерно 16% (15,9% — у о-ва Оленевский в вечернее время: табл. 2) до почти трети его объема (30, 5% — в губе Медвежьей: табл. 3), в среднем составляя пятую часть (22,0%) виртуального пищевого комка.

Детритом мы называем бесструктурную массу, как правило, серовато-коричневого или черного цвета. Она имеет хлопьевидное строение и хорошо отличается от собственно неорганического осадка, который в небольших количествах встречался в желудках в тех случаях, когда в нем присутствовали остатки седентарных полихет. Обычно более или менее большое количество детрита в пищевом комке имеет рыхлую консистенцию. Эта масса разваливается под нажимом препаровальной иголки. Иногда же комок детрита с трудом поддается дроблению. Можно предположить в таком случае, что он был пропитан какой-то жидко-

стью, богатой органикой, которая коагулировала под воздействием формалина. К детриту мы относим в данном случае также своеобразные катышки, вероятно, фекальные pellets копепод. Отдельно их мы не учитывали.

Таблица 1. Состав пищи креветки *Crangon crangon* у Карельского берега Белого моря (13–19.07.2004). Средневзвешенная сумма

Table 1. Food composition of *Crangon crangon* sampled in the coastal waters of the Cola Peninsula; White Sea (13–19.07.2004)

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, по 60%
Детрит	72,2	19,7	7,1
Haracticoida	46,5	15,4	13,7
Растительные остатки	42,7	1,8	—
Полихеты	31,8	5,1	1,5
Bivalvia	27,7	9,0	5,1
Нематода	23,8	2,5	1,0
Личинки хирономид	18,4	3,9	2,5
Gastropoda	15,0	3,5	0,5
Амфинода	12,8	6,9	3,0
Икринки	7,0	0,1	—
Изопода	6,8	0,3	—
Взрослое насекомое	4,4	1,0	0,5
Клещи и их личинки	5,2	0,2	—
Фораминифера	3,2	—	—
Гидроидные полины	3,1	0,1	—
Остракода	2,3	—	—
Мизида	1,4	0,5	—
Немертина (?)	1,2	0,1	—
Кумовые раки	1,2	0,2	—
Щетинкочелюстные	1,0	—	—
Личинка Diptera	0,9	0,2	—
Усоногие раки	0,6	0,5	—
Танаидацеа	0,3	—	—
Кладка букцинума	0,2	0,1	—
Пантонода	0,2	0,05	—
Аскон (?)	0,1	—	—
Неопред. остатки	16,1	6,2	4,5
Песок	89,8	22,0	11,7
Спикулы губок	0,9	—	—
Скелет иглокожих	0,2	—	—
<i>Всего желудков</i>	532	197	
Козф. Фроермана	2,31		

Растительные остатки хорошо идентифицируются по своеобразной клеточной структуре и представлены прежде всего обрывками нитчатых водорослей. Остатки высших растений попадают очень редко. Время от времени попадались раковины диатомовых водорослей (менее десятка находок), но последние явно не имели никакого пищевого значения. Растительные остатки встречались почти в каждом втором желудке (42,7%), но почти никогда не составляли более половины объема пищевого комка (единственный случай), как правило, это было больше 10% (минимальная учитываемая доля). Поэтому и встречаемость их в полных желудках составляет 15,1%, что почти в три раза меньше общей их частоты встречаемости. А в виртуальном пищевом комке их доля менее 2% (1,8%).

Так называемые «неопределенные остатки» можно разделить на две группы.

К одной из них мы относим действительно не определенные нами до конкретной таксономической группы фрагменты каких-то животных, судя по состоянию этих остатков, съеденных креветкой живыми. К этой группе мы отнесли также все остатки, названные нами «немертины», поскольку не уверены в точности их идентификации. Часть из них действительно немертины, что удалось определить вполне уверенно. Часть же — обрывки каких-то несегментированных червей, возможно, крупных нематод. Одно время мы относили к ним сифоны *Macoma balthica*, видимо, оторванные креветкой у живых моллюсков.

Но значительно чаще это были обрывки хитина или других покровов, бесформенные и порой бесструктурные, студенистые по консистенции куски. Обычно они облеплены детритом. Они без сомнения, были частями каких-то погибших, полуразложившихся животных. Скорее всего, моллюсков, возможно, голожаберных. Это говорит о том, что *S. crangon* способен питаться падалью. Таких креветок часто называют «scavenger» — чистильщик, мусорщик или падальщик [Bergström, 2000; Jayachandran, 2001]. Мы называем животных, использующих этот способ добывания пищи, некрофагами [Буруковский, 1985]. Кстати, то, что *S. crangon* способен к этому, хорошо подтверждается регулярными находками в его желудках клещей и взрослых насекомых (длиной 3 мм; вероятно, мокрец), которые могли попасть в желудок только в мертвом состоянии, упав в воду или будучи смытыми с берега дождем.

Остатки мертвых животных встречались в каждом пятом желудке (с учетом взрослых насекомых и клещей), составляя вместе в виртуальном пищевом комке 7,5% (см. табл. 1). В полных желудках в половине случаев встречались остатки полуразложившихся животных, которые занимали 70–100% объема пищевого комка.

Все остальные компоненты пищевого комка были встречены в желудках в целом или разрушенном состоянии, но в последних случаях это были или полупереваренные остатки в полупустых желудках (например, головные капсулы и жвалы хирономид, осколки раковин моллюсков, оперкулюмы гастропод, щетинки полихет или их трубочки), или же по состоянию покровов, мускулатуры фрагментов этих животных было видно, что они съедены живыми. Это говорит о том, что креветка вела себя как хищник.

Среди харпактицид доминировали *Heterolaophonte minuta*, *Huntemannia jadensis*, *Stenchelia* sp. и *Harpacticus* sp. Это самые крупные представители специализированных эпибентосных видов, то есть относительно крупные копеподы с хорошо развитыми, вооруженными длинными щетинками конечностями. Предпочитают среднезаиленный мелкий песок. Как считает Д.В. Кондарь, креветка должна была специально на них охотиться, так как выедание специфическое.

Среди нематод чаще всего встречалась *Chromadoropsis vivipara* — самый массовый вид средней и нижней литорали, преимущественно половозрелые самцы и самки. Вторая по численности — *Desmodora communis*, которая обычна в нижней литорали и в верхней sublиторали. На третьем месте *Dolyholaimus* sp. — редкий вид илисто-песчаной литорали. Кроме этого, единично попались sublиторальная *Anticoma* sp. (очень крупная) и литорально- sublиторальная *Spinniaparasitifera*. Биотоп этих нематод — илисто-песчаная литораль (средний и нижний горизонт), верхняя sublитораль (первые метры).

Соотношение и видовой состав нематод в желудках (как и харпактицид), по мнению В.О. Мокиевского, не отражают их соотношения в природе. Среди нематод отсутствуют самые крупные виды этого биотопа. Похоже (по крайней мере, по составу нематод), креветка ориентируется на добычу самых массовых видов со средними размерами тела более, чем на добычу крупных, но более редких. Мелкие нематоды в пробах отсутствуют. Соотношение взрослых и ювенильных нематод смещено в сторону преобладания первых.

Хирономиды в желудках относятся к видам *Chironomus solenarius*, *Cricopterus vitripennis*.

Среди упомянутых выше компонентов пищевого комка по частоте встречаемости доминируют харпактициды и полихеты, встречавшиеся соответственно в каждом втором и третьем желудках (46,5 и 31,8%). Двустворчатые моллюски и нематоды попадались фактически в каждом четвертом желудке (27,7 и 23,8%). Несомненно, что эти четыре объекта можно назвать относительно доминирующими, однако они встречаются реже песка и детрита от двух до четырех раз. Еще реже встречались в пищевых комках личинки хирономид, гастропода и амфипода (частота встречаемости в пределах 10–20% (см. табл. 1), но все же их можно считать в какой-то степени сопутствующими объектами питания, а икринки, изопод и клещей — характерными (частота встречаемости более 5 и меньше 10%). Все остальные объекты питания — случайная добыча креветки. Совершенно отсутствовали в пищевом комке остатки молоди рыб и иглокожие. По нашим материалам нельзя судить, может ли это быть сезонным явлением.

В виртуальном пищевом комке почти половину объема занимают песок и детрит (см. табл. 1). Среди собственно пищевых объектов доминируют, как и по встречаемости, харпактициды, занимающие 15,4% объема пищевого комка. За ними следуют двустворчатые моллюски (9,0%), относительно редко встречающиеся амфиподы (6,9%). Значит, если уж креветка напала на амфиподу, то, что называется, набила ею желудок. С амфиподами сравнимы мертвые животные (неопределенные остатки, клещи, насекомые — в сумме 7,4%). Полихеты (5,1%), личинки хирономид (3,9%) и гастропода (3,5%) находятся на третьем месте. На долю прочих остается ничтожная часть пищевого комка.

Еще одна характеристика особенностей питания каждого вида — частота доминирования. Она показывает, как часто в полных желудках данного вида какой-либо из объектов питания составляет 60% или более от объема пищевого комка. Песчинки и детрит занимают более половины объема пищевого комка соответственно в 11,7 и 7,1% случаев. В остальных случаях их доля не превышает половины его объема или менее. Общая величина частоты доминирования равна 32,3%. То есть лишь в каждом третьем из полных желудков более половины его объема занято каким-либо одним пищевым объектом. Даже с учетом детрита это наблюдается менее, чем в каждом втором желудке. Следовательно, обычно пищевой комок формируется из не менее, чем двух пищевых объектов.

Размеры объектов питания варьируют в широких пределах: от 0,2 до 30 мм (единственный случай попадания в желудках яиц диаметром 0,07 мм мы не учитываем здесь, так как это, вероятнее всего, яйца съеденных креветкой харпактицид). Наиболее часто встречаются животные с предельными размерами около 2 мм, а в тех случаях, когда можно получить представление о наиболее часто встречающихся особях, их размеры находились в пределах 0,7–1,8 мм. Это особенно характерно для тех видов, размеры которых могут быть значительно больше. Например, двустворчатые моллюски *Macoma balthica* и *Mytilus edulis*, представленные в желудках только спатом не крупнее 2,6 мм. Размеры жертв более 3 мм в таблице восстановлены по фрагментам. Эти животные (крупные нематоды, немуртины и полихеты) были или измельчены креветкой, или стали добычей крабона уже в виде фрагментов. Исключения — пушпации каких-то двукрылых, пошавшиеся единственный раз, бокоплав длиной 10 мм, который был съеден целиком и занимал объем всего желудка, очень компактно свернувшись в клубок, и личинка хирономид длиной около 12 мм, просто свернутая в аккуратную спираль. Возможно, они были мертвыми к моменту их находки креветкой.

2. Локальная изменчивость питания

Остров Оленевский (табл. 2).

Материал был собран в два приема — 13. 07. и 15. 07. 2004 — у южного побережья острова. Место сбора — открытый песчаный пляж в проливе между островом и материком. Видимо, благодаря этому песок здесь с очень небольшой примесью

ила. На песчаном дне разбросаны отдельные камни разных размеров — от крупных гальшей до валунов 30–40 см в поперечнике. Они были покрыты фукусами, нитчатыми водорослями и гидроидами. Креветки попадались в сачок прямо у уреза воды и облавливались до глубин, доступных для ловца, зашедшего в воду, то есть не более 0,7–1 м.

Таблица 2. Состав пищи креветки *Crangon crangon* на сублиторали о-ва Оленевский (Белое море, Нильма-губа, 13–15.07.2004 г.

Table 2. Food composition of the shrimp *Crangon crangon* on sublittoral Olenevskiy Is. (White Sea; Nilma-Guba Bay; 13–15.07.2004)

Объекты питания	Частота встречаемости, %		Виртуальный пищевой комок, %		Частота доминирования, 60% и более	
	13.07.2004 9.15–11.00	15.07.2004 18.40–20.30	13.07.2004 9.15–11.00	15.07.2004 18.40–20.30	13.07.2004 9.15–11.00	15.07.2004 18.40–20.30
Детрит	76,4	54,2	26,3	12,9	12,3	4,1
Nauplasticoida	66,3	73,5	16,0	41,2	11,1	38,8
Растительные остатки	47,2	34,2	3,8	—	—	—
Нематода	27,1	29,7	2,6	4,3	—	4,1
Личинки хирономид	20,1	3,9	1,7	—	1,2	—
Полихеты	18,1	30,3	1,0	4,5	—	2,0
Bivalvia	18,1	27,1	8,5	8,2	4,9	4,1
Амфинода	11,5	3,2	2,2	—	—	—
Гидроидные полипы	11,0	0,6	1,1	—	—	—
Клещи и их личинки	8,5	11,6	1,0	—	—	—
Gastropoda	7,5	19,3	1,2	1,2	—	—
Взрослое насекомое	5,5	5,2	1,5	0,6	1,2	—
Икринки	4,5	6,4	—	—	—	—
Немертина (?)	3,5	1,3	0,6	—	—	—
Кумовые раки	3,0	—	—	—	—	—
Остракода	2,0	6,4	0,1	—	—	—
Усоногие раки	2,0	0,6	0,7	1,2	—	2,0
Мизида	1,5	0,6	—	1,0	—	—
Фораминифера	1,5	3,2	—	—	—	—
Изопода	1,0	—	0,6	—	—	—
Щетинкочелюстные	—	0,6	—	—	—	—
Кладка букцинума	1,0	—	0,6	—	—	—
Танаидацеа	0,5	—	—	—	—	—
Неопределенные	13,1	15,5	1,0	9,0	—	8,2
Песок	97,0	89,7	29,5	15,9	21,0	2,0
Спикулы губок	2,0	—	—	—	—	—
Скелет иглокожих	1,0	—	0,1	—	—	—
<i>Всего желудков</i>	199	155	81	49	Σ 18,4	Σ 59,3
Коэф. Фроермана	2,27	2,39			Σд 4	Σд 6

13 июля сбор креветок производился в утренний пик малой воды (см. табл. 2). Размеры креветок (рис. 1, А–Г) варьировали (длина карапакса) от 3 до 14 мм (полная длина 13–42 мм). Среди них выделялись три размерно-половые группы. Первая — ювенильные особи (креветки, у которых не развиты совокупительные

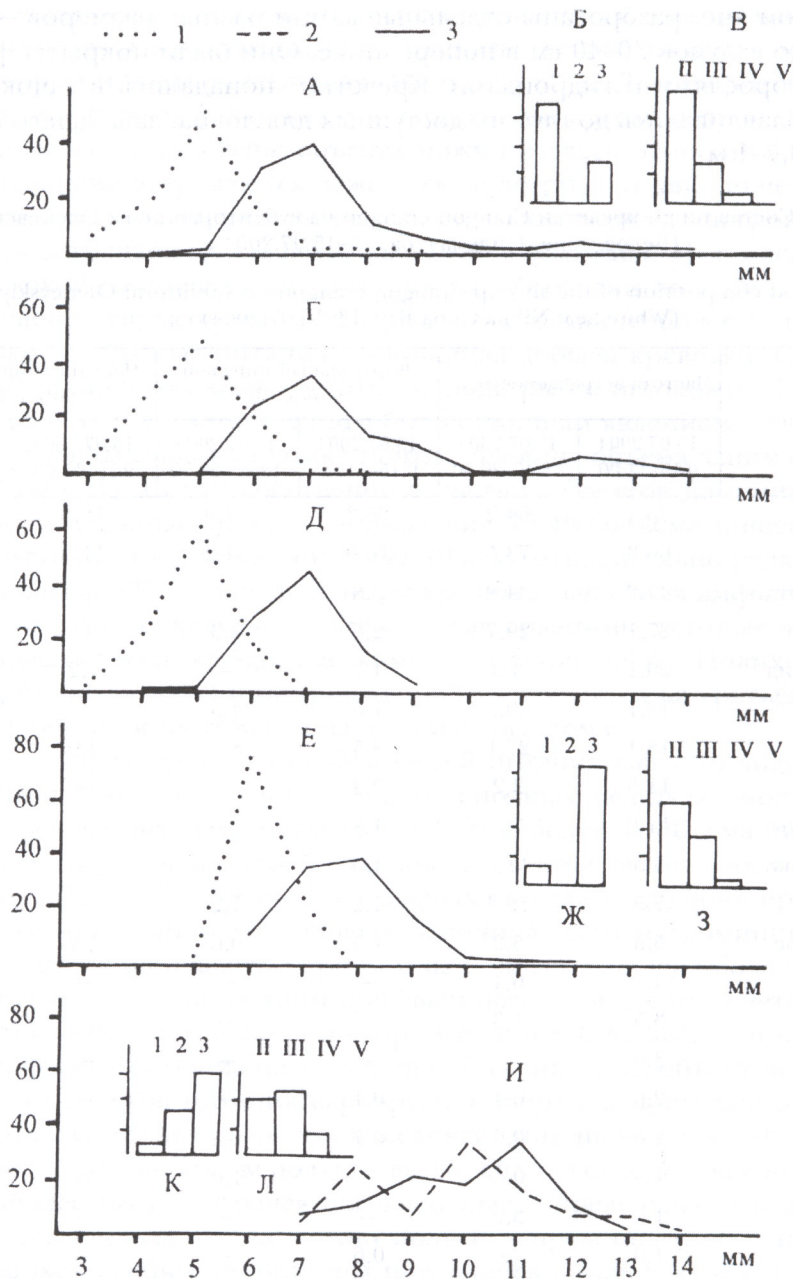


Рис. 1. Размерный состав креветки *Crangon crangon* в Кандалакшском заливе Белого моря (июль, сентябрь 2004 г). А-Д – о. Оленевский; Е-З – губа Медвежья; И-Л – губа Черная. А, Г, Д, Е, И – графики размерного состава: А – суммарный; Г – 13.VII. Д – 15.VII; 18.VII. И – сентябрь; Б, Ж, К – соотношение полов: 1 – ювенильные; 2 – самцы; 3 – самки; В, З, Л – стадии зрелости гонад у самок

Figure 2. Size composition of shrimp *Crangon crangon* from Kandalaksha Bay of the White Sea (July, September, 2004). А-Д – Olenevskiy Is.; Е-З – Guba Medvezshia Bay; И-Л – Guba Chernaja Bay. А, Г, Д, Е, И – size composition diagrams: А – pooled diagram; Г – 13.VII. Д – 15.VII; 18.VII. И – September; Б, Ж, К – sex ratio: 1 – juveniles; 2 – males; 3 – females; В, З, Л – stage of gonad maturity in females

органы, что не позволяло определить их пол). Диапазон размеров ювенильных креветок был 3–7 мм (около 90% – 4–6 мм, а мода – 5 мм) и они составляли 73,2% всех креветок. Вторая группа – самки с гонадами во II стадии зрелости, вероятно, еще не нерестившиеся. Их размеры 6–9 мм (модальные размеры 7 мм) и они составляют 23,6%. И, наконец, третья группа – половозрелые самки с созревающими

щими гонадами на разных стадиях зрелости, кроме преднерестовой. Часть их — с яйцами на плеоподах. Диапазон размеров у креветок этой группировки 11–14 мм. Они составляют 3,2% от всех креветок.

По частоте встречаемости всё найденное в желудках можно разбить на следующие 3 группы. Первую можно назвать фоновой, так как ее компоненты попадались практически в каждом желудке. Сюда входят, конечно же, песок с детритом (соответственно 97,0 и 76,4%) и харпактициды (66,3%). В качестве дополнительного компонента этой группы можно выделить растительные остатки, встречавшиеся в каждом втором желудке (47,2%).

Следующая группа объектов питания встречалась в каждом 3–5-м желудках. Это нематоды (27,1%), личинки хирономид (20,1%), двустворчатые моллюски и полихеты (по 18,1%). По частоте встречаемости их можно считать второстепенными. К ним примыкают характерные объекты питания этой группы, частота встречаемости которых варьирует от 13 до 7,5% (неопределенные, то есть полуразложившиеся, остатки каких-то животных, амфиподы, гидроидные полипы, трупы клещей и остракоды). К разряду объектов, съеденных мертвыми, добавим еще и остатки взрослых насекомых (5,5%).

Все остальные объекты, встреченные в желудках, можно считать случайными.

В виртуальном пищевом комке полностью доминируют песок (29,5%) и детрит (26,3%). Вместе это почти 60% его содержимого. Харпактициды занимают лишь третье место (16%), а двустворчатые моллюски (8,5%) — четвертое. Остальные компоненты виртуального пищевого комка составляют очень малую часть его объема.

Суммарная частота доминирования очень низкая: 18,4%, то есть лишь в каждом пятом из вскрытых нами полных желудков какой-то объект питания (не считая детрита) занимал более 60% его объема. На первом месте среди собственно объектов питания, как и следовало ожидать, харпактициды (11,1%), а также двустворчатые моллюски (4,5%). Именно их можно считать основой питания креветок в утренние часы на сублиторали о-ва Оленевского.

Через два дня после этого (15 июля) сбор материала по питанию производился на этом же участке, но в вечерний пик малой воды. Погодные условия (безветрие, отсутствие облачности) были практически идентичны тому, что было 13 июля. Оценка освещенности не производилась. Солнце уже садилось, но в условиях белой ночи вряд ли это различие значимо. Однако размерно-половой состав креветок изменился. В улове опять оказались лишь две группы креветок: ювенильные (3–7 мм, мода 5 мм — 60,4%) и молодые самки (5–9 мм, мода 7 мм — 39,6%), но среди последних доля креветок с длиной карапакса 9 мм была значительно меньше, чем утром, а более крупных не было встречено вообще ни одной (см. рис. 1, Д).

Изменилось и соотношение различных объектов питания в диете креветки. Частота встречаемости песка осталась практически прежней, зато детрит стал встречаться в каждом втором (54,2%), а растительные остатки — в каждом третьем (34,2%) желудках. В пять раз упала частота встречаемости личинок хирономид и в три с лишним раза — амфипод (до 3,9% и те, и другие), единственный раз (0,6%) встретились в желудках гидроидные полипы.

Харпактициды стали попадаться несколько чаще. Заметно возросла частота встречаемости полихет, двустворчатых и брюхоногих моллюсков — от полутора до почти трех раз. Правда, среднее количество пищевых объектов в желудке изменилось незначительно. Состав виртуального пищевого комка изменился сильнее. Доля детрита и песка упала почти в два раза, зато в три с половиной раза (до 41,2% — практически до половины объема виртуального пищевого комка) возросло значение харпактицид, в 9 раз — неопределенных остатков (до 9%), в четыре с лишним раза — полихет. Еще сильнее изменилась частота доминирования. Ее суммарная величина достигла 59,3%, то есть чаще, чем в каждом втором

полном желудке какой-либо пищевой объект занимал более половины его объема. И львиная доля приходится на харпактицид (38,8%). Но встречаются желудки, наполненные и нематодами, и даже усонагими раками. В 8,3% в желудках доминировали остатки каких-то мертвых животных.

Описанные выше изменения отчасти, возможно, вызваны исчезновением крупных самок. Но нам кажется, что вероятнее всего мы наблюдаем последствия суточной динамики поведения в первую очередь харпактицид, которые в вечернее время становятся доступнее для молодежи креветки. В связи с этим меняется и поведение креветки, которая, как было указано выше, питается ими избирательно. Если утром она предпочитает формировать пищевой комок из довольно разнообразных объектов питания, то в вечернее время в полных желудках преобладают многочисленные мелкие харпактициды — десятками экземпляров. Первый способ охоты характерен для хищников-собираателей, а второй — для пасущихся хищников [Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985].

Губа Медвежья (табл. 3).

Сбор материалов производился в течение двух дней — 18 и 19.07.2005, в основном на второй день. Облов креветок также был приурочен к пику малой воды, который к этому времени сместился ближе к середине дня. Губа Медвежья

Таблица 3. Состав пищи креветки *Crangon crangon* в губе Медвежьей (Белое море, мыс Картеш, 18–19.07.2004)

Table 3. Food composition of the shrimp *Crangon crangon* in the Guba Medvezshia Bay (White Sea; Kartesh Cape; 18–19.07.2004)

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Детрит	90,5	30,5	4,6
Naupacticoida	42,8	2,6	—
Растительные остатки	36,6	2,8	—
Полихеты	44,6	2,1	—
Нематода	36,6	3,0	—
Bivalvia	33,0	10,0	7,0
Личинки хирономид	17,0	7,2	4,6
Gastropoda	18,7	4,4	—
Клещи и их личинки	0,9	—	—
Икришки	17,0	0,5	—
Взрослое насекомое	7,1	2,1	—
Гидроидные полипы	0,9	0,5	—
Фораминифера	6,2	—	—
Остракода	0,9	—	—
Кумовые раки	1,8	0,9	—
Мнзида	1,8	1,2	—
Щетинкочелюстные	1,8	—	—
Пантопода	0,9	1,2	—
Аскоп (?)	—	—	—
Неопределенные остатки	19,6	5,3	4,6
Песок	95,5	30,5	13,9
Спикулы губок	1,8	—	—
<i>Всего желудков</i>	112	43	Σ 16,2
Коэф. Фроермана	2,52		Σд 3

представляет собой полукруглую бухту, имеющую несколько сот метров в поперечнике. От уреза воды к центру бухты уклон дна был несколько большим, чем у о-ва Оленевского, дно уже у берега более заиленным, а на глубине 0,5–0,7 м — илистым. Креветки тоже попадались в сачок, начиная от уреза воды, но не каждый раз. Регулярно они ловились лишь на пределе досягаемости для лова сачком.

По размерно-половому составу креветка в бухте напоминает утренние сборы у о-ва Оленевский: три размерные группы, одна из которых — ювенильные особи, вторая и третья — мелкие и крупные самки. Но доля первых и третьих значительно меньше (особенно ювенильных — 14,7%) по сравнению с Оленевским (см. рис. 1, Е-З), длина — несколько больше у первой и второй категорий креветок: мода ювенильных 6, а молодых самок — 8 мм.

Частота встречаемости различных компонентов пищевого комка тоже отличается от того, что мы наблюдали у о-ва Оленевский. Почти до предела (90% и более) возросли встречаемости песка и детрита, в два и более раз возросла частота встречаемости двустворчатых и брюхоногих моллюсков, полихет. Напротив, частота встречаемости харпактицид упала до 42,8%, то есть на одну треть, а гидроидных полипов — более, чем в 10 раз. Имеются и другие расхождения, менее значимые.

Еще более резко сменился состав виртуального пищевого комка. Доля детрита осталась в нем примерно на том же уровне, а харпактицид уменьшилась в 5–14 раз. Хотя доля двустворчатых увеличилась незначительно, именно они вышли на второе место после детрита. В 4 с лишним раза возросла доля личинок хирономид, находящихся на третьем месте. Лишь эти два объекта питания и остатки мертвых животных демонстрируют некоторое доминирование в полных желудках.

Такие изменения можно объяснить только резким уменьшением относительного количества ювенильных особей в пробе (примерно в 7 раз) и таким же резким возрастанием доли половозрелых самок. Хотя возможно, что уменьшение роли харпактицид в пище креветок в какой-то степени обусловлено сильной заиленностью грунта в бухте Медвежьей и с этим же связано возрастание доли *M. balthica* в виртуальном пищевом комке.

Губа Черная (табл. 4)

Сбор материала производился в сентябре. Креветки пойманы в качестве прилова при сборе материалов по биологии камбалы. В губе был обловлен участок литорали с песчаным грунтом длиной 25 и шириной 5 м, заросший zostерой, на глубине 0,5–1 м.

Размерно-половая структура улова креветок разительно отличалась от той, что наблюдалась в июле (рис. 1, И-Л). Возможно, это следствие селективности использованного орудия лова. Длина карапакса пойманных креветок достигала 7–14 мм. Ювенильные особи составляли незначительную часть улова (2 экз., или около 4%). Около 60% остальных креветок были самками и 36% — самцами. Для обоих полов характерна бимодальная кривая размерного состава. У самцов моды равны 8 и 10, а у самок соответственно — 9 и 11 мм. Огрубляя, можно отнести более мелких самцов и самок ко второй, а более крупных — к третьей группе особей. Среди самок около 60% имели гонады на разных этапах вителлогенеза.

Вполне закономерно, что, несмотря на то, что основные объекты питания креветки остались прежними, представлены они в этом районе совсем не так, как в описанных выше районах сбора материалов. Правда, частота встречаемости детрита, песка и растительных остатков в желудках креветок из губы Черной мало отличается от таковой в других районах (соотв. 74,5, 80 и 52,7%). Зато очень сильно упала частота встречаемости харпактицид: почти в 20 раз по сравнению с Оленевским и в 13 раз — по сравнению с Медвежьей губой (3,6%), и нематод.

Таблица 4. Состав пищи креветки *Crangon crangon* в Черной речке
(Белое море, Нильма-губа, сентябрь, 2004)

Table 4. Food composition of the shrimp *Crangon crangon* in the Chernaya Rechka area
(White Sea; Nilma-Guba Bay; September, 2004)

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Детрит	74,5	12,7	4,5
Nauphacoida	3,6	1,4	—
Растительные остатки	52,7	0,5	—
Полихеты	34,5	12,7	9,1
Нематода	1,8	—	—
Bivalvia	32,7	9,2	9,1
Личинки хирономид	32,7	6,8	4,5
Gastropoda	14,5	7,3	4,5
Амфинода	36,4	25,4	22,7
Клещи и их личинки	—	—	—
Икринки	—	—	—
Взрослое насекомое	—	—	—
Гидроидные полипы	—	—	—
Фораминифера	1,8	—	—
Остракода	—	—	—
Изопода	16,4	0,4	—
Немертина (?)	—	—	—
Кумовые раки	—	—	—
Мизида	1,8	—	—
Усоногие раки	—	—	—
Щетинкочелюстные	1,8	—	—
Кладка букцинума	—	—	—
Танаидацеа	—	—	—
Личинка Diptera	3,6	0,9	—
Слизистая масса (голожаберник?)	—	—	—
Пантопода	—	—	—
Аскон (?)	—	—	—
Неопределенные остатки	16,4	10,4	9,1
Песок	80,0	12,3	—
Спикулы губок	—	—	—
Скелетные остатки иглокожих	—	—	—
<i>Всего желудков</i>	51	22	
Коэф. Фроермана	3,25		

Напротив, расширился список ракообразных, среди которых доминируют амфиподы (36,4% — третье место после детрита и растительных остатков). Им сопутствуют полихеты, двустворчатые моллюски и личинки хирономид, также встречающиеся в каждом третьем желудке. К второстепенным по частоте встречаемости можно отнести гастропод, изопод и остатки мертвых животных (соответственно 14,5, 16,4 и 16,4%).

В виртуальном пищевом комке полностью доминируют амфиподы, составляющие четверть его объема (25,4%). Детрит и песок вместе занимают в нем при-

мерно столько же места (12,7 и 12,3%). Оставшаяся половина объема виртуального пищевого комка заполнена полихетами (обрывками довольно крупных особей), двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, остатками мертвых животных (голожаберных моллюсков?), личинками хирономид (см. табл. 4). Все они представлены целыми особями или их фрагментами. Сам облик пищевого комка изменился. Это хорошо иллюстрируется тем, что уменьшается K_{ϕ} (2,08) и наблюдается другой характер доминирования в желудках отдельных объектов питания. Суммарная частота доминирования заметно возросла (63%). На первом месте находятся все те же амфиподы (22,7%), за ними следуют полихеты, двустворчатые моллюски и остатки мертвых животных (все по 9,1%). Песок не доминирует ни в одном из желудков, а детрит — лишь в 4,5% случаев доминирования. Это уже характеризует креветку в районе Черной губы как активного хищника, который по способу добывания пищи ближе к нападающему хищнику [Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985].

3. Онтогенетическая изменчивость питания

Для оценки особенностей питания креветок с разной длиной карапакса мы разбили весь исследованный нами материал на группы с классовым промежутком длины карапакса 1 мм. Поскольку специально материал для изучения онтогенетической изменчивости питания не собирался, он распределился по этим группам неравномерно. Именно поэтому нам пришлось креветок с длиной карапакса от 10 до 13 мм объединить в отдельную группу (табл. 5).

Таблица 5. Объем материала, использованный для изучения онтогенетической изменчивости питания креветки

Table 5. Number of specimens used for the analysis of ontogenetic changes of the feeding in *Crangon crangon*

Объем исследованных материалов, экз.	Размерные классы (длина карапакса), мм							Итого
	4	5	6	7	8	9	10-13	
Всего желудков	48	119	115	104	74	41	41	542
Из них полные	19	37	47	35	24	16	22	200

Изменение частоты встречаемости основных компонентов пищевого комка

К ним мы относим детрит, песок, растительные остатки, харпактицид и амфипод с остальными ракообразными. Их частота встречаемости хотя бы на каком-то этапе онтогенеза превышала 50%. Среди них сразу выделяется песок, частота встречаемости которого не падала ниже 85%, приближаясь порой к 100% (рис. 2, а). На исследованном отрезке онтогенеза (от ювенильных до взрослых особей) в желудках у *C. crangon* всегда имеются песчинки. Детрит значительно реже встречается у креветок с длиной карапакса 4–5 мм (ювенильные особи), но уже у креветок с длиной 6 мм он попадает практически в каждом желудке, лишь немного уступая песку (частота встречаемости 80–85%) (см. рис. 2, б). Растительные остатки, достаточно редко находимые у самых мелких креветок (встречаются примерно в 15% желудков у ювенильных особей с длиной карапакса 4 мм), на протяжении почти всей остальной жизни попадают примерно в каждом втором желудке, напоминая этим детрит и песок (см. рис. 2, в).

В отличие от них харпактициды у ювенильных особей имеются в каждом желудке, а затем они попадают в пищевых комках тем реже, чем креветки крупнее (см. рис. 2, г). Складывается впечатление, что ювенильные креветки добывают пищу значительно аккуратнее, чем представители более старших размерных

групп. Поэтому харпактициды в их желудках чище, почти не сопровождаются детритом и растительными остатками. У особей более 8 мм частота встречаемости их не превышает 10%. Образуются своеобразные «ножницы» при сравнении их с встречаемостью детрита и, в некоторой степени, растительных остатков.

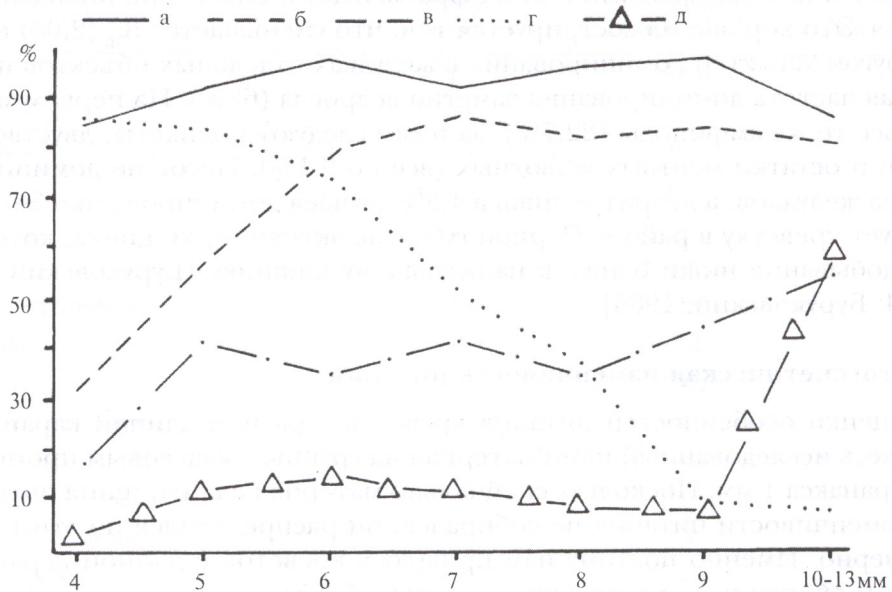


Рис. 2. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости компонентов пищевого комка у креветки *Crangon crangon* (главные компоненты): а — песчинки; б — детрит; в — растительные остатки; г — харпактициды; д — высшие ракообразные

Figure 2. Ontogenetic changes in occurrence frequency of food objects in the feeding of shrimp *Crangon crangon* (principal components): а — sand particles; б — detritus; в — algal remains; г — harpacticoids; д — crustaceans

Частота встречаемости амфипод и других высших ракообразных изменяется практически обратно встречаемости харпактицид: в течение раннего и среднего периодов онтогенеза она не превышает 10–15% и лишь у самых крупных креветок буквально подскакивает почти до 60% (см. рис. 2, д). Вторая группа объектов питания, частота встречаемости которой не превышает 50%, может быть разделена на две. К первой относятся нематоды и личинки хирономид (рис. 3, з, и). Они относительно чаще встречаются у ювенильных особей, но не у самых мелких (5–7 мм), частично приходя на смену харпактицидам, которые начинают попадаться в желудках реже. У полихет, двустворчатых моллюсков и отчасти остатков мертвых животных, а также гастропод, частота встречаемости ничтожна у самых мелких ювенильных особей (см. рис. 3, е, ж, к, л), но она неуклонно возрастает, достигая у двустворчатых и полихет 50%, и лишь у самых крупных креветок к ним по частоте встречаемости приближаются амфиподы.

Общая картина изменений роли отдельных компонентов виртуального пищевого комка в онтогенезе очень похожа на ту, что была описана нами выше. Еще сильнее выражено совпадение изменений доли детрита и песка, которые вместе на протяжении большей части жизни креветки составляют от 30 до 55% от объема виртуального пищевого комка (рис. 4, а). Еще резче выражено уменьшение значения харпактицид в питании креветки (см. рис. 4, з). От 55% объема пищевого комка у креветок с длиной 4 мм их значение падает до 15% объема комка у группы с длиной карапакса 6 мм, то есть почти в 4 раза, тогда как частота встречаемости уменьшается всего на 10% (от 84 до 74%). Следовательно, харпактициды продолжают встречаться почти в каждом желудке, но в значительно меньших количествах.

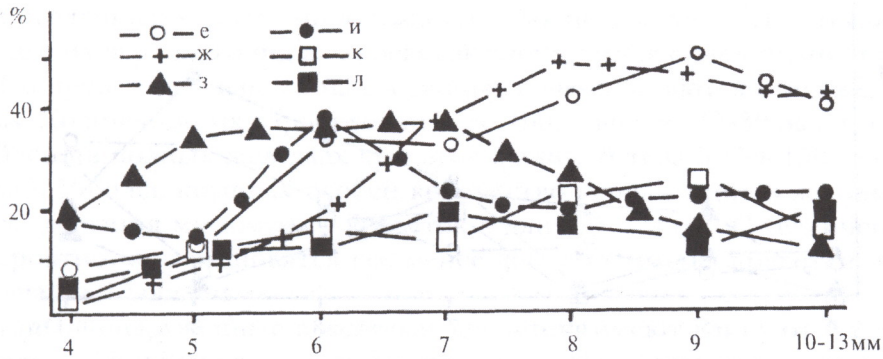


Рис. 3. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости компонентов пищевого комка у креветки *Crangon crangon* (второстепенные компоненты): *е* – полихета; *ж* – двусторчатые моллюски; *з* – нематода; *и* – личинки хирономид; *к* – брюхоногие моллюски; *л* – остатки мертвых животных

Figure 3. Ontogenetic changes in occurrence frequency of different components of the food objects in shrimp *Crangon crangon* (second-order components): *е* – polychaete; *ж* – bivalves; *з* – nematods; *и* – chironomids larvae; *к* – gastropods; *л* – parts of dead organisms

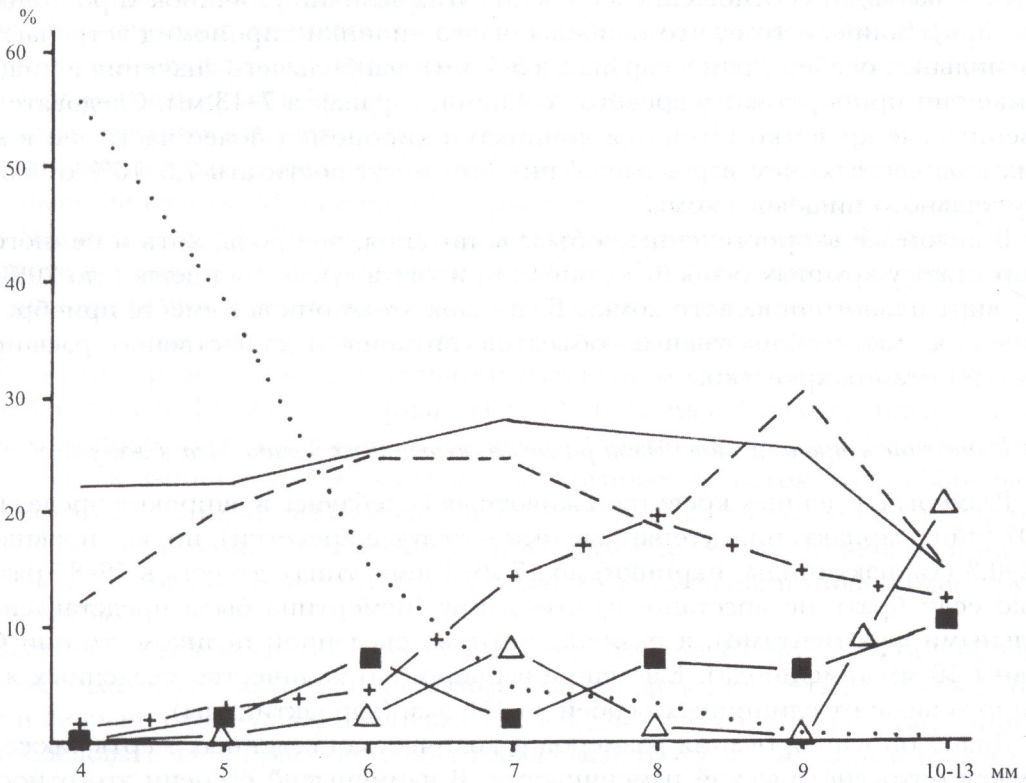


Рис. 4. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка у креветки *Crangon crangon* (главные компоненты). Обозначения – как на рис. 2 и 3

Figure 4. Ontogenetic changes in composition of the virtual food lump in *Crangon crangon* (principal components). Abbreviations: same as on Figure 2 and 3

Изменение роли высших ракообразных (в первую очередь амфипод) в пищевом комке очень хорошо совпадает с изменением их частоты встречаемости (см. рис. 4, *д*). То же самое относится к двусторчатым моллюскам и остаткам мертвых животных (рис. 5, *ж*, *л*). Их частота встречаемости и роль в виртуальном пищевом комке неуклонно повышаются в течение жизни, хотя и в разной степени. Обратная картина наблюдается в отношении нематод (см. рис. 5, *з*),

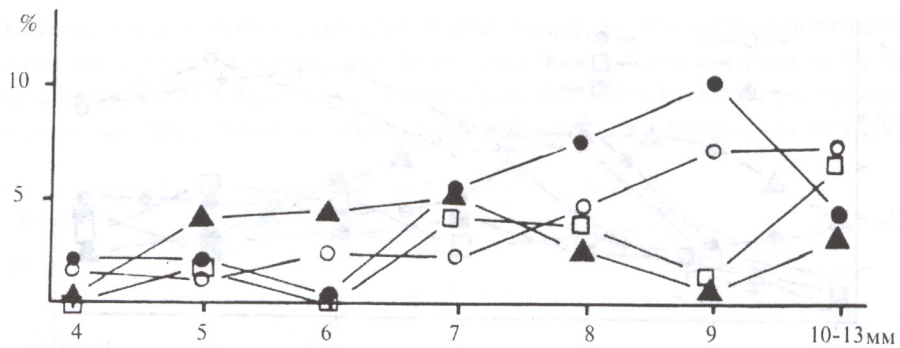


Рис. 5. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка у креветки *Crangon crangon* (второстепенные компоненты). Обозначения — как на рис. 2 и 3

Figure 5. Ontogenetic changes in composition of the virtual food lump in *Crangon crangon* (second-order components). Abbreviations: same as on Figure 2 and 3

которые чаще встречаются у молодежи, и их доля в пищевом комке, хоть и не выходит за пределы 5% его объема, также выше у ювенильных. Но зато совсем по-другому выглядит соотношение изменения этих величин у личинок хирономид (см. рис. 5, *u*). Вопреки тому, что наиболее часто личинки хирономид встречаются у ювенильных особей (длина карапакса 5–7 мм), наибольшего значения в пищевом комке они приобретают у креветок с длиной карапакса 7–13 мм. Следовательно, ювенильные креветки питаются личинками хирономид более часто, но в меньших количествах, чем взрослые. У них они могут достигать 7,5–10% от объема виртуального пищевого комка.

В целом же второстепенные объекты питания, чья роль, хоть и немного, но возрастает у крупных особей, в конечном итоге в сумме составляют до 20% объема виртуального пищевого комка. Благодаря этому они все вместе приобретают значения достаточно важных объектов питания и существенно расширяют спектр питания креветки.

Изменение в процессе онтогенеза размеров жертв и их количества в желудках

Размеры съеденных креветкой животных колебались в широких пределах: от 0,07 (яйца харпактицид, утерянные ими в желудке креветки), но, как правило, от 0,2–0,3 (харпактициды, икринки) до 17 мм (немертина), то есть в 56–85 раз. Однако если брать не восстановленную длину (немертина была представлена отдельными фрагментами), а размеры жертвы, съеденной целиком, то они были равны 10 мм (амфипода). Еще шире варьировало количество съеденных жертв данного вида: от единичных особей до 150 экз. (харпактициды).

Диапазон варьирования размеров и количества съеденных жертв также подвержен онтогенетической изменчивости. В наименьшей степени это относится именно к икринкам, диаметр которых варьировал от 0,17 до 1 мм, чаще всего 0,2–0,3 мм. Диаметр икринок, найденных в желудках, не зависел от длины съевшей их креветки. Количество икринок в желудках колебалось от 1 до 50, но в таком большом количестве они были встречены единственный раз у креветки с длиной карапакса 8 мм. В 56% случаев находок икринок они попадались в единственном экземпляре. И в целом это понятно, так как еще раз подчеркивает, что икринки — случайные объекты питания креветки.

Размеры харпактицид в желудках (без учета длины щетинок фурук, которые, как правило, отсутствуют) 0,2–2,5 мм (в основном до 1,5 мм). Но более половины имели длину 0,5–0,7 мм. Самые мелкие и самые крупные рачки были обнаружены у ювенильных особей (с длиной карапакса 4–6 мм). У более крупных диапазон

размеров съеденных харпактицид сужается, словно доступность самых крупных и самых мелких харпактицид для креветок уменьшается с увеличением размеров их тела. Но преобладающая длина съеденных рачков остаются в тех же пределах 0,5–0,7 мм. Количество их варьирует от 1 до 150, чаще до 20–30 экз. Больше всего их найдено в полных желудках креветок с длиной тела 5 (50–150 экз.) и 6 мм (70–88 экз.). У более крупных особей количество харпактицид в желудках резко снижается, достигая минимума у креветок с длиной 8–9 мм. С увеличением размеров, вероятно, они становятся все менее доступными для креветки, переходя в ранг случайной добычи.

Нематоды, обнаруженные в желудках креветок, имеют длину от 0,2 до 30 мм, однако более 97% нематод не превышают длину 5 мм. Лишь три экземпляра имели длину 6,5, 10 и 30 мм. У самых мелких ювенильных креветок (длина каракаса 4 мм) преобладают более мелкие нематоды (около 80% менее — 1 мм, половина из них — менее 0,5 мм). У всех остальных длина съеденных червей 1–5, чаще всего 1–2,5 мм. Никаких сколько-нибудь заметных изменений внутри этого диапазона, связанных с увеличением размеров тела креветки, не наблюдается.

Количество съеденных нематод варьирует от 1 до 38 экз. Но в 82% случаев в желудке имеются 1–5 экз., в половине случаев — единственный экземпляр. Лишь трижды в желудках было насчитано более 10 экз. (11, 20 и 38). Сколько-нибудь выраженной связи между количеством съеденных нематод и размером тела креветки не наблюдается. Складывается впечатление, что креветка не охотится специально за нематодами, хотя при их доступности может вести себя по отношению к ним как пасущийся хищник.

Среди двусторчатых моллюсков, как уже упоминалось выше, основным объектом питания служит *M. balthica*. Размеры тела этого моллюска не превышают 22 мм [Маркина, 2001]. Длина съеденных моллюсков составляла 0,2–4 мм, в основном не крупнее 2,5 мм. Это спат и сеголетки. Как правило, в желудках имеются лишь осколки раковин, не позволяющие оценить размеры съеденного моллюска, но в тех случаях, когда раковины целы, выясняется, что у креветок длиной до 10 мм представлен весь диапазон размеров моллюсков от 0,3 до 2,5 мм (с преобладанием 1,6–2,0 мм). Лишь дважды попались более крупные особи. У самых крупных креветок размеры съеденных моллюсков были 2,1–3,5 мм. Возможно, это связано с тем, что большинство крупных креветок были собраны в сентябре, когда спата *M. balthica* уже не было. С другой стороны у креветок менее 7 мм длина съеденных моллюсков не превышает 2,5 мм, хотя таковые присутствовали на литорали. Более крупные моллюски встречены в пище более крупных креветок.

Количество съеденных моллюсков варьирует от 1 до 10, но почти в 60% случаев в желудках встречается единственный съеденный моллюск, в 33% — 2–4 моллюска и лишь по одному разу 8 и 10 экз. В последнем случае — у креветки длиной 13 мм. Следовательно, существует некоторая связь между размерами и количеством съеденных моллюсков и размерами креветки: более крупным особям доступны большие количества более крупных моллюсков. Относительная малоподвижность моллюсков позволяет предположить, что по отношению к ним *S. crangon* ведет себя преимущественно как хищник-собирающий.

Длина личинок хирономид, встреченных в желудках креветок, варьировала от 0,3 до 12 мм, то есть в 40 раз. В данном случае зависимость между длиной жертвы и съевшего ее хищника довольно четкая. У самых мелких креветок с длиной 4 мм встречаются самые мелкие личинки хирономид (0,3–1,5 мм), у креветок с длиной 5–7 мм постепенно увеличивается длина съеденных хирономид: от 1,5–2,5 до 4,2 мм. У креветок с длиной 8–13 мм длина съеденных личинок хирономид резко увеличивается: мельче, чем 1,7 мм не попадают, а большинство имеет размеры более 4 мм и до 12 мм. Что касается количества личинок хироно-

мид в желудках, то здесь наблюдается практически обратная картина. Количество их варьирует от 1 до 25 экз., и, как правило, они представлены в желудках единственным экземпляром. Но наибольшие количества их встречаются у креветок с длиной до 7 мм. У более крупных особей более 4–5 экз. в желудке не встречается. Это, несомненно, как раз и объясняется тем, что креветке становятся недоступными крупные личинки хириноид, которые в больших количествах в желудке и не помещаются. Во всяком случае, особь длиной 12 мм занимала весь объем желудка у креветки с длиной карапакса 9 мм и, значит, с длиной желудка примерно 4,5 мм. Личинка была практически не повреждена и в желудке помещалась потому, что была свернута в спираль. Можно заключить, что по отношению к личинкам хириноид молодь креветки может себя вести как пасущийся, а взрослые — как нападающий хищник.

Размеры раковин съеденных брюхоногих можно определить прямым измерением, если раковина в желудке осталась целой (что происходит далеко не всегда), или же путем измерения наибольшего диаметра крышечки раковины (оперкулюма). В последнем случае встает проблема экстраполяции измерений для получения сравнимых результатов. К сожалению, это возможно далеко не всегда, поскольку, как правило, оперкулюмы и целые раковины встречаются по-отдельности. Для моллюсков из Littorinidae (?), найденных нами в желудках креветки, коэффициент пересчета от диаметра оперкулюма к размерам раковины равен 1,8–2,1. Но нами были встречены как минимум три вида брюхоногих моллюсков, относящихся, вероятно, к трем разным семействам. И для каждого из этих видов должен существовать свой коэффициент пересчета, поэтому мы по-отдельности оцениваем данные, полученные нами при подсчете и измерении целых раковин и оперкулюмов.

Размеры раковин брюхоногих варьировали от 0,3 (эмбриональные раковины) до 3 мм, то есть в 10 раз. Диаметр оперкулюмов составлял 0,18–3,0 мм, то есть варьировал более, чем в 15 раз. Самые мелкие моллюски встречены у самых мелких креветок (длина карапакса 4 мм). Затем, независимо от размеров тела креветки, у них встречаются моллюски до 1,5 мм и оперкулюмы диаметром до 1 мм. Лишь у креветок с длиной 8–9 мм в желудках найдены более крупные особи или оперкулюмы. К сожалению, материал по питанию крупных креветок совершенно недостаточен для более точной оценки.

Количество съеденных гастропод варьирует от 1 до 5 раковин или 21 оперкулюма. У 72% креветок в желудках встречается 1 раковина или 1 оперкулюм независимо от размеров тела креветки. А вот встречаемость большего количества моллюсков или их оперкулюмов явно зависит от размеров тела. Чем крупнее креветка, тем больше моллюсков (до 5 у особи с длиной 8 мм) или больше оперкулюмов (в желудке, битком набитом гастроподами, у особи с длиной карапакса 10 мм были найдены 21 оперкулюм с диаметром 0,7 мм и три целых особи с высотой раковины 1,5 мм). Можно заключить, что крупные креветки могут при складывающейся для них благоприятной возможности вести себя по отношению к гастроподам с раковиной 1,5–3,0 мм как пасущиеся хищники, хотя обычно они довольствуются единственным экземпляром моллюска.

Еще один из видов, регулярно встречающийся в желудках, это клещ *Ixodes persulcatus*. Размеры тела клещей варьировали от 0,4 до 1,2 мм, то есть от размеров нимф клеща до дефинитивных размеров имаго, но полностью преобладали личиночные стадии до 1 мм длиной (почти 70%). Клещи встречались в желудках креветок с длиной карапакса не более 8 мм. Никакой связи между размерами тела клеща и креветки нет. Это же относится и к количеству клещей, которое варьировало от 1 до 6 экземпляров (единственный раз у ювенильной особи с длиной карапакса 6 мм). В 93% случаев в желудке встречался единственный экземпляр. В данном случае креветка ведет себя как типичный собиратель-некрофаг [Буруковский, 1985].

Остальные жертвы креветки встречались в таких количествах или в таком состоянии, которое не позволяло со сколько-нибудь высокой достоверностью оценить их размеры и количество. Правда, щетинки полихет, встречавшихся в желудках ювенильных креветок, имели длину 0,22 мм, а фрагменты полихет из желудков крупных особей достигали 4–5 мм. Амфипода из желудка креветки с длиной 6 мм имела длину 0,9 мм, а у креветок длиной 10–13 мм — 3,5–10,0 мм. Их количество в одном желудке составило 1–3 экз. Фораминиферы имели размеры 0,2–1,0 мм, но чаще всего не более 0,4 мм и всегда встречались единичными экземплярами. То же самое и остракоды, имевшие длину 0,2–0,7 мм и всегда попадавшие по одиночке (одно исключение — 2 экз.).

ОБСУЖДЕНИЕ

При оценке состава пищи креветки *C. crangon* в Белом море необходимо учитывать, что наши материалы, собранные в течение одной недели, позволяют охарактеризовать питание этого вида лишь за короткий отрезок времени. Поэтому из рассмотрения выпали сезонные изменения доступности отдельных жертв, что не могло не сказаться как на общем списке жертв, так и на роли конкретных объектов питания креветки. Например, именно этим можно объяснить то, что, при общем сходстве спектра питания беломорского крабона с таковым из ост-фризских ваттов и Гельголандской бухты [Pлагман, 1940], мы не обнаружили в желудках креветки науплиев и циприсовидных личинок *Balanus*, а также каннибализма, описанного вышеупомянутым автором. Однако общее сходство состава пищи у беломорских и североморских представителей вида налицо, и различие в частоте встречаемости одних и тех же объектов питания в этих районах не имеет принципиального значения.

Плагман [1940] называет *C. crangon* всеядным животным («Allesfresser»). И действительно, уже предварительная характеристика пищевого комка обнаруживает, что этот вид может питаться как хищник, как некрофаг и как детритофаг. Кроме того, в желудках обнаруживаются растительные остатки, то есть *C. crangon* формально можно считать консументом 1-го и выше уровней в трофической пирамиде.

Единственное серьезное расхождение — это удивительно редкая встречаемость песчинок в желудках креветок (0,30%) в работе Плагмана [1940]. Как показано выше, в Белом море песок встречается практически в каждом желудке (частота встречаемости 89,8%), составляя 22% от объема виртуального пищевого комка. В процессе онтогенеза частота встречаемости песка и его доля в объеме виртуального пищевого комка всегда остаются на высоком уровне, соответственно меняясь в диапазоне 85–97 и 15–27,5%. Относительно меньше песка в желудках наблюдается у ювенильных и, напротив, у самых крупных особей. Виенберг [Wienberg, 1981] объясняет присутствие песка в желудках у *Pandalus borealis* тем, что у этих креветок песчинки выполняют функцию гастральной мельницы, утраченной у многих каридных креветок. Это вполне логичное предположение. Поскольку у *C. crangon* также отсутствует гастральная мельница [Factor, 1989], мы считаем, что песок у этого вида выполняет ее функцию.

О значении детрита как источника энергии написано очень много, в том числе и для креветок [Буруковский, 1989; Буруковский, Иванова, 2004]. Однако роль детрита в питании *C. crangon* нам кажется неоднозначной. Плагман [1940] отмечал, что даже голодная креветка в аквариуме не питается собственно осадком, а только вместе с обитающими на нем животными. Поэтому он считал, что детрит попадает в желудки креветок вместе с поедаемой пищей, облепляя ее. По нашим наблюдениям, и по частоте встречаемости, и по доле в объеме пищевого комка детрит находится на втором месте после песка (соответственно 72,2 и 19,7%).

Лишь у самых мелких особей с длиной карапакса 4 и 5 мм частота его встречаемости заметно меньше. С другой стороны, параллельность изменения, а у детрита практическое совпадение, в частоте встречаемости с таковой песка позволяет предположить, что попадание детрита в желудки вызвано «неаккуратностью» креветки, пополняющей свою «гастральную мельницу» песчинками и захватывающей одновременно детрит.

Растительная пища встречается у многих креветок и других десятиногих раков. Например, она — облигатный объект питания речных раков [Гаевская, 1966] и креветок семейства Palaemonidae [Inyang, 1977; Kensley. Walker, 1982]. С этой точки зрения находки растительных остатков в питании *C. crangon* не удивительны. Однако некоторая степень их мацерации, а также особенности онтогенетических изменений их частоты встречаемости и доли в виртуальном пищевом комке, идущих параллельно таковым детрита и песка, позволяют предположить, что и растительные остатки попадают в желудки креветок вместе с песком. Если это так, то детрит и растительные остатки не представляют собой специальный объект охоты креветки и их можно считать дополнительными источниками органики, не требующими специальных усилий со стороны креветки для их добывания.

Среди остальных компонентов пищевого комка (см. табл. 1) мало активно подвижных животных. К последним уверенно можно отнести, пожалуй, только амфипод, которые начинают играть существенную роль в питании крангона лишь у самых крупных особей. Среди остатков полихет попадались щетинки как эррантных, так и седентарных, но значительно чаще они были представлены щетинками полихет из сем. Spionidae (в частности, *Polydora* sp. — трубкоживущие полихеты). И среди прочих объектов питания мы находим если не сидячих, то или малоподвижных (моллюски), или закапывающихся и живущих в сходных биотопах (например, в интерстициали). Можно заключить: относительно малоподвижные микро- и мейобентосные животные — основа питания *C. crangon*. Это харпактициды, спат и сеголетки двустворчатых моллюсков, мелкие нематоды и амфиподы (или их молодь), молодь гастропод и полихет или очень мелкие виды, а также трупы некоторых других мелких беспозвоночных (насекомые и клещи, смытые в воду с берега, голожаберные моллюски (?) и пр.).

Частота встречаемости различных объектов питания и состав виртуального пищевого комка меняются от места к месту, в зависимости от времени суток и особенностей субстрата, но в первую очередь — от размеров тела креветки. Ювенильные особи питаются практически одними харпактицидами, количество которых в одном полном желудке может достигать 80–150 экз. С увеличением длины тела на смену харпактицидам приходят сначала нематоды и личинки хирономид, а затем моллюски, полихеты и высшие ракообразные. Это дополняется не частым, но регулярным присутствием в желудках креветки гастропод и остатков мертвых животных. Спектр питания с увеличением размеров тела заметно расширяется.

Ранее [Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985] нами были предложены некоторые интегральные характеристики питания креветок, которые позволяют реконструировать их способы охоты. В данной работе мы к таким характеристикам относим среднее количество объектов питания в одном желудке (коэффициент Фроермана, K_{ϕ}), а также индекс доминирования (частота встречаемости желудков, в которых отдельный объект питания составляет более 60% объема пищевого комка), и количество объектов питания, доминирующих в пище. На основании их мы выделили у креветок два основных модуса пищевого поведения: креветки-собиратели (детритофаги и некрофаги) и хищники (пасущиеся, нападающие, хищники-собиратели и хищники-оппортунисты). Подробно об этом см. Буруковский [1985].

Средний K_{ϕ} у *C. crangon* равен 2,31. При его расчете не учитывались частота

встречаемости песка, растительных остатков, детрита, спикул губок и скелетных остатков иглокожих. Величина коэффициента говорит о том, что рядом с фоновыми, попадающимися практически в каждом желудке песком и детритом, в пищевом комке присутствовали еще два-три объекта питания. На этом основании *C. crangon* по способу добывания пищи можно считать стоящим ближе к хищникам-собираателям [Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985]. Это сочетается с низкой суммарной частотой доминирования (18,6%) и относительно большим числом доминирующих в пищевом комке объектов питания (8), что тоже характерно для хищников-собираателей, формирующих свой пищевой комок за счет нескольких разных объектов питания. Но интегральные характеристики питания (точнее, способов охоты) *C. crangon* также подвержены онтогенетическим изменениям (рис. 6).

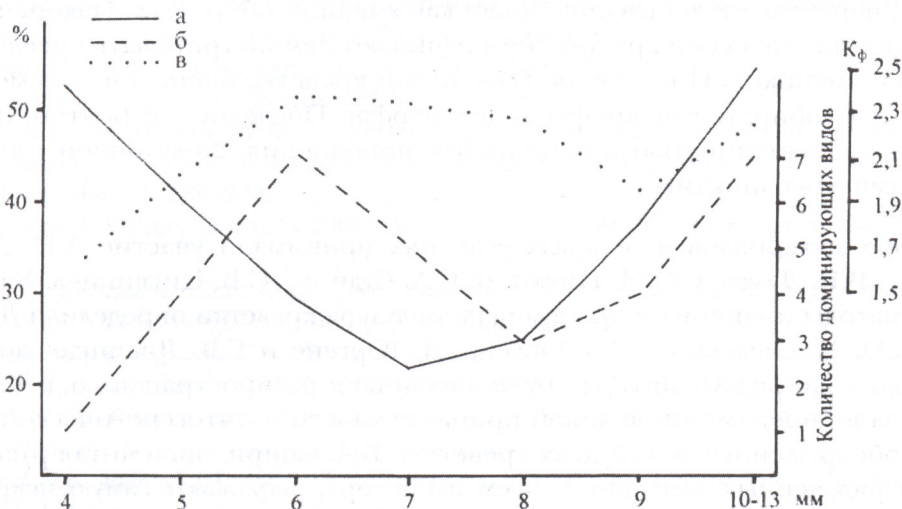


Рис. 6. Онтогенетическая изменчивость интегральных характеристик питания креветки *Crangon crangon*: а — частота доминирования объектов питания; б — количество доминирующих объектов питания; в — среднее количество объектов в пищевом комке (коэффициент Фроермана)

Figure 6. Ontogenetic changes of integral characteristics of feeding of the shrimp *C. crangon*: а — frequency of domination of the feeding objects; б — number of dominating feeding objects; в — average number of objects in the food lump (Froerman coefficient)

Частота доминирования наибольшая у самых мелких и у самых крупных особей и наименьшая у размерной группы с длиной карапакса 7 мм (см. рис. 6, а). Возможно, не случайно, что именно в пределах этой группы происходит развитие вторичных половых признаков, позволяющих точно определить половую принадлежность креветок. Высокая частота доминирования у самых мелких креветок сочетается с тем, что в пищевом комке преобладает единственная группа (харпактициды), и у этих же креветок наименьший коэф. Фроермана (1.95). Это, в общем, характерно для нападающих хищников, но количество харпактицид в желудках достигает десятков и даже более сотни экземпляров. Благодаря этому можно уверенно сделать заключение, что по отношению к харпактицидам на ранних стадиях онтогенеза *C. crangon* ведет себя как пасущийся хищник.

С уменьшением общей частоты доминирования совпадает увеличение числа жертв, которые могут составлять 60% и более от объема пищевого комка, и увеличивается среднее количество разных жертв в желудках (см. рис. 6, б). Они достигают максимума у размерной группы 6 мм, образуя «ножницы» с частотой доминирования. Эти «ножницы» меняют свой знак на обратный у креветок с длиной 7–9 мм: увеличивается частота доминирования, уменьшаются K_{ϕ} и количество доминант (см. рис. 6, б, в). И лишь у креветок с длиной 8–9 мм и крупнее все

три интегральных характеристики начинают меняться параллельно: увеличиваются, достигая максимума у самых крупных креветок. Следовательно, у них увеличивается не только частота случаев, когда в желудке доминирует один какой-то объект питания, но и увеличивается число таких жертв, которые могут занимать не менее 60% объема пищевого комка, и одновременно возрастает среднее количество жертв в пищевых комках. Это свидетельствует о том, что претерпевают онтогенетические изменения не только спектр питания и значение отдельных жертв в виртуальном пищевом комке, но также и пищевое поведение креветок, способы их охоты.

Все вышесказанное позволяет обнаружить, что в процессе онтогенеза креветка *C. crangon* закономерно меняет преобладающие способы охоты. Ювенильные особи ведут себя как пасущиеся хищники. Молодь, у которой уже можно определить пол, переходит к добыванию пищи как хищник-собираатель. Наконец, взрослые, половозрелые особи крупнее 9 мм начинают демонстрировать поведение нападающих хищников. И в течение всей жизни креветка одновременно может себя вести как собираатель-некрофаг и детритофаг. Последнее, вероятно, преадаптировано необходимостью постоянного пополнения желудочной мельницы «жерновами»-песчинками.

В сборе материалов в полевых условиях принимали участие А.Н. Дитрих, Р. Дитрих, В.К. Люлеев, О.М. Потютко, С.А. Судник, С.В. Цигвинцев. Харпактициды, нематоды и личинки хирономид из желудков креветки определили Д.В. Кондарь и В.О. Мокиевский. Е.М. Юргенс, Л. Юргенс и Е.В. Лисицкая по нашей просьбе достали редкую литературу по питанию и распространению, а Т.А. Лосева помогла в определении видовой принадлежности и онтогенетической стадии клещей, обнаруженных в желудках креветок. В.А. Спиридонов читал рукопись и высказал ряд ценных замечаний. Всем им авторы выражают самую искреннюю признательность.

ЛИТЕРАТУРА

- Буруковский Р.Н.** 1985. О питании западноафриканских креветок // Зоологический журнал. Т. 64. Вып. 10. С. 1501–1512.
- Буруковский Р.Н.** 1989. Экологический статус таксоцена креветок материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием // Журнал общей биологии. Т. 50. Вып. 5. С. 621–631.
- Буруковский Р.Н.** 1992. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М. ВНИРО. С. 77–84.
- Буруковский Р.Н., Иванова И.В.** 2005. О некоторых аспектах питания креветки *Pandalus borealis* Krøyer 1838 (Decapoda, Pandalidae) на банке Флемиш-Кап // Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанов на рубеже тысячелетий: Сборник научных трудов. Ч. II. Морская гидробиология. Калининград. С. 279–291.
- Буруковский Р.Н., Фроерман Ю.М.** 1974. Подход к изучению способов охоты у хищных морских беспозвоночных // Океанология. Т. 14. Вып. 1. С. 167–172.
- Гаевская Н.С.** 1966. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.: Наука. 327 с.
- Гринцов В.А., Мурина В.В., Киселева Г.А., Безвушко А.И.** 2004. Отряд десятиногие раки. Карадаг // Гидробиологические исследования: Сборник научных трудов, посвящ. 90-летию Карадагской научной станции им. Т.Н. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Симферополь. СОНАТ. Кн. 2. С. 378–384.
- Кузнецов В.В.** 1964. Биология массовых и наиболее встречаемых видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.-Л.: Наука. 243 с.

Маркина Е.М. 2001. Возрастная изменчивость и размерный состав *Macoma balthica* (L) в Пущкой бухте Балтийского моря // Сборник научных трудов КГТУ «Гидробиология на рубеже веков и тысячелетий». Калининград. С. 124–136.

Тарвердиева М.И. 1979. Питание синего краба *Paralithodes platypus* в Беринговом море // Биология моря. № 1. С. 53–57.

Чернявский В.Ю. 1884. Прибрежные десятиногие ракообразные Понта. Харьков. В Университетской Типографии.

Bergström D.I. 2000. The biology of *Pandalus* // *Advances in Marine Biology*. V. 38. 256 p.

Borcea L. 1929. Nouvelles observations sur la fauna cœtère du littoral Roumain de la mer Noire // *Ann. Sci. De l'Université de Jassy*. T. 15. P. 287–298.

Caspers H. 1951. Quantitative Untersuchungen über die Bodentierwelt des Schwarzen Meeres in bulgarischen Küstenbereich // *Archiv für Hydrobiologie*. Bd. 45. 192 S.

Crivelli A.J. 1982. Biology of three malacostraca (Decapoda) in a mediterranean lagoon with particular emphasis on the effect of rapid environmental changes on the activity (catchability) of the species // *Estuaries, Coastal and Shelf Sci.* N. 15. P. 591–604.

Ehrenbaum E. 1890. Zur Natugeschichte von *Crangon vulgaris* Fabr. // *Mitt. der Section für Küsten- und Hochseefischerei*. Berlin. 124 S.

Factor J.R. 1989. Development of the feeding apparatus in decapod crustaceans // *F.R. Schram. Crustacea Issues*. Vol. 6. Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea. Balkema. Rotterdam. P. 185–203.

FAO Yearbook Fishery Statistics 2004. Vol. 94/1, 2002 FAO Fisheries Series. № 66. Roma. 646 p.

Geldiay R., Kocatae A. 1968. Report on a collection of Natantia (Crustacea Decapoda) from the Bay of Izmir and its neighbourhood // *Sci. Rep. Fac. Sci., Ege Univer.* № 51. P. 3–46.

Georgiades C., Georgiades G. 1974. Zur Kenntnis der Crustacea Decapoda des Golfes von Thessaloniki // *Crustaceana*. Vol. 26. N. 3. S. 240–248.

Gutu M. 1980. Recent changes in the Decapod fauna of Romanian black sea littoral // *Trav. Mus. Hist. nat. «Grigor Antipa»*. Vol. XXI. Bukuresti. P. 103–109.

Hayward P.J., Ryland J.S. 1990. The marine fauna of the British Isles and North-West Europe. Vol. 1. Clarendon Press. Oxford. 628 p.

Inyang N.M. 1977/78. Notes on food of the Baltic palaemonid shrimp, *Palaemon adspersus* var. *fabricii* (Rathke) // *Meeresforsch.* Bd 26. S. 42–46.

Jayachandran K.V. 2001. Palaemonid prawns. Biodiversity, taxonomy, biology and management. Science Publishers Inc., Enfield, NH, USA.

Kensley B., Walker I. 1982. Palaemonid shrimps from the Amazon basin, Brazil (Crustacea: Decapoda: Natantia) // *Smithsonian Contributions to Zoology*. № 362. 28 p.

Köhn J., Gosselck F. 1989. Bestimmungsschlüssel der Malakostraken der Ostsee // *Mitt. Zool. Mus. Berl.* Bd. 65. 114 S.

Lagardère J.-P. 1971. Les crevettes des côtes du Maroc // *Travaux de l'Institut Scientifique Cherifien et de la Faculte des Sciences. Serie Zoologie*. N. 36. Rabat. 140 p.

Plagmann J. 1940. Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* Fabr.). *Helgol. Wiss. Meeresunters.* Bd. 2. Heft 2. S. 113–162.

Thurston M.H. 1970. The marine flora and fauna of the Isles of Scilly. Crustacea, Eucarida // *J. Nat. Hist.* № 4. P. 239–248.

Walker A.O. 1892. Revision of the Podophtalmata and Cumacea of Liverpool Bay to May, 1892 // *Proc. Trnas. Liverpool Biol. Soc.* Vol. VI. Liverpool. P. 96–104.

Wienberg R. 1981. On the food and feeding habits of *Pandalus borealis* Krøyer 1838 // *Arch. Fisch. Wiss.* Vol. 31. № 1. P. 123–137.

Wollebaek A. 1908. Remarks on Decapod Crustaceans of the North Atlantic and Norwegian fiords. I. Notes on various *Macrura* // *Bergens Museum Aarbog*. N. 12. P. 24–30.

Zariquiey A.R. 1968. Crustaceos decapodos ibéricos // *Inv. Pesq.* Vol. 32. 510 p.