

УДК 595.384.12

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ПИТАНИЕ КРЕВЕТКИ *CRANGON CRANGON* (DECAPODA, CRANGONIDAE) У ПОЛУОСТРОВА КИНДО (БЕЛОЕ МОРЕ, ИЮЛЬ–АВГУСТ 2006–2007)

© 2022 г. Р. Н. Буруковский*

Калининградский государственный технический университет,
Калининград, 236035 Россия

*e-mail: burukovsky@klgtu.ru

Поступила в редакцию 16.12.2020 г.

После доработки 22.02.2021 г.

Принята к публикации 05.03.2021 г.

Длина карапакса *Crangon crangon* варьировала от 4.5 до 10.6 мм у самцов и от 4.2 до 15.2 у самок. Для самцов характерна унимодальная кривая размерного состава с модой 7.5 мм. У самок эта кривая бимодальная, с модами 8.5 и 11.5 мм. Самки *C. crangon* у п-ова Киндо нерестятся один раз в течение репродуктивного сезона и, вероятно, два раза в жизни. Нерест в Белом море довольно растянут, и пик его приходится на конец мая–начало июня. Во второй половине июля он завершается, но наблюдается переход гонад к вителлогенезу у части самок. Абсолютная реализованная плодовитость (количество яиц в кладке) у *C. crangon* варьирует от 190 до 1430, в основном 500–1000. В период наблюдений пищевая активность креветки не была подвержена суточной ритмике. Почти в каждом желудке имеются песчинки, служащие желудочной мельницей. Они составляют около 20% объема пищевого комка. Оставшаяся часть его объема занята детритом (около трети объема), остатками мертвых животных (примерно 20%), а последняя треть объема – гарпактикоидными копеподами, нематоды, двустворчатые и брюхоногими моллюсками, полихетами, олигохетами и амфиподами.

Ключевые слова: *C. crangon*, нерест, состав пищи, частота встречаемости, виртуальный пищевой комок

DOI: 10.31857/S0044513422010032

Данная статья – вторая из посвященных составу пищи креветки *Crangon crangon* Белого моря. Первая (Буруковский, Трунова, 2007) – была написана на материале, собранном в середине июля 2004 г. у о-ва Оленевский и в районе мыса Картеш, т.е. примерно в то же время и в районах, располагающихся недалеко от п-ова Киндо. В статье на большом материале была дана общая характеристика питания, представлены описания состава пищи, стратегии питания и онтогенетической изменчивости состава пищи. На основании этого удалось показать, что *C. crangon* – плотоядная креветка, сочетающая в себе черты хищника, некрофага и детритофага, попутно способного к потреблению растительных остатков. В процессе онтогенеза претерпевают изменения не только спектр питания и значение отдельных жертв в виртуальном пищевом комке, но и пищевое поведение креветки.

Ювенильные особи ведут себя как пасущиеся хищники (детализация хищничества креветок – см. Буруковский, Трунова, 2007). Молодь, у которой уже можно определить пол, переходит к добыванию пищи как хищник-собирающий.

нец, взрослые, половозрелые особи, длина карапакса которых более 9 мм (общая длина тела около 40 мм), начинают демонстрировать поведение нападающих хищников. Кроме этого, в течение всей жизни креветка ведет себя как собиратель-некрофаг и детритофаг. Последнее, вероятно, преадаптировано необходимостью постоянного пополнения желудочной мельницы “жерновами”-песчинками.

Исходя из вышесказанного, цель этой работы – дать характеристику биологического состояния *C. crangon* в окрестности Беломорской биологической станции МГУ, используя уточненную методику биологического анализа. Эта методика предусматривает определение пола креветок путем их тотального вскрытия, т.к. у неполовозрелых особей креветок рода *Crangon* невозможно определить пол на основании данных об онтогенетических изменениях совокупительных придатков 1-й и 2-й пары плеопод и выяснить, существуют ли межгодовые и топические вариации состава ее пищи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для этой статьи собран 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).

Креветок ловили в Ругозерской губе Кандалакшского залива Белого моря, в районе Беломорской биологической станции МГУ (у так называемого Еремеевского порога) с 13 по 19 июля 2006 и с 28 июля по 3 августа 2007 гг., а также в губе Кислой 03 августа 2007 г. на песчаных или илисто-песчаных участках верхней сублиторали во время отлива. Глубина лова – от уреза воды до 1 м, преимущественно 0.5–0.7 м.

Орудия лова: сачок треугольного сечения со стороны устья 0.5 м, размер ячеей 5 мм, а также прямоугольная драга с шириной рабочей стороны 1 м и вертикальным раскрытием 0.5 м, с ячейей 5 мм.

Креветок собирали во время малой воды и в самом начале прилива, в разное время суток – от 10.20 до 21.30. На сбор одной пробы уходило не более 1 ч. В это время креветки держались у самой верхней границы сублиторали на глубинах от уреза воды до примерно 70 см. Глубже они в орудия лова не попадались. У Еремеевского порога это были ровные участки сублиторали с илисто-песчаным грунтом протяженностью 5–10 м между более или менее крупными валунами. Данное обстоятельство позволяло использовать для отлова креветок только сачок. В губе Кислой у южного побережья п-ова Киндо местом сбора материала был протяженный участок песчано-илистой сублиторали, почти свободный от камней, с редкими крупными валунами. Это позволило нам использовать драгу. Сбор материала пришелся на период сизигии, поэтому участок сублиторали с доступными для работы глубинами составил не более 3–6 м. Дальше глубина быстро увеличивалась.

Выловленные креветки были зафиксированы 4% раствором формальдегида и позднее подвергнуты биологическому анализу, в процессе которого их желудки изымали и перефиксировали для последующего вскрытия. Были исследованы 726 креветок. Пища обнаружена в 470 желудках, из них 219 оказались полными. В состав биологического анализа (Буруковский, 1992) входили: из-

мерение длины карапакса и общей длины тела, определение пола, стадии зрелости гонад у самок по пятибалльной шкале, измерение диаметра яиц (среднее от измерения 10 произвольно взятых яиц из кладки), подсчет числа яиц в кладке (абсолютная реализованная индивидуальная плодовитость), определение стадии развития эмбриона в яйце по пятибалльной шкале. Измерение креветок производилось с помощью окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа МБС-9 от конца рострума до заднего края карапакса вдоль спинной стороны с точностью до 0.1 мм. Поскольку в некоторых работах была использована только длина карапакса креветок, мы определили форму зависимости между длиной карапакса и общей длиной тела креветки. Она аппроксимируется прямой линией, т.е. между ними существует линейная зависимость, описываемая следующей формулой (Буруковский, Трунова, 2007):

$$y = 0.2331x + 0.0037.$$

Определение пола производилось не по вторичным половым признакам, как это делается обычно, а по строению гонад, путем тотального вскрытия всех креветок. Это позволило определить пол даже у самых мелких особей непосредственно, что невозможно сделать по вторичным половым признакам.

При исследовании содержимого желудков была использована методика Буруковского (2009). Пищевой комок помещали в каплю воды на чашке Петри. После его вскрытия проводилось определение его наполнения. Для этого была использована четырехбалльная шкала:

- 0 – пища в желудке отсутствует,
- 1 – желудок заполнен не более чем на одну треть его объема,
- 2 – желудок заполнен от одной до двух третей его объема,
- 3 – желудок заполнен от двух третей его объема и более.

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 непищевые объекты, составляющие менее 10% от объема пищевого комка, просто перечислялись. По результатам этого подсчитывались частота встречаемости (доля желудков с данным компонентом пищи от общего числа исследованных желудков с пищей) и коэффициент Фроермана (K_{ϕ} – среднее количество пищевых объектов в желудке без учета песка, который не служит пищевым объектом). По данным, полученным при исследовании полных желудков, рассчитывались реконструированный усредненный (виртуальный) пищевой комок (т.е. средняя

доля каждого пищевого компонента в объеме пищевого комка, выраженная в процентах) и частота доминирования, введенная в свое время Тарвердиевой (1979). Однако этот показатель был несколько расплывчатым. Мы конкретизировали его и назвали в память о нашей коллеге и друге (Буруковский и др., 2018) “Индексом Тарвердиевой” – I_T . Индекс представляет собой частоту встречаемости полных желудков, в которых одна из жертв занимает 60% и более от объема пищевого комка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологическая характеристика креветок

Соотношение полов 60% самцов и 40% самок, т.е. близко 1 : 1 (рис. 1B). Размеры креветок (длина карапакса, далее ДК) варьировали от 4.5 до 10.6 мм у самцов (полная длина от 20 до 48 мм) и от 4.2 до 15.2 (полная длина от 20 до 70 мм) у самок. Для самцов характерна унимодальная кривая размерного состава с модой (ДК) 7.5 мм. У самок эта кривая бимодальная, с модами 8.5 и 11.5 мм ДК (рис. 1A).

Самок в зависимости от состояния их гонад и этапа репродуктивного цикла, на котором они находятся, можно разделить на 4 группы (рис. 1C).

1. Неполовозрелые особи. Размеры тела (ДК) 4.2–9.0 (но у 98.5% – до 7.9) мм, мода 6.5 мм. Гонады на I стадии зрелости. Они составляют около четверти (26.1%) от общего числа самок (рис. 1C3, 1D).

2. Нагульные особи (гонады на II стадии зрелости, без яиц на плеоподах – рис. 1C4). Это самая многочисленная группировка самок – более половины их числа (58.5%) (рис. 1D). Имеют ДК 6–15.2 мм и бимодальную размерную структуру (моды 8.5 и 11.5 мм). Нагульные креветки – сборная группировка, так как они представлены (1) особями, гонады которых впервые достигли II стадии зрелости (ДК 6–10 мм, мода 8.5 мм; их большинство: почти половина всех самок и 76.3% от всех нагульных особей), и (2) самками, уже выносившими на плеоподах яйца, но больше пока не спаривавшимися (“яловыми”). Их ДК 10–15, мода 11.5 мм. Они составляют 23.7% от всех нагульных креветок.

3. Самки без яиц на плеоподах, в гонадах которых идет вителлогенез (III–V стадии зрелости). Они имеют ДК 8–14 мм, их сравнительно немного (6.9% всех самок), и они подразделяются на впервые (с ДК 8–10 мм) и вторично (ДК 10–15 мм) созревающие.

4. Креветки с яйцами на плеоподах. Составляют 9% от всех самок, имеют гонады на II стадии зрелости, ДК, совпадающую с этим показателем у предыдущей группировки. Также содержит особей,

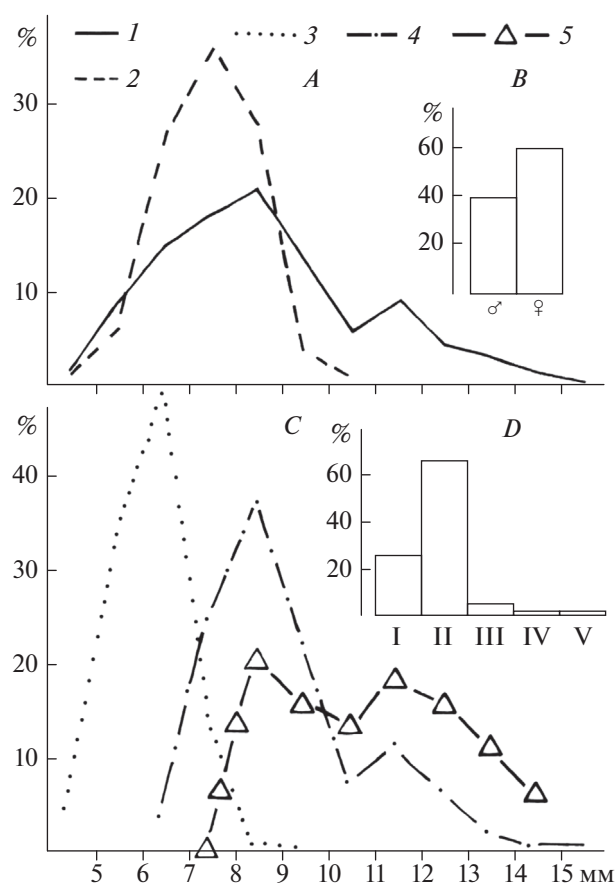


Рис. 1. Биологическая характеристика креветки *Crangon crangon* у п-ова Киндо (Ругозерская губа Белого моря, июль–август 2006–2007 гг.):

A – суммарный график размерного состава, B – соотношение полов, C – размерный состав самок на разных этапах репродуктивного цикла, D – стадии зрелости гонад самок.

1 – самки; 2 – самцы; 3 – ювенильные самки; 4 – самки с гонадами во II стадии зрелости; 5 – самки, в гонадах которых наблюдается вителлогенез (гонады в III–V стадиях зрелости).

впервые и вторично отнерестившихся и несущих яйца на плеоподах (рис. 1C5).

Абсолютная реализованная плодовитость (количество яиц в кладке) у *C. crangon* из района ББС МГУ была подсчитана у 30 особей. Она варьировала от 190 до 1430, в основном 500–1000 яиц.

Питание креветок

В каждой пробе у многих креветок желудки были пустыми. Их доля варьировала от 33.8 до 68.9%. Эти вариации никак не были связаны с временем суток. То же самое относится и к количеству сытых креветок, т.е. имеющих желудки, наполненные пищей. Их доля варьировала от 12.2 до 32.3%. Можно полагать, что в период наблюде-

ний пищевая активность креветки не была подвержена суточной ритмике.

При описании состава пищи в желудках *C. crangon* мы подразделяли все компоненты пищевого комка, т.е. пищевые и непищевые объекты, найденные в желудках, на следующие группы: песчинки, детрит, остатки растительного происхождения и неопределимые остатки животного происхождения. Отдельно мы рассматривали остатки животных, чей таксономический статус можно определить хотя бы до таксона достаточно высокого ранга: типа (например, *Nematoda*) или отряда (например, *Isopoda*). Среди них различали жертв, т.е. животных, съеденных живыми, и трупы.

Песчинки почти никогда не встречались в желудках единичными экземплярами. Их количество, особенно в полных желудках, варьировало от десятков до многих сотен. Размеры песчинок, по данным их измерений из 80 желудков у креветок с ДК 5–14 мм, варьировали от 0.07 до 0.6 мм (единственный раз 1.5 мм), т.е. в 10 раз. Это захватывает диапазон от крупных алевритов до верхней границы средних песков. Но у подавляющего большинства особей диапазон значительно уже, чаще всего 0.15–0.25 мм. По гранулометрической шкале (Петелин, 1967) это размеры, характерные для мелких песков. Никакие связи между размерами песчинок и длиной тела креветок, а также межгодовые различия не обнаружены.

Частота встречаемости песчинок в желудках креветок варьировала от 88.8 до 100%, в среднем составляя 94% (табл. 1), что сравнимо с нашими данными 2004 г. (89.8%). Доля песка в виртуальном пищевом комке варьирует от года к году в районе Еремеевского порога, но в 2007 г. эти величины очень близки между собой у креветок из района Еремеевского порога и Кислой губы (табл. 1), а также к тому, что мы наблюдали в 2004 г. в более южных районах: у о-ва Оленевский и мыса Картеш (Буруковский, Трунова, 2007).

Детрит представлял собой более или менее рыхлый материал, в падающем свете варьирующий от черного до серовато-коричневого и серого цветов. При исследовании его в проходящем свете обнаруживается, что состав детрита не постоянен. Это могла быть почти чистая аморфная взвесь или же мелко дисперсная масса, ее смесь с мельчайшими обрывками животных или растений. В детрите могли обнаруживаться пустые раковинки диатомовых, части скелета различных животных, в том числе планктонных, заключенных в детрит. Именно в таком состоянии нам почти всегда попадались, например, челюстные придатки *Cladocera* (в отличие от остатков гарпактикоидных копепод – целых рачков или их фрагментов, не заключенных в детрит, по которым было хорошо видно, что они съедены жи-

вьем). Цвет, консистенция и состав детрита варьировал у креветок из одного лова, собранных сачком на участке сублиторали у уреза воды на протяжении 100–150 м. Вероятно, это локальный эффект. Возможно, он объясняется тем, что детрит все-таки попутная пища, результат “неаккуратного питания” (Буруковский, Трунова, 2007), и его особенности связаны с местом обитания основных объектов питания. Например, пищевой комок, содержащий относительно много личинок хирономид, как правило, окрашен в серые тона, а олигохет – в коричневато-серые.

Частота встречаемости детрита варьирует от 72.3 до 88.7%, в среднем составляя 71.3%, что очень близко к результатам 2004 г. (72.2%). В виртуальном комке детрит занимает от одной пятой до одной трети его объема (18.4–35.8%), в среднем около трети (29.4%), что тоже довольно близко к наблюдавшемуся нами в 2004 г. (19.7% – табл. 1).

Растительные остатки хорошо идентифицируются по своеобразной клеточной структуре и представлены прежде всего обрывками нитчатых водорослей. Остатки высших растений попадают очень редко. Различия между этими данными и результатами, полученными нами при исследовании желудков, собранных в 2004 г. в более южном районе (Буруковский, Трунова, 2007), очень незначительны.

Всю совокупность так называемых неопределенных остатков и других пищевых компонентов, связанных с ними, необходимо описать подробнее.

Собственно неопределимые остатки – это, как правило, обшарпанные обрывки хитина или других покровов, бесформенные и порой бесструктурные, студенистые по консистенции куски каких-то тканей. Обычно они более или менее плотно облеплены детритом. Это, вероятнее всего, части каких-то погибших, полуразложившихся животных. То, что *C. crangon* способен питаться падалью, т.е. это вид-некрофаг, несомненно. Об этом говорят регулярные находки клещей и взрослых насекомых (длиной до 3 мм; вероятно, мокрецы), которые могли попасть в желудок только в мертвом состоянии, упав в воду или будучи смытыми с берега дождем (Буруковский, Трунова, 2007). Мы наблюдали это и в районе мыса Киндо (табл. 1).

Особенностью питания *C. crangon* в 2007 г. были хоть и редкие, но регулярные находки в желудках креветок остатков рыбы. В нескольких случаях это были целые экземпляры трехиглой (*Gasterosteus aculeatus* L. 1758) и девятииглой (*Pungitius pungitius* L. 1758) колюшек. Даже их покровы не были повреждены. Колюшки имели длину 5.0–13.5 мм, а съевшие их креветки – ДК 8 и 11 мм.

Таблица 1. Состав пищи креветки *Crangon crangon* (Белое море: Еремеевский порог и Кислая губа, 2006 и 2007 гг.)

Объект питания	Частота встречаемости, %			Виртуальный пищевой комок, %			Частота доминирования (Индекс Тарвердиевой), %		
	Еремеевский порог		Кислая губа, 2007	Еремеевский порог		Кислая губа, 2007	Еремеевский порог		Кислая губа, 2007
	2006	2007		2006	2007		2006	2007	
Детрит	83.5	72.5	88.7	32.4	18.4	35.8	28.2	5.2	11.7
Гарпактикоиды	49.4	25.8	31.2	2.2	—	0.1	—	—	—
Растительные остатки	47.1	55.7	35.6	1.0	1.9	0.1	—	—	—
Личинки хирономид	45.3	18.6	21.2	12.0	0.9	2.3	8.4	—	—
Двустворчатые	34.7	45.4	85.0	9.6	8.2	10.9	8.4	3.5	3.9
Олигохеты	23.5	22.7	1.2	12.5	11.0	1.0	10.0	7.0	1.0
Нематоды	18.8	18.6	8.1	2.5	1.7	0.1	1.4	1.7	—
Полихеты	16.5	37.1	30.6	4.2	1.6	8.3	2.8	—	5.2
Икринки	6.5	3.1	35.0	—	—	0.5	—	—	—
Рыбы	6.5	2.1	3.1	0.3	1.8	0.6	—	1.7	—
Брюхоногие	5.9	1.0	11.2	1.6	—	0.8	—	—	—
Остракоды	5.3	1.0	11.2	—	—	—	—	—	—
Имаго насекомых	3.5	14.4	1.9	0.1	11.2	0.4	—	14.0	—
Амфиподы	2.9	9.3	21.2	2.0	1.2	6.5	1.4	—	5.2
Фораминиферы	0.6	4.1	—	—	—	—	—	—	—
Клещи	0.6	2.1	0.6	—	—	—	—	—	—
Танаидации	—	1.0	6.2	—	0.2	1.7	—	—	1.3
Кумовые раки	—	1.0	—	—	0.2	—	—	—	—
Мизиды	—	1.0	—	—	0.2	—	—	—	—
Усоногие раки	—	1.0	8.7	—	0.2	1.8	—	—	—
Тинтиниды	—	1.0	23.1	—	—	—	—	—	—
Неопределенные	20.6	32.0	15.0	12.8	17.2	7.1	10.0	14.0	6.5
Песчинки	88.8	96.9	100.0	6.8	24.2	21.8	2.8	15.8	5.2
Всего желудков	170	97	160	71	57	77	50	27	27
Коэффициент Фроермана	3.72	3.71	4.31				Σ 70.6	Σ 55.1	Σ 34.8

Длина желудков у таких креветок составляет примерно 3–5 мм. Поэтому во всех случаях рыбки были аккуратно сложены вдвое. Без сомнения, все они попали в желудки мертвыми. Можно только добавить, что наше предположение подтверждается действительно большим количеством мертвой молодежи колюшек. В 2004 г. этого не было.

Объекты питания, которые *C. crangon* добывает преимущественно в живом виде, по частоте их встречаемости в желудках можно разбить на три группы. В первую входят виды, частота встречаемости которых варьирует примерно от 50 до 85% хотя бы в одном из двух районов сбора материалов (табл. 1). Это главные объекты питания — двустворчатые моллюски, гарпактикоиды и личинки хирономид.

Двустворчатые моллюски были представлены *Macoma balthica* (L. 1758), *Mytilus edulis* L. 1758 и (судя по размерам) великонхами какого-то третьего вида. Размеры последних составляли 0.35–0.4 мм, а их количество в желудках варьировало от 1 до 8 экз. вне зависимости от длины съевшей их креветки. Мидии, как правило, попадались поодиночке, а максимальное количество маком в желудке достигало 6 экз. Размеры раковин мидий и маком варьировали от 0.8 до 3 мм. Межвидовых различий в размерах раковины не обнаружено. Оба вида в питании креветки представлены спатом. Самые мелкие попались в желудках креветок с ДК 5 и 6 мм (1.0–1.2 и 1.4–1.8 мм соответственно). У креветок с ДК 7–9 мм размеры съеденных моллюсков варьировало от 0.7 до 2.1, а у более крупных — 1.6–3.0 мм. Количество гарпактикоид-

ных копепод в желудках варьировало от 1 до 40, в среднем не превышая 5 экз., а размеры рачков — от 0.35 до 2 мм. Обычно они были представлены целыми особями. Это значительно меньше, чем в 2004 г. (Буруковский, Трунова, 2007). Это может объясняться тем, что в 2006–2007 гг. доля самых мелких креветок, которые преимущественно питаются гарпактикоидами, в уловах была заметно меньше.

Личинки хирономид тоже обычно попадают поодиночке. Часто они представлены целыми особями, но не менее часто их присутствие в желудках обнаруживается лишь по наличию головных капсул, жвал характерной формы или не менее характерных хвостовых придатков. Вероятно, *C. crangon* охотится на живых хирономид, хотя не брезгует и их трупами. Максимальное количество их достигало 50 экз. В среднем у более крупных креветок количество личинок хирономид в желудке возрастает, достигая максимума у креветок с ДК 8 мм, потом несколько уменьшается. Длина тела съеденных личинок хирономид варьировала от 0.35 до 9 мм. Интересно то, что их средние размеры колеблются в очень малом диапазоне (3.1–3.9 мм), да и максимальные значения у креветок каждого размерного класса, хоть и варьировало сильнее, не демонстрировало связи с размерами съевшей их особи. Самая крупная и совершенно целая личинка была найдена у креветки с ДК 5 мм. Ее длина почти в 3 раза превышала длину желудка, поэтому хирономида была аккуратно свернута в спираль. Возможно, она была съедена мертвой.

Роль этих трех пищевых объектов в виртуальном пищевом комке совершенно различна. Гарпактикоидные копеподы занимают в нем очень незначительную часть объема (табл. 1). Доля личинок хирономид варьирует очень сильно и год от года в районе Еремеевского порога (более чем в 10 раз), и от места к месту. Зато доля двустворчатых практически не меняется (8.2–10.9%).

Вторая группа объединяет жертв, которые могут встречаться с частотой 15–50%. Это олигохеты, полихеты, нематоды, амфиподы, икринки и тинтиннидные инфузории *Parafavella denticulata* (Ehrenberg 1840). Последние встречались только у креветок, пойманных в Кислой губе, с частотой 23.1% и порой насчитывали в желудках сотни экземпляров. У Еремеевского порога несколько тинтиннид попались в единственном желудке (табл. 1). Явно выраженного предпочтения тинтиннид креветками каких-либо определенных размерных классов не наблюдается. Они занимали ничтожную часть виртуального пищевого комка и неясно, какое значение тинтинниды могут иметь в диете *C. crangon*.

Это же относится к икринкам. Среди них и по частоте встречаемости, и по количеству преобладали сферические икринки диаметром 0.15–0.2 мм. Значительно реже встречались овальные яйца ракообразных (0.25 × 0.15 мм). Как правило, встречались 1–3 икринки, а их максимальное количество достигало 40 экз. У креветок из Кислой губы они попадались в 7–10 раз чаще, чем с Еремеевского порога, но все равно их роль в объеме пищевого комка там достигла лишь 0.5%.

Полихеты и олигохеты встречаются в желудках *C. crangon* в виде фрагментов. Остатки первых обычно представлены щетинками. Чаще всего они принадлежат полихетам из семейства Spionidae. Самые крупные обрывки тела достигали 10 мм. Среди остатков олигохет преобладали *Tubificoides heterochaetus* (Michaelsen 1926). Их фрагменты достигали длины 5 мм, а составленные из них куски тела (целиком съеденная олигохета не была встречена ни разу) достигали 25 мм. По фрагментам нельзя было установить, сколько экземпляров олигохет было съедено креветкой.

Частота встречаемости полихет варьировала в относительно небольших пределах, тогда как олигохеты в Кислой губе встречены были всего в двух желудках из 160, а у Еремеевского порога — почти в каждом четвертом, т.е. в 20 раз чаще. В виртуальном пищевом комке олигохеты в Кислой губе составляют лишь 1%, а у Еремеевского порога — 11–12.5% от объема пищевого комка, тогда как полихеты, напротив, в Кислой губе составляют 8.3, а у Еремеевского порога — максимум 4.2% в 2006 г. В 2004 г. олигохеты не были встречены. Хотя, возможно, тогда часть их мы отнесли к неопределенным остаткам. Вероятно, это объясняется особенностями субстрата исследуемых районов.

Нематоды, как правило, встречались поодиночке, реже по 2–3 экз., максимально до 14 экз. Их размеры варьировали от 0.3 до 16 мм, в основном от 0.3 до 1.5 мм. Самые крупные нематоды были разорваны на три-четыре куска. Частота встречаемости нематод на Еремеевском пороге в течение двух лет практически не изменилась (18.6–18.8%). В Кислой губе они встречались в 2 раза реже и в заметно меньших количествах. В виртуальном пищевом комке нематоды играют небольшую роль. Их доля не превышает 2.5% — примерно столько же, сколько и в 2004 г. (табл. 1).

Амфиподы начинают попадаться лишь у креветок с ДК не менее 7 мм. За исключением двух случаев, когда в желудке было встречено 4 и 6 экз., в пищевых комках присутствовали фрагменты 1 особи. Длина амфипод (Gammaridea) варьировала от 1.5 до 10 мм. Съеденный рачок всегда был разорван на куски. Частота встречаемости их сильно варьировала и на Еремеевском пороге в

разные годы, и по сравнению с Кислой губой, где они достигала 21.2 и 6.5% в объеме пищевого комка.

Все остальные пищевые объекты явно встречались в питании *C. crangon* спорадически. Среди них есть мелкие пищевые объекты (вроде икринок или остракод) и относительно крупные жертвы, такие как усоногие раки, мизиды или кумовые раки. Вряд ли было бы правильно считать их случайной пищей. Видимо, они были недоступны креветке в данном месте и в данное время.

Бросается в глаза высокая вариабельность частоты доминирования. Суммарная частота доминирования выше всего в 2006 г. на Еремеевском пороге: в двух третях полных желудков 60% и более объема заняты одним объектом питания. Через год этот объект здесь доминирует лишь в половине желудков и в Кислой губе – только в каждом третьем. И такое же разнообразие по объектам питания. Вероятно, это отражает опять-таки изменчивость их доступности для креветки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Материалы по репродуктивной биологии *C. crangon* из района ББС МГУ были собраны в 2006 и 2007 годах в течение одного месяца (с 13 июля по 7 августа) в очень узком диапазоне глубин. Этого, конечно, недостаточно для того, чтобы полно охарактеризовать все особенности размножения этого вида. Однако, отталкиваясь от общих для всех креветок вообще и каридных креветок в частности, особенностей репродуктивной биологии, можно предположить следующие основы рабочей гипотезы.

У креветок в пределах репродуктивного цикла спаривание происходит между самцом с нормальным панцирем и линяющей самкой, гонада которой находится на II стадии зрелости. Это сигнал для начала вителлогенеза (“созревание гонады”). В это время самка не линяет и не растет. У тропических креветок перед откладкой яиц на плеоподы самка опять линяет и спаривается, в результате чего инициируется следующий цикл созревания гонады, совпадающий по длительности со временем развития яиц, отложенных на плеоподы (например, Буруковский и др., 2019). После вылупления личинок опять происходит линька, спаривание, откладка яиц на плеоподы ... и т.д. У холодноводных креветок, нерестящихся одиножды в течение относительно короткого репродуктивного периода, этот “цикл непрерывного размножения” не наблюдается. У самки, несущей на плеоподах яйца, гонада находится на II стадии зрелости, а у самки, перелинявшей после вылупления личинок, начинается период нагула (гонада находится на II стадии зрелости).

Исходя из этого, можно заключить, что самки *C. crangon* из района ББС МГУ нерестятся один раз за время репродуктивного сезона и, вероятно, два раза в жизни. Наши данные позволяют предположить, что нерест у этого вида в Белом море довольно растянут и пик его приходится на конец мая – начало июня. Во второй половине июля наблюдается его завершение. Действительно, доля особей с гонадами на IV–V стадиях зрелости очень невелика, и к концу июля они полностью исчезают из уловов. В середине июля (13.06.2006) мы встречаем довольно много самок с яйцами на плеоподах (до половины всех половозрелых самок), и среди этих самок доминируют особи, только что отложившие яйца. В течение следующих двух недель возрастает доля особей, несущих продвинутые в развитии эмбрионы, а в первых числах августа креветки, несущие кладки, исчезают во всех трех районах, где мы собирали материалы: у Еремеевского порога и в губе Кислой. Правда, несколько возрастает доля самок с гонадами на III стадии зрелости. Это заставляет предположить наличие у *C. crangon* в Белом море зимних кладок. Такое явление, отличающее этот вид от других холодноводных креветок, известно для него в Северном море (Boddeke, 1981) и на выходе из Ла-Манша (Plimouth Marine Fauna, 1957).

Итак, *C. crangon* у мыса Киндо формирует свой рацион за счет трех основных источников: детрита, трупов (рыб, имаго насекомых, иногда крупных личинок хирономид и еще каких-то гидробионтов), а также съеденных живыми моллюсков (среди которых доминируют двустворчатые), личинок хирономид, полихет, олигохет, нематод и амфипод. Остальные объекты питания в пище *C. crangon* имеют очень маленькое значение.

Можно заключить, что некрофагия – облигатный способ питания у *C. crangon*. К сожалению, точную оценку роли трупов в питании дать очень трудно. Она всегда будет занижена. Но, как минимум, остатки мертвых животных встречаются с частотой около 30% (если суммировать частоту встречаемости всех мертвых объектов питания), составляют от 10 до 20% объема виртуального пищевого комка, а по частоте доминирования в 2007 г. у Еремеевского порога остатки мертвых животных преобладают (около 30%). Это говорит о том, что роль трупов животных и их полуразложившихся остатков в питании очень высока и позволяет считать *C. crangon* одним из видов-чистильщиков верхней сублиторали.

Сравнение состава пищи *C. crangon* из района мыса Киндо в 2006–2007 гг. с таковым из района о-ва Оленевский и мыса Картеш (Буруковский, Трунова, 2007: табл. 2) обнаруживает, что сходство принципиально, а расхождения – второстепенны. Расхождения в основном обусловлены

наличием в пищевом коме действительно случайных объектов питания. Кроме того, эти расхождения могут быть связаны с межгодовыми колебаниями частоты встречаемости или доли в виртуальном пищевом коме того или иного объекта питания. Нам видятся две причины этого. Первая — различие размерного состава исследованных креветок. Вторая — особенности той части биотопа *C. crangon*, где была взята проба.

Таким образом, на сублиторали п-ова Киндо в 2006–2007 гг. состав пищи этого вида не претерпел принципиальных изменений по сравнению с тем, что было обнаружено в 2004 г.

Аналогичную пространственно-временную стабильность спектра питания и его основных количественных параметров мы наблюдали у глубоководной пелагической креветки *Acanthephyra pelagica* (Risso 1816) по материалам, собранным в одном районе (к северу от Азорских о-вов) с разрывом в 20 лет (Буруковский, Андреева, 2010; Burukovsky, Falkenhaus, 2015), и у верхнешельфовой донной креветки *Palaemon adspersus* Rathke 1837), состав пищи которой в Черном море был нами исследован впервые (Буруковский, 2019). Но в разных районах от Средиземного до Балтийского моря и в разные годы (с разрывом в 20 и 40 лет) этот показатель был описан неоднократно (Figueras, 1986; Inyang, 1977/78; Guerao, 1993–1994).

Мы предполагаем, что это явление, которое мы назвали “квазистабильностью состава пищи” данного вида в разных частях ареала и в разное время, широко распространено.

БЛАГОДАРНОСТИ

В сборе материала принимали участие О.Г. Глушко, Д.О. Гусева, Р. Дитрих, О.М. Потютко, Е.Ю. Солянка, С.А. Судник, С.В. Цигвинцев. Значительный объем технической работы выполнила А.В. Трунова. А.Л. Двойников помог нам решить некоторые проблемы компьютерной графики, с которыми мы столкнулись. Ч.М. Нигматуллин и А.В. Чесунов читали рукопись и сделали ряд очень важных замечаний. Автор считает своим приятным долгом принести всем перечисленным выше лицам свою искреннюю признательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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., 2009. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград: Издательство ФГБОУ ВО “КГТУ”. 408 с.

Буруковский Р.Н., 2019. Состав пищи креветки *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 (Crustacea Decapoda, Palaemonidae) в Каркинитском заливе Черного моря в сентябре 2016 г. // Морской биологический журнал. Т. 4. № 1. С. 12–23.

Буруковский Р.Н., Андреева В.М., 2010. О географическом распространении, батиметрическом распределении и биологии креветки *Acanthephyra pelagica* (Risso 1816) (Decapoda, Oplophoridae) // Journal of Siberian Federal University. Biology. V. 3. № 3. P. 303–321.

Буруковский Р.Н., Трунова А.В., 2007. О питании креветки *Crangon crangon* (Decapoda, Crangonidae) в Кандалакшском заливе Белого моря в июле и сентябре 2004 года // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли (биология и промысел). К 70-летию со дня рождения Б.Г. Иванова. Труды ВНИРО. Т. 147. С. 181–203.

Буруковский Р.Н., Ансари З., Махсюдлю А., 2018. Состав пищи у креветки *Alpheus lobidens* (Decapoda: Crustacea: Alpheidae) с литорали Оманского моря // Invertebrate Zoology. V. 15. № 4. P. 383–401.

Буруковский Р.Н., Ансари З., Махсюдлю А. 2019. О биологии креветки *Alpheus lobidens* DeHaan 1849 (Decapoda, Alpheidae) с литорали Оманского моря // Зоологический журнал. Т. 98. № 9. С. 1025–1036.

Петелин В.П., 1967. Гранулометрический анализ морских донных осадков. М.: Наука. 11 с.

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

Boddeke R., 1981. The occurrence of “winter” and “summer” eggs in the brown shrimp (*Crangon crangon*) and the impact on recruitment // ICES C.M. 1981/K:27. Shellfish Committee. 22 p.

Burukovsky R N., Falkenhaus T., 2015. Feeding of the pelagic shrimp *Acanthephyra pelagica* (Risso 1816) (Crustacea: Decapoda: Oplophoridae) in the northern Mid-Atlantic Ridge area in 1984 and 2004 // Arthropoda Selecta. V. 24. № 3. P. 303–316.

Figueras A., 1986. Alimentacion de *Palaemon adspersus* (Rathke 1837) y *Palaemon serratus* (Pennant 1777) (Decapoda: Natantia) en la Ria de Vigo (N. O. Espana) // Cahiers de Biologie Marine. V. 27. № 1. P. 77–90.

Guerao G., 1993–1994. Feeding habits of the prawns *Procambarus edulis* and *Palaemon adspersus* (Crustacea, Decapoda, Caridea) in the Alfacs Bay, Ebro Delta (NW Mediterranean) // Miscellanea Zoologica. VI. 1. P. 115–122.

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

Plymouth Marine Fauna, 1957. Compiled from the Records of the Laboratory Marine Biological Association of the United Kingdom. Third Edition. 310 p.

**BIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND NUTRITION OF THE SHRIMP,
CRANGON CRANGON (DECAPODA, CRANGONIDAE) AT KINDO PENINSULA,
WHITE SEA, JULY–AUGUST 2006–2007**

R. N. Burukovsky*

Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, 236022 Russia

**e-mail: burukovsky@klgtu.ru*

The length of the carapace in *Crangon crangon* varies from 4.5 to 10.6 mm in males and from 4.2 to 15.2 in females. Males are characterized by a unimodal curve of the size composition, with a mode of 7.5 mm. In females, this curve is bimodal, with modes being 8.5 and 11.5 mm. Females of *C. crangon* off the Kindo Peninsula spawn once during the reproductive season and probably twice in their lives. Spawning in the White Sea is rather extended and peaks at the end of May to early June. It ends in the second half of July, but there is a transition of the gonads to vitellogenesis in some females. The absolute realized fecundity (number of eggs in a clutch) in *C. crangon* varies from 190 to 1430, mainly 500–1000 eggs. During the observation period, the feeding activity of the shrimp was subjected to no diurnal rhythm. In almost every stomach there were grains of sand that served as a stomach mill. They made up about 20% of the food bolus volume. The rest of its volume is taken up by detritus (about a third of the volume), the remains of dead animals (about 20%), while the rest by harpacticoids, nematodes, bivalves, gastropods, polychaetes, oligochaetes and amphipods.

Keywords: *C. crangon*, spawning, diet composition, frequency of occurrence, virtual food bolt