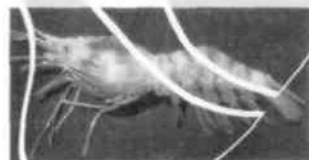
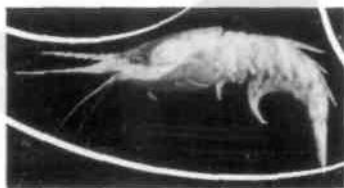


Р.Н. Буруковский

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ КРЕВЕТОК



Федеральное государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«КАЛИНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ»

Р.Н. Буруковский

**ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ
ВЗАИМООТНОШЕНИЯ КРЕВЕТОК**

Калининград
Издательство ФГОУ ВПО «КГТУ»
2009

Буруковский Р.Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Монография. - Калининград: ФГОУ ВПО «КГТУ», 2009. - 409 с.

В монографии содержится описание состава пищи 115 видов креветок разных районов Мирового океана, разных климатических зон и глубин, разных экологических группировок. Исследовано 22955 желудков. В 16293 из них была пища, а 5709 желудков были полными (состав пищи не менее чем у 75% видов описан впервые нами в этой книге). Приводится классификация креветок по составу пищи, способам ее добывания, а также описаны трофические взаимоотношения креветок с рыбами, роль детрита в питании креветок.

Рис. 61, табл. 106, список лит. — 440 наименований.

РЕЦЕНЗЕНТЫ: Бергер В.Я., докт. биол. наук, профессор, гл. научный сотрудник Зоологического института Российской академии наук

Сиренко Б.И., докт. биол. наук, профессор, заведующий Лабораторией морских исследований Санкт-Петербургского зоологического института Российской академии наук

Тахтеев В.В., докт. биол. наук, профессор кафедры гидробиологии и зоологии беспозвоночных ГОУ ВПО «Иркутский государственный университет»

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Ученого совета ФГОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет», приказ № 154 от 06 октября 2008 г.

Резюме

Данная книга — первая, посвященная описанию состава пищи и особенностей питания креветок. Мы не претендуем на обобщение в ней всего, что известно о питании креветок. Книга содержит трофические характеристики креветок из разных районов всех пяти океанов Мирового океана, из разных климатических зон, разных глубин от уреза воды до материкового склона и до глубин примерно 1500 м, а также эпи- мезо- и верхне-батипелагических креветок. В том числе описан состав пищи двух видов креветок, обитающих в нашем регионе непосредственно у уреза воды. Но подавляющее большинство мелководных, практически все солоновато-водные и все пресноводные, а также симбиотические креветки выпали из сферы моей деятельности из-за того, что я, как и мои коллеги, в основном собирал креветок в море, работая на борту промысловых, поисковых и научно-исследовательских судов. И все равно, объектами этих исследований стали креветки не только разных таксономических и географических, но и разных экологических группировок. Это позволило выявить некоторые общие закономерности питания креветок. Питание большинства видов ранее никогда не исследовалось. При всех недостатках, которые присущи работам такого рода, благодаря публикации книги в научный обиход будет вовлечена огромная информация, ранее не известная специалистам.

Материал

Материал был собран в период с 1965 по 2007 год в разных районах Атлантического, Индийского, Тихого и Южного океанов, а также в Балтийском и Белом морях. Исследовано содержимое 22955 желудков у 116 видов креветок. В 16293 из них была пища, а 5709 желудков было полными (табл. 1). Состав пищи не менее чем у 75% видов, перечисленных в табл. 1, описан впервые нами в этой работе или наших статьях, опубликованных ранее.

Методика

Идентификация таксономической принадлежности жертв по их остаткам, как правило, производилась с точностью до класса или отряда. Жертв пересчитывали и затем их или те части тела (прежде всего скелетные элементы), которые поддаются измерению (чешуя, хрусталики глаз, отолиты или позвонки у рыб, щетинки у Chaetognatha и кольчатых червей, статолиты у мизид и т.п.) измеряли с помощью линейки окуляр-микрометра бинокулярной лупы.

При описании содержимого желудков под «пищевыми объектами» подразумевается их съедобная часть: детрит, остатки растений и животных, которые относятся к конкретному таксону (Буруковский, 1985). Под термином «компоненты пищевого комка», или «пищевые компоненты» мы понимаем не только пищевые объекты, но и любые несъедобные предметы, попадающие в желудках, иногда в значительных количествах (песчинки, спикулы губок и т.п.).

Независимо от степени наполнения желудков пищей в них определялось наличие тех или иных жертв, и эти данные использовались для расчета частоты их встречаемости (как процент желудков, в которых была встречена данная жертва или данный компонент от числа всех исследованных желудков с пищей). В полных желудках определялись объемные соотношения компонентов пищевого комка визуально с точностью до 10%. По этим данным рассчитывался затем реконструированный средний или виртуальный

пищевой комок. Жертвы или пищевые компоненты, доля которых составляла менее 10%, просто учитывались.

Частота встречаемости объектов питания, их количество в желудке, а также размеры жертв или других компонентов в пищевом комке можно считать редуционными характеристиками питания. Реконструированный усредненный или, что то же самое, виртуальный пищевой комок можно считать интегральной характеристикой питания. К такому также относятся следующие параметры:

— среднее количество жертв в желудке (коэффициент Фроермана (Кф) или сумма всех частот встречаемости кормовых объектов в процентах, поделенная на 100; песок или, например, спикулы губок сюда не включаются);

— частота доминирования. Это частота встречаемости желудков (в процентах), где один из компонентов пищевого комка составляет 60% и более от его объема, то есть полностью доминирует. Рассчитывается только по полным желудкам.

Оба эти показателя служат частными случаями более общего подхода. Он позволяет перейти от описательной характеристики питания данного вида к идентификации способа добывания пищи или способа охоты у хищной креветки (под хищником мы понимаем животное, питающееся живой добычей, независимо от ее размеров и таксономической принадлежности). Редуционные и интегральные характеристики питания должны применяться совместно, так как они дополняют друг друга, поскольку первые можно считать дискретными, а вторые — континуальными параметрами питания. По отдельности они дают одностороннее представление о питании изучаемого объекта. В качестве примера можно привести роль фораминифер в питании некоторых видов. Их частота встречаемости может достигать 60-70%, благодаря чему они попадают в категорию наиболее часто встречающихся пищевых объектов. Но их доля в объеме виртуального пищевого комка не превышает 0,1-0,2%. Сопоставление этих двух характеристик вводит некий поведенческий параметр в оценку отношения данного вида креветки к фораминиферам. Еще ярче это выявляется, например, при анализе онтогенетических изменений частоты встречаемости и соотношения компонентов виртуального пищевого комка. Может, например, возникнуть такой вариант: частота встречаемости данной жертвы у более крупных креветок постепенно уменьшается, а ее доля в виртуальном пищевом комке увеличивается. Следовательно, креветка питается данной жертвой реже, но в больших количествах в каждом акте питания.

Питание креветок

Описывается питание 116 видов креветок, относящихся к 53 родам из 18 семейств. Объем материала по исследованным видам распределяется неравномерно. Это зависит от его доступности или распространенности и массовости вида, а также от количества желудков с пищей. У хищников, как правило, доля пустых желудков значительно выше. Поэтому у некоторых видов исследовано содержимое единичных, а у некоторых — более 1000 желудков. Для каждого исследованного вида креветок приводятся данные о географическом распространении, батиметрическом распределении, состоянии изученности состава пищи, характеристика собранных материалов (судно, район, дата, глубина, количество исследованных особей и, если есть, другие сведения). Кроме этого — данные по размерному составу исследованных креветок или, если имеется соответствующая информация, дается биологическая характеристика, а также указываются хищники, питающиеся этим видом.

Описание состава пищи каждого вида содержит общую характеристику пищевого комка и составляющих его компонентов (идентификация, состояние, съедены живыми или мертвыми, размеры скелетных остатков и т.п.), частоту встречаемости, их долю в объеме пищевого комка (то есть усредненного реконструированного или виртуального пищевого

комка), частоту доминирования отдельных пищевых объектов и суммарную частоту доминирования, а также количество доминирующих объектов и коэффициент Фроермана. Степень детализации и полнота сведений определяются объемом материала. Если он достаточен, то кроме вышеперечисленных параметров описывается онтогенетическая изменчивость, а в некоторых случаях изменчивость географическая и половая.

На основании полученных результатов формулируется трофическая характеристика данного вида и способ добывания им пищи.

Трофическая характеристика креветок

Анализируются различные аспекты питания креветок, разные подходы их классификации, а также пищевые взаимоотношения креветок и рыб.

Трофическая характеристика семейств

Анализируется состав виртуальных пищевых комков у представителей 18 семейств креветок. Существуют три группы семейств: бентофагов, пелагофагов и семейства, содержащие креветок, питающихся как донными, так и пелагическими объектами питания. Среди пелагофагов наблюдается дифференциация на микро-мезопланктофагов и макропланктофагов-микронектонных хищников. У бентофагов доминируют малоспециализированные хищники, питающиеся ракообразными, полихетами и моллюсками. Особняком стоит семейство *Nematocarcinidae*. В него входят облигатные детритофаги, которые попутно питаются остатками мертвых животных. Третья группа семейств представлена, прежде всего, морфологически эпибентосными креветками семейства *Pandalidae*. Фактически они гетеротопны, то есть способны отрывать от дна и охотиться в пелагиали. У них наблюдается дивергенция в трофической специализации видов в двух направлениях: планктофагии и детритофагии. Обратное демонстрируют морфологически и фактически придонные креветки семейства *Aristeidae*, которые, несмотря на это, сохраняют тесную связь с дном, питаясь сначала преимущественно донными креветками в верхней части склона и переходя позднее на преимущественное питание пелагическими объектами в батипелагиали.

Классификация креветок по составу пищи

Среди креветок можно выделить малоспециализированных бентофагов, специализированных бентофагов-детритофагов, бентофагов-макропланктофагов, бентофагов-микронектофагов, нектонофагов-бентофагов, малоспециализированных планктофагов, макропланктофагов-микронектофагов.

Состав пищи зависит от степени связи креветок с субстратом и с глубиной их обитания. Чем глубже обитают креветки и чем они меньше связаны с дном, тем большее значение в их пище приобретают более подвижные и пелагические жертвы. Зарывающиеся и живущие в укрытиях креветки — малоспециализированные бентофаги. Эпибентосные креветки шельфа и его кромки — бентофаги-макропланктофаги. Придонные креветки верхней части материкового склона — нектонофаги-бентофаги. У пелагических креветок планктофаги — это относительно мелкие креветки, тяготеющие к эпипелагиали. В составе их пищи встречаются все формы планктона и могут попадаться микронектонные формы. Мезо- и батипелагические креветки — макропланктофаги и нектонофаги.

Классификация креветок по способам добывания пищи

Предлагается методика реконструкции способа добывания пищи (у хищников — способа охоты) по форме распределения частоты встречаемости в полных желудках порций пищи разного размера. У хищных гидробионтов существуют три типа их распределения, графически описываемые «вогнутой кривой систематиков» Уиллиса (Willis), «псевдологарифмической» кривой и «цепной линией». На основании этого предлагается классификация креветок по способам добывания пищи.

1. С о б и р а т е л и . Креветки, komponующие свой пищевой комок за счет ряда неживых пищевых объектов или детрита.

1.1. Собиратели-детритофаги. Из самого названия ясно, что их способ добывания пищи сводится к собиранию детрита.

1.2. Собиратели-некрофаги. Питаются остатками погибших животных. В чистом виде нами не встречены. Некрофагия — постоянный спутник детритофагии.

2. Х и щ н и к и . Креветки, потребляющие в пищу других животных в живом состоянии, независимо от их таксономической принадлежности или размеров.

2.1. Хищники-собиратели. В полных желудках у этих креветок чаще всего встречается несколько пищевых объектов, каждый из которых представлен относительно небольшой порцией по отношению к объему желудка. Обычно это объекты не только разной таксономической, но и разной экологической принадлежности. Размеры жертв в пищевом комке варьируют в относительно широких пределах. Коэффициент Фроермана равен трем и более, частота доминирования (и суммарная, и отдельных пищевых объектов) относительно невелика. Кривая распределения частоты встречаемости порций пищи разной величины в полных желудках напоминает «вогнутую кривую систематиков».

2.2. Нападающие. Предпочитают в каждый данный момент использовать только один объект, наедаясь сразу. Размеры жертв, как правило, не намного меньше, чем хищника. Коэффициент Фроермана всегда меньше 2. Частота доминирования очень высокая. Кривая распределения частоты встречаемости порций пищи в полных желудках напоминает логарифмическую кривую.

2.3. Пасущиеся хищники. В желудках обычно доминирует один пищевой объект, но в нескольких или даже очень многих экземплярах. Размеры отдельных жертв сравнимы между собой и заметно или значительно меньше размеров хищника. Вместе с жертвой, доминирующей по их доле в объеме виртуального пищевого комка и количеству отдельных экземпляров, может встречаться компонент-спутник с высокой частотой встречаемости, но в ничтожных количествах, захватываемый в процессе пастьбы. Коэффициент Фроермана около 2. Частота доминирования относительно высокая. Кривая распределения частоты встречаемости порций пищи в полных желудках приближается по форме к «цепной линии», то есть напоминает провисшую цепь.

2.4. Хищник-оппортунист. Хищник способен сочетать или легко менять способы добывания пищи — от детрито- и некрофагии до нападения и пастьбы.

Трофическая специализация креветок — это адаптация не к определенным типам пищи, а к способам ее добывания. Имеются два главных пути специализации: к нападающему хищнику и к детритофагии. Третий путь — к хищникам-оппортунистам — скорее деспециализация, позволяющая креветкам более широко использовать ресурсы, недоступные другим трофическим категориям.

Жизненные формы креветок, выделяемые по их отношению к субстрату, характеризуются и своеобразием способов охоты. Живущие в укрытиях и зарывающиеся креветки — хищники-собиратели. Эпибентосные креветки — хищники-оппортунисты за исключением креветок из семейства Nematocarcinidae, которые по способу добывания пищи облигатные детритофаги. Придонные креветки — нападающие хищники, а эпи-, мезо- и батипелагические креветки — нападающие и пасущиеся хищники.

Морфологические аспекты трофоадаптациогенеза у креветок

Исследовано строение мандибул у 182 видов креветок из 29 семейств. На основании этого выделено 8 морфотипов жевательного (molar) и 7 — режущего придатков (incisor processus) мандибул. Они могут образовывать 38 сочетаний, но в действительности у 182 исследованных видов обнаружено лишь 13 сочетаний морфотипов отростков, образующих 13 типов строения мандибул, в разной степени распространенных в 29 (из 37 по Holthuis, 1993 и Perez Farfante, Kensley, 2007 или по 45 по Martin, Davis, 2001) семействах креветок.

Существует два пути изменения строения мандибул от исходного типа. Суть их в редукции одного из придатков. Первый путь — редукция режущего отростка вплоть до полного его исчезновения, а второй — редукция жевательного отростка вплоть до его полного исчезновения. У креветок имеются все переходные стадии этих двух процессов.

В процессе эволюции креветок обе возможности изменения мандибул реализовывались неоднократно. И у пенеоидных, и у каридных креветок редукция жевательного отростка происходит при переходе от донного к пелагическому образу жизни (донные, живущие в укрытиях Procarididae и донные Stylodactylidae, —* пелагические Orphoridae и Pasiphaeidae), а режущего — при переходе от эпибентосного образа жизни к зарывающемуся (Crangonidae, Processidae) или к другому экологически равноценному образу жизни. Редукция как режущего, так и жевательного отростков мандибулы отмечает пути эволюции от собирательства к более специализированному хищничеству: в пелагиали или на дне.

К трофическим взаимоотношениям креветок и рыб

Рассматриваются два взаимодополняющих друг друга вида трофических взаимодействий между креветками и рыбами. Первый — дискретный — реализован на примере изучения питания мерлузы *Merluccius polli* в водах Анголы и роли в ее питании креветок. Второй — континуальный — посвящен описанию трофических взаимоотношений между многими видами рыб и креветок целого региона (в данном случае — атлантического сектора Марокко).

Трофические взаимоотношения *Merluccius polli* Cadenat, 1950 (Gadiformes, Merluccidae) и креветок в водах Анголы

Главный объект питания *M. polli* рыба, которая чаще всего встречалась в ночное время. Креветки — второстепенный объект, но ими *M. polli* питается в любое время суток, и днем они попадают почти в каждом желудке. Общий пик встречаемости креветок не совпадает по времени с пиком потребления наиболее обычного их представителя — пелагической креветки *Sergia regalis*.

M. polli по отношению к *S. regalis* ведет себя как нападающий хищник, целенаправленно охотясь за нею круглые сутки, особенно интенсивно днем, а члены консорции *N. africanus* и *P. carinata* становятся жертвами преимущественно в ночное время, случайно, в процессе охоты *M. polli* на рыб у дна. По отношению к этим видам он ведет себя как хищник-собиратель.

Трофические взаимоотношения между рыбой и креветками в атлантических водах Марокко (Северо-Восточная Африка)

Обсуждаются результаты исследования содержимого желудков 137 видов рыб (23381 вскрытый желудок, 11407 из которых были с пищей). Креветки обнаружены в желудках 71 вида рыб. До вида или, по крайней мере, до рода они определены у 66 видов рыб, среди которых больше всего придонных (35 или 53,0%), а затем придонно-пелагических и донных (14 и 13 или 20,3 и 19,4% соответственно). Пелагические представлены 5 видами (7,6%). Среди рыб преобладают виды кромки шельфа (28 или 42,5%), затем шельфовые (22 или 33,5%) и склоновые (17 или 25,8%).

Количество видов креветок в питании одного вида рыб колебалось от одного до десяти. По одному виду креветок в пище было встречено у 31 вида, то есть у 44% видов, а 10 видов — лишь у *Merluccius merluccius*. Зависимость между количеством видов креветок в питании одного вида рыб и количеством видов рыб, потребляющих данное количество видов креветок, приближается к так называемой «вогнутой кривой систематиков» Уиллиса.

Доля креветок в виртуальных пищевых комках рыб колеблется от 0,02 до 100% их массы, то есть креветки могут служить главной, второстепенной или случайной пищей. Эти 3 категории распределены у исследованных рыб почти равномерно: у 21 вида рыб они служат случайной пищей (не превышают 10% от массы виртуального пищевого комка), у 24 видов — второстепенной (10-50%) и у 21 — главной (более 50%).

Между рыбами и креветками наблюдается почти вся гамма взаимоотношений, которые возможны между хищником и жертвой. Чем глубже обитают рыбы, тем большее значение в их диете играют креветки и тем слабее связь с субстратом у этих видов рыб.

В желудках исследованных рыб было обнаружено 18 видов креветок из 13 родов 8 семейств, а также *Processa* spp. и *Sergestidae*. Виды *Pontophilus spinosus*, *Plesionika antigai*, *P. martia*, *Systellaspis pellucida*, *Acanthephyra purpurea*, *Aristeus antennatus* встретились по одному разу у одного вида рыб. Лишь придонный обитатель склона *S. pellucida* занимал большую часть пищевого комка у одного вида рыб (*Bathygadus melanobranchus* — 85,7%); остальные — 4,7-17,8%. *Parapasiphae sulcatifrons* найдена в пище двух видов рыб (0,3-2,6% массы пищевого комка). Основная часть пресса рыб приходится на оставшихся 13 видов. Каждый из них был найден в желудках от 5 до 25 видов рыб.

Встречаемость креветок в пище рыб не совпадает с их встречаемостью в уловах. На шельфе *Processa* spp. попались в траловых уловах всего 3 раза (около 3%), а в питании рыб — 16 раз (почти 25%). В таксоцено кромки шельфа руководящие виды *Parapenaeus longirostris* и *Plesionika heterocarpus* присутствуют в питании 11-12 видов рыб, а менее часто встречающиеся и уступающие им по доле в улове *Alpheus glaber*, *Solenocera membranacea* и *Chlorotocus crassicornis* — в пище 22-24 видов рыб. В верхней части склона доминирующая там *P. martia* встречена лишь у одного вида рыб, а второстепенные *Penaeopsis serrata* и *Pasiphaea sivado* — соответственно у 8 и 14 видов. Общее для креветок всех таксоценов: в питании рыб доминируют не те виды, которые преобладают в таксоценох этих глубин, то есть виды креветок, образующие более плотные концентрации, менее доступны рыбам, чем диффузно распространенные.

О роли детрита в питании креветок

Аллохтонный детрит, то есть сложный комплекс из мертвого органического вещества, выносимого в море, и живущих на нем микроорганизмов, присутствует в желудках только у креветок, так или иначе контактирующих с дном. Среди них имеются факультативные и облигатные потребители детрита. Первые — обитатели шельфа. Среди

вторых эписеписные креветки кромки шельфа (хищники-оппортунисты преимущественно из семейства Pandalidae) и верхней части материкового склона (узкоспециализированные к потреблению аллохтонного детрита — семейство Nematocarcinidae). У креветок обеих групп суть онтогенетических изменений доли детрита в виртуальном пищевом комке — возрастание роли детрита в пище креветок с увеличением их размеров тела. Связь креветок с детритной пищевой цепью становится заметной в той части нижнего отдела шельфа, которая расположена вблизи нижней границы продуцирующей зоны. Здесь происходит наибольшая убыль органического вещества. Верхняя часть материкового склона в диапазоне глубин 400-700 м почти не связана напрямую с фотической зоной. Это своеобразный пограничный слой, в котором резко падает доля органического вещества в толще воды, достигает минимума содержание органического азота, а отношение углерода к азоту максимально, что говорит об уменьшении доли белковоподобных веществ по сравнению с неусвояемыми углеводородами. Возникает своеобразный градиент, достаточно стабильный для того, чтобы служить экологическим фактором. По аналогии с другими факторами среды мы назвали его «трофоградиентом» или «трофоклином». Именно в диапазоне этих глубин в районах с терригенным осадкообразованием образуют консорции креветки-детритофаги. В этих консорциях они — виды-эдификаторы, а в роли консортов выступают крупные хищные придонные креветки семейства Aristeidae.

Существование консорции определяется видом-эдификатором, поэтому на глубинах, лежащих ниже границы его батиметрического распределения, консорция исчезает. Единственная причина — уменьшение доли доступной для усвоения креветкой органики в детрите (абсолютная масса органического углерода от глубины 500 к 1000 м падает вдвое). Бывшие консорты переходят на питание пелагическими животными, совершающими большие вертикальные миграции, то есть из детритной переходят в пастбищную пищевую цепь. Наиболее крупные особи, уходящие на большие глубины, опять замыкаются на пастбищную пищевую цепь через батипелагические интерзональные виды.

Вероятно, существованием здесь стыка двух главных пищевых цепей Мирового океана и объясняется то, что именно эта глубинная зона представляет собой «ось симметрии» в изменении структуры таксоценов креветок (Буруковский, 1981; Буруковский, 1987). Именно здесь определяется направление эволюционной траектории: в бентос абиссали или в пелагиаль.

Resume

The present book is the first compilation devoted to description of shrimp food composition and peculiarities in their feeding. It has not attempted to compile everything known about the shrimp feeding. However, it describes shrimp trophic features from different parts of all five oceans of the world, from various climatic zones, from the shore to continental slope until about 1500 m, including epi-, meso- and upper-bathypelagic shrimps. The food compositions of two shrimp species that inhabit the nearshore waters of the Baltic Sea are also described. However, most of the shallow water, nearly all brackish and all freshwater shrimps and all symbiotic species are not described in this book because my colleagues and I collected shrimps only at sea on-board commercial trawlers and research vessels. Nevertheless, my research focused on shrimps not only from various taxonomic and geographic assemblages, but also from different ecological groups that enabled to reveal some general phenomena in shrimp feeding. The food composition of most species has not previously studied. Despite inevitable drawbacks that happen in any compilation, publication of this book will present the vast new data on shrimp feeding and their food relations previously unknown to science.

Material

Shrimps were collected in the different parts of the Atlantic, Indian, Pacific and Southern Oceans, and in the Baltic and White Seas between 1965 and 2007. A total of 22955 stomachs in 115 shrimp species were studied. Among them, 16293 stomachs were with presence of food, and 5709 stomachs were full (Table 1). The food spectrum of about 75% species (listed in Table 1) is described for the first time in the present book as well as in my papers that have been published previously.

Methods

The taxonomic identification of prey by their remains, as a rule, was carried out to the level of class or order. The number of prey items were counted, and then their body parts were measured (mainly skeletal elements such as fish scales and vertebrae, crystalline lens, otoliths; chaetas of chaetognaths and annelid worms, statoliths of mysids, etc.) using graticule of a zoom microscope.

When describing the stomach contents, the term "food item" was used for edible parts of the stomach contents (detritus, remains of plants and animals) of a given taxon (Burukovsky, 1985). The term "components of food lump" or "food components" meant food items plus any inedible items (grains of sand, spicules of sponges, etc.) that were found in stomachs sometimes in big numbers.

Regardless of stomach fullness, presence of any prey was noted and then used to estimate its frequency of occurrence (as percentage of stomachs with given prey or food component from all stomachs with food). In full stomachs, components of food lump were estimated by volume with 10% precision. These data were used to re-construct the virtual food lump. Prey items or components with less than 10% of the volume were just noted.

The frequency of occurrence of food items, their numbers in stomach, prey size and other food components may be regarded as reduction (converted) food indicators during digestion. The reconstructed mean (or virtual) food lump is regarded as integral indicator of feeding. The following parameters are regarded as integral indicators:

- Mean number of prey items in the stomach (index by Froerman: K_f) or sum of all frequencies of occurrence of all food items divided by 100, with sand and spicules of sponges not included).

- Frequency of prevalence. This is frequency of occurrence of stomachs where a given component of food lump is present in more than 60% of the volume, i.e. prevailed. This parameter is calculated for full stomachs only.

Both parameters are integrated into a more general approach that enables a transition from descriptive characteristics of feeding of a given species to identification of feeding type or hunting in predatory shrimp. In this study the term predator is used to describe animals feeding on alive prey irrespective of their sizes and taxonomic position.

These reduction and integral indicators of feeding must be used together because they supplemented each other: the first are discrete and the second are continual parameters of feeding. If used separately, they give only one-sided view on feeding of a given species. As an example we may show the role of foraminifers in feeding of some studied shrimps. Their frequency of occurrence reaches up to 60-70%, and foraminifers in this case are the most frequently occurring food items. But their proportion by volume in virtual food lump is not more than 0.1-0.2%. The joint analysis of these two parameters enables to estimate the real consumption of foraminifers by a given shrimp species. This integral approach is even clearer in analysis of ontogenetic variability in frequency of occurrence and volume ratio of food components. For example, if a decrease in frequency of occurrence of a given prey with increase in predator size is observed together with an increase of proportion by volume in a food lump, it would mean that upon growth this shrimp feeds on this prey rarer but in larger quantities.

Feeding of shrimps

In this chapter, feeding of 115 shrimp species belonging to 53 genera and 18 families is described. The number of shrimps species studied is unevenly distributed among taxonomic groups and depended on availability, range and abundance of a given species, and on the number of stomachs found with food. In predatory shrimps, the proportion of empty stomachs, as a rule, is significantly higher than in opportunistic species. This is why the amount of stomach studied varied from several dozen in some species to thousands in other species. For each species studied, the data on geographical and bathymetric distribution, current state of knowledge of food composition and description of samples (vessel, region, date, depth, number of specimens studied, and other information) are presented. In addition, data on size structure and where possible biological characteristics of a given shrimp species together with its predators are also shown.

The description of food composition of each species includes the general characteristics of food lump and its components (taxonomic identification, condition of food remains, in what condition preys were eaten - alive or dead, sizes of skeleton remains, etc.), frequency of occurrence, proportion by volume in food lump, frequency of prevalence of separate food items, total frequency of prevalence, number of predominant food components and Froerman's index. The level of detail in description depends on the number of stomachs studied with food. In case of sufficient stomach samples, the further ontogenetic, geographical and sexual variations are also described. Based on the above characteristics, each species is assigned to its own trophic pattern and feeding mode.

Trophic characteristics of shrimps

Aspects of shrimp feeding and various approaches to their classification and trophic relationships with fishes are analyzed in different sections of this chapter.

Trophic characteristics of shrimp families

The food composition of shrimps from 18 families is analyzed in this section. Three trophic groups of families were distinguished: benthophages, pelagophages and shrimps that feed both on the bottom and pelagic preys. Micro-mesoplanktonophages and macroplanktonophages-micronectonic predators were distinguished among pelagophages. Low-specialized predators were dominated among benthophagic shrimps; they fed on crustaceans, polychaete worms and mol-

lusks. Shrimps of the family Nematocarcinidae stand apart from other benthophages as they include obligate detritophages that also may feed on remains of dead animals.

The third group of families includes all epibenthic shrimps of the family Pandalidae. These shrimps are heterotopic, they may ascend to the water column from the bottom and hunt there. Trophic specialization among pandalids diverged in two directions, planktonophagous and benthophagous. The opposite was revealed in demersal shrimps of the family Aristeidae that keep a close connection with the sea floor, feeding firstly on bottom shrimps inhabiting the upper continental slope and then later in their ontogeny shifting to feed on pelagic animals in bathypelagic habitat.

Shrimp classification by food composition

The following groups may be distinguished among shrimps: low-specialized benthophages, specialized benthophages-detritophages, benthophages-macroplanktonophages, benthophages-micronektonophages, nektonophages-benthophages, low-specialized planktonophages and macroplanktonophages-micronektonophages.

Food composition depends on the state of connection of shrimps with substrate (bottom) and depth of their habitat. The deeper the habitat and less connection with bottom - the more mobile and pelagic prey is consumed. The borrowing and sheltering shrimps are low-specialized benthophages. Epibenthic shrimps that inhabit the shelf and its edge are benthophages-macroplanktonophages. Near bottom shrimps of the upper part of continental slope are nektonophages-benthophages. Planktonophages among pelagic shrimps do include relatively small-sized mainly epipelagic shrimps. Nearly all plankton and some micronektonic animals occur in their food. Meso- and bathypelagic shrimps are macroplanktonophages and nektonophages.

Shrimp classification by feeding mode

A method to reveal the feeding mode in shrimps (hunting mode in predatory shrimps) by the shape of frequency of occurrence distribution of various volume food portions is suggested. Three types of these distributions have been revealed in predatory animals. They are presented graphically as "concave curve of taxonomists" (Willis), "pseudologarithmic" curve and "serrated line". The classification of feeding modes in shrimps is based on these assumptions.

1. Collectors. Shrimps that have in their food lump various dead food items and detritus.

1.1. Collector-detritophages. Shrimps that feed on detritus.

1.2. Collector-necrophages. Shrimps that feed on remains of dead animals. We have not found pure necrophages in our samples. Necrophagy is quite common in detritophagous shrimps.

2. Predators. Shrimps that feed on alive animals regardless of their taxonomy and sizes.

2.1. Predator-collectors. Full stomachs of these shrimps often contain several prey items with relatively low proportion by volume. Commonly these food items are representatives of different taxonomic and ecological groups. Prey sizes varied widely. The values of Froerman's index are 3 and more; frequency of prevalence (both total and separate food items) are relatively low. The curve of frequency occurrence distribution of food portions of different sizes in full stomachs is similar to "concave curve of taxonomists".

2.2. Attacking predators. Shrimps that prefer to feed on one prey at a time. Prey sizes, as rule, only somewhat smaller than the predator. The values of Froerman's index are always less than 2. The frequency of prevalence is very high. The curve of distribution of food portions of different sizes in full stomachs is similar to "logarithmic".

2.3. "Grazing"-predators. There are usually several or numerous prey remains belonging to the same prey in a stomach. Prey sizes are similar between themselves and significantly smaller than predator size. Together with main prey items there may occur associated food components which frequency of occurrence may be high but the proportion by volume is low. These associated prey items may be eaten during grazing on the main prey. Froerman's index is about 2. The

frequency of prevalence is relatively high. The curve of distribution of food portions of different sizes in full stomachs is similar to "serrated line" (i.e. as a sagging chain).

2.4. Opportunistic predators. This type of predator can easily change its feeding mode from detritophagy and necrophagy to active attack and grazing.

Shrimp trophic specialization had not evolved to adapt preying on specific prey types, but to development of the feeding mode. Two main ways of specialization are suggested, one to attacking predator, and another one to detritophagy. The third way - to opportunistic predators may evolve as a de-specialization of either group enabling shrimps to utilize wider spectra of food resources unavailable to other shrimp trophic groups.

Shrimp life forms are distinguished by a degree of their connection to the bottom and are characterized by their specific feeding modes. Borrowing and sheltering shrimps are predator-collectors. Epibenthic shrimps are opportunistic predators with the exception of shrimps of the family Nematocarcinidae, that are obligate detritophages. Near-bottom shrimps are attacking predators, and epi- and bathypelagic shrimps are attacking and "grazing"- predators.

Morphological aspects of tropho-adaptogenesis in shrimps

Structure of mandibles was studied in 182 shrimp species from 29 families. Eight morphological types of molar and 7 types of incisor processus were revealed. These types may form 38 combinations, but in reality only 13 combinations were found. These combinations correspond to 13 morphological types of mandibles being characteristic to 29 families of shrimps (from 37 families by Holthuis, 1993; Perez Farfante, Kensley, 2007, or from 45 families by Martin, Davis, 2001).

Mandible structure had evolved from a primitive ancestral type in two directions by reduction of one of the appendages. The first direction was in reduction of incisor processus up to its complete disappearance, and the second direction was in reduction of molar appendage up to its complete disappearance. All intermediate stages of these two evolutionary reductions are observed in recent shrimps.

During evolution, both directions in mandible changes happened several times. The reduction of the molar appendage in peneoid and caridean shrimps took place during their shift from bottom to pelagic mode of life (bottom, living in shelters Procarididae and bottom Stylodactylidae, —> pelagic Opolophoridae and Pasiphaeidae). The reduction of incisor processus happened during the shift from epibenthic mode of life to borrowing (Crangonidae, Processidae) or to the other ecologically equivalent mode of life. Reductions of either molar or incisor processus appendages of mandibles marked evolutionary pathways from collectors to more specialized predation in pelagic waters and bottom habitat.

On trophic relationships of shrimps and fishes

In this chapter, two complementary approaches in investigations of trophic relations between shrimps and fishes are analysed. The first approach is discrete and based on the results of study on hake *Merluccius polli* feeding in Angolan waters and its role in shrimp consumption. The second approach is continuous and devoted to description of trophic relationships between numerous fish and shrimp species inhabiting one area off the Moroccan coast.

Trophic relationships between *Merluccius polli* Cadenat, 1950 (Gadiformes, Merluccidae) and shrimps in waters of Angola

The main food item of *M. polli* is fish that occurred in its stomachs most frequently at night. Shrimp is the secondary food item, but they were eaten by *M. polli* at any time of the day and during the daytime shrimp occur in nearly each hake stomach. The peak in frequency of occurrence of all shrimps in stomach does not coincide with that of their most common representative, pelagic shrimp *Sergia regalis*.

M. polli feed on *S. regalis* as an attacking predator, targeting this shrimp throughout the day, but most intensively during the daytime. Other shrimps of the consortium, namely *N. africanus* and *P. carinata* are consumed by hake by chance, mainly at night when hakes prey upon fish near the bottom. In respect on preying on these latter species, hakes act as "grazing"-predators.

Trophic relationships between fishes and shrimps in the Atlantic waters off the Moroccan coast (Northeastern Africa)

Results of stomach contents studies of 137 fish species (23381 stomachs analysed including 11407 stomachs with food) are discussed in this chapter. Shrimps were found in stomachs of 71 fish species. Shrimps were identified up to species or, at least, to genus levels in 66 fish species. Among them, there were mainly demersal (35 or 53%), demersal-pelagic (14 or 20.3%) and bottom (13 or 19.4%) shrimps. There were also 5 pelagic species (7.6%). Among fish studied there were species inhabiting shelf edge (28 or 42.5%), shelf (22 or 33.5%) and slope (17 or 25.8%).

Number of shrimp species found in stomachs of any one fish species varied from 1 to 10. One shrimp species was found in 31 fish species (44%) and 10 species - in *Merluccius merluccius* only. The relationship between number of shrimp species in food of one fish species and number of fish species that fed on these shrimp species approximated by so-called «concave curve of taxonomists» by Willis.

Proportions by weight of shrimps in fish virtual food lumps varied from 0.02 to 100%, that meant that shrimps were main (in 21 fish species; more than 50% of total food weight), secondary (in 24 fish species; 10-50%) and accidental (in 21 fish species; less than 10%) food. The whole spectrum of prey-predator relationships may be found between fishes and shrimp. The deeper live the fish, the more important become the shrimp in their diet, and the weaker is the connection with the bottom in these fish.

Twenty taxa of shrimps (including 18 species belonging to 13 genera and 8 families, also *Processa* spp. and non-identified Sergestidae) were identified in stomachs of fishes studied. *Pontophilus spinosus*, *Plesionika antigai*, *P. martia*, *Systellaspis pellucida*, *Acanthephyra purpurea*, *Aristeus antennatus* were found only once in one fish species. Only near-bottom slope shrimp *S. pellucida* played an important role in feeding of the fish *Bathygadus melanobranchus* (85.7%), with the rest of them varying between 4.7 and 17.8%. *Parapasiphae sulcatifrons* was found in stomachs of two fish species (0.3-2.6% by weight). The main trophic pressure by fish was observed onto the rest of 13 shrimp species: each of them was found in stomachs from 5 to 25 fish species.

Frequency of occurrence of shrimps in fish stomachs did not coincide with their frequency of occurrence in trawl catches. On the shelf, *Processa* spp. was found only in 3 trawl catches (about 3%), but it was found in stomachs of 16 fish species (about 25%). At the shelf edge, the most abundant in trawl catches *Parapenaeus longirostris* and *Plesionika heterocarpus* were found in stomachs of only 11-12 fish species, while less abundant in catches *Alpheus glaber*, *Solenocera membranacea* and *Chlorotocus crassicornis* were found in stomachs of 22-24 fish species. In the upper part of the slope the most abundant in catches *P. martia* occurred in stomachs of one fish species, whereas less abundant in catches *Penaeopsis serrata* and *Pasiphaea sivado* were found in stomachs of 8 and 14 fish species correspondingly. There is a general feature being characteristic to all shrimp assemblages: shrimp species that are abundant at a certain depth range are not important in fish feeding, i.e. shrimps aggregated in dense schools are less available for fish predation than non-aggregated shrimps.

On the role of detritus in shrimp feeding

Allochthonous detritus is a compound substance composed of dead organic matter carried out to sea, and microorganisms inhabiting it. It was found only in stomachs of shrimps that have contacts with bottom. These shrimps include both facultative and obligate detritophages. The

facultative detritophages inhabit the shelf. The obligate detritophages are epibenthic shrimps inhabiting the shelf edge (opportunistic predators mostly from the family Pandalidae) and upper part of the continental slope (highly specialized to consumption of allochthonous detritus shrimps of the family Nematocarcinidae). Both groups of shrimps are characterized by the ontogenetic increase of the role of detritus in their feeding lump with increase in size. Relationship of shrimps with detritus food chain becomes noticeable at the lower part of the shelf situated near the lower boundary of the productive shelf zone. In this part of the ocean floor, the most rapid loss of organic matter takes place. The upper part of the continental slope (400-700 m depth) is not directly connected with the photic zone and represents the specific boundary characterized by a sharp decrease of organic matter concentration in water, minimum concentration of organic nitrogen, and maximum values of the ratio carbon to nitrogen. These features indicate a significant decrease in ratios of assimilate proteins to non-assimilate hydrocarbons. At these depths, the specific stable gradient appears that is strong enough to be an important ecological factor. By analogy with other environmental factors it was named as "trophogradient" or "trophocline". The assemblages of shrimps-detritophages are formed exactly at these depths in regions with terrigenous sedimentation. Shrimps-detritophages in these assemblages play a role of 'species-aedificators' (this term is close to the term "key-species") with large predatory shrimps of the family Aristeidae playing the 'consort role' role (co-existing with aedificator species).

Existence of the consortium (=shrimp assemblage) is determined by the species-aedificator, and the consortium disappears deeper than the species-aedificator depth range. Disappearance of the species-aedificator is due to decrease of amounts of organics in detritus accessible for assimilation by the shrimp-detritophage (contents of organic carbon in detritus between 500 m to 1000 m halved). Deeper the trophocline, the consort shrimps switch their feeding on pelagic animals that make diel vertical migrations, and therefore change their place in the trophic chain from detritus food chain to grazing food chain. The largest consort shrimps migrate deeper and become involved into grazing food chain via bathypelagic inter-zonal prey.

Probably, the existence of the interaction zone between two main food chains of the World Ocean in the upper part of the continental slope is the reason that this particular habitat is an "axis of symmetry" in changing the shrimp assemblage structure (Burukovsky, 1981, 1987). Particularly here the evolutionary trend splits in two pathways: either to move to abyssal benthos or to ascend to pelagic zone.

*Посвящается памяти
Кира Назимовича Несиса и
Бориса Георгиевича Иванова —
моих друзей, коллег, учителей,
строгих и доброжелательных критиков.*

Введение

Креветки — очень популярная группа гидробионтов. Прежде всего, это промысловые объекты, которые играют важнейшую роль в экономике мирового рыболовства, хотя и составляют всего лишь около 3% мирового улова. Несмотря на столь небольшую цифру, роль креветок несравнимо велика, что объясняется постоянным повышением спроса на них. Уровень потребления креветок повышается во многих странах, служа своеобразным индикатором роста благосостояния широких слоев их населения, поскольку креветка там — престижный продукт питания. Это явление наблюдается и в нашей стране.

С другой стороны, креветки заселяют самые разные биотопы от поверхности океана до абиссали от Арктики до Антарктики, широко распространены в пресных водах субтропиков и тропиков, встречаются в подводных пещерах, демонстрируют сложные формы поведения и симбиоза с другими гидробионтами, образуют массовые скопления в гидротермальных вентях и нередко занимают ключевые позиции в трофических цепях, поскольку могут быть и детритофагами, и некрофагами, и хищниками с самыми разными способами охоты. Многие креветки служат важными объектами питания для промысловых рыб (Буруковский, 1985, 1989а,б, 2003, 2007; Буруковский, Патокина, 2001; Верещака, Гебрук, 2002; Martin, Haney, 2005). Этим обусловлен непреходящий интерес исследователей к таксономии и разным аспектам биологии данной группы гидробионтов.

Одна из ключевых проблем биологии креветок — трофологическая, то есть проблема исследования разных аспектов питания креветок: состава их пищи, трофических взаимоотношений с другими гидробионтами. Она многогранна, так как ее решение должно помочь ответить на целый ряд вопросов: состав пищи, трофическая классификация креветок, их роль в трофических сетях водоемов и многие другие. Не случайно, что разные аспекты их питания освещены в очень большом количестве публикаций, первые из которых появились 100-120 лет назад.

К настоящему времени количество таких публикаций по самым разным аспектам трофологии креветок давно перевалило за две, а возможно, за три сотни названий, но до сих пор отсутствует обобщение их результатов. Эти публикации ограничены узким кругом объектов исследования, и выхода за пределы некоего круга таксономических групп не наблюдается, не считая статьи Буруковского (1985), посвященной краткому обзору питания 48 видов креветок из западноафриканских вод и попытке их трофической классификации, и работ испанского исследователя Картес (например, Cartes et al., 2002), где в одной работе сведен анализ состава пищи рыб и креветок Альборанского моря (западное Средиземноморье).

Данная книга — первая, посвященная описанию состава пищи и особенностей питания креветок. Мы не претендуем на обобщение в ней всего, что известно о питании креветок. Книга содержит трофические характеристики креветок из разных районов всех пяти океанов Мирового океана, из разных климатических зон, разных глубин от уреза воды до материкового склона и до глубин примерно 1500 м, а также эпи- мезо- и верхне- батипелагических креветок. В том числе описан состав пищи двух видов креветок, обитающих в нашем регионе. Объектами исследований стали креветки не только разных таксономических и географических, но и разных экологических группировок. Это позволило выявить некоторые общие закономерности питания креветок. Питание большинства видов ранее никогда не исследовалось. При всех недостатках, которые присущи работам

такого рода, благодаря публикации книги в научный обиход будет вовлечена огромная информация, ранее не известная специалистам.

Актуальность и важность исследования питания животных вряд ли требует еще каких-то особых доказательств и дополнительного обоснования. Поэтому не хочется занимать этим внимание читателя. Но нам хочется написать несколько слов о том, с чего это все-таки началось.

Регулярно заниматься исследованием питания креветок я начал с 1965 года, в своем первом целиком креветочном рейсе. Мы работали тогда на промысле креветок у берегов Западной Африки, в водах Мавритании, недалеко от мыса Тимирис. Объектом лова был *Farfantepenaeus notialis*. Я находился на борту промыслового судна СРТМ «Маяк». Выловленную ночью креветку тут же варили в специальных автоклавах, морозили и сдавали на борт транспортного судна. Тралили ночью, и моя работа, соответственно, тоже была ночная. Однажды я, проанализировав за ночь биологическое состояние с полтысячи креветок, вышел после завтрака (бутерброд с маслом и все теми же креветками, плюс почти литровая кружка сладкого какао) покурить на палубу. Рядом с исходящим паром автоклава сидела подвахта, обрывавшая вареным креветкам голову перед сдачей на базу для заморозки. Не знаю, что мне стукнуло в голову, но я бросил сигарету за борт, взял пригоршню головогрудей из обреза, стоявшего у ног матросов, и полез в свою «лабораторию». Ею служил так называемый «консервный цех» — треугольный закуток с левого борта носовой части судна площадью полтора квадратных метра, куда я, тогда очень худой, втискивался еле-еле. Оставалось место только для бинокля, который я ставил на столик агрегата для закатки банок с пресервами. Ведро с креветками располагалось подо мной, между ног, а измеренные и вскрытые экземпляры я выкидывал через плечо в бадью, стоящую на палубе у меня за спиной. Ассистировавший мне коллег-гидролог, покойный С.К. Буланенков, лежал на сетях в сетеснастном трюме (другая поза была невозможна), голова его торчала справа из «форточки» чуть впереди и выше меня. В таком положении он записывал диктуемую мной информацию. Вот в это «гнездо» я и ввинтился, содрал с первой креветки карапакс, выдернул пинцетом желудок и вскрыл его. На чашку Петри высыпалось вареное содержимое — с десятков головогрудных отделов маленьких раков-отшельников. Я очень ярко представил себе, как креветка нападала на этих рачков, отхватывая своими клешнями то, что торчало из раковины! Смех — смехом, но по материалам именно того рейса была выполнена моя первая публикация по питанию креветок (Burukovsky, 1965).

Так и началась эта работа, которая никогда надолго не прерывалась. Она мне очень нравится. Более того, порой, когда на душе бывало не очень хорошо, именно исследование содержимого желудка какой-нибудь креветки оказывалось целебным. Придешь с утра пораньше, усядешься за бинокль и после обработки двух-трех желудков вдруг обнаруживаешь, что кусок льда в твоей душе растаял и жизнь опять стала казаться, даже не то, чтобы сносной, а и вполне привлекательной. Поэтому я трофологии благодарен не только за увлекательность поиска и радость находок, но и за ее умиротворяющее свойство.

За прошедшие 40 с лишним лет мною было опубликовано более 30 работ, целиком или в какой-то степени посвященных питанию тех или иных видов креветок (см. список литературы). Они содержат информацию о составе пищи около 60 видов креветок. Однако до настоящего момента оставались неопубликованными аналогичные материалы, по крайней мере, еще по пяти десяткам видов, что вместе с потребностью собрать воедино все полученные мною результаты, рассеянные по разным статьям, и послужило причиной написания данной книги.

Насколько мне известно (возможно, я ошибаюсь, но вряд ли) эта книга — первая монография, посвященная всецело питанию креветок. Картес (Joan E. Cartes, Institut de Ciències del Mar, Barcelona, Spain) единолично и в соавторстве опубликовала большое количе-

ство работ, посвященных питанию креветок северо-западной части Средиземного моря (шесть из них цитируются в данной книге), но они не объединены в книге и, даже будучи объединены, выводы книги будут иметь узкорегиональные ограничения. Но, следовательно, мы рискуем стать объектом критики коллег, совершив все возможные в таком случае ошибки. О таком риске прекрасно написал А.И. Кафанов (2005) в предисловии к своей замечательной книге «Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии». Мы готовы к такой критике. В любом случае те фактические данные о питании конкретных видов креветок, которые содержатся в этой книге, как я надеюсь, пригодятся моим коллегам.

В процессе этой работы мне приходилось сотрудничать и контактировать с очень многими людьми. У некоторых я учился, других учил сам, третьи помогали мне самыми разнообразными способами, ко многим обращался за помощью и советом. И на этих страницах мне хочется упомянуть их. В первую очередь это Ю.М. Фроерман, который, будучи еще студентом и одновременно лаборантом, выполняющим мои поручения, подметил некоторые интегральные характеристики питания креветок. Именно поэтому одну из них (среднее количество компонентов в пищевом комке) я назвал коэффициентом Фроермана (Буруковский, Фроерман, 1974). Кроме того, вместе с ним, а также с С.Н. Олениным и И.А. Олениной (когда они были студентами) мы изучали питание креветок *Solenocera membranacea* и *S. africana*. Питание *Farfantepenaeus notialis* было изучено совместно с очень рано ушедшим из жизни С.Т. Птициным (Буруковский, Птицин, 1976); *Aristeus varidens* и *Aristaeopsis edwardsianus* — с Е.П. Бабановой; *Nematocarcinus africanus* — с Л.М. Макаровой (Хитровой) (Буруковский и др., 1982); *Pasiphaea sivado* — О.В. Кольцовым и Е.В. Пахомовым (Кольцов, Пахомов, 1986); *Sycionia galeata* — с З.А. Чешевой; *Processa borborensis* и *P. parva* — с А.В. Вагиным; *Plesionika heterocarpus* — с О.М. Потютко (Буруковский, Потютко, 2001); *Heterocarpus ensifer* — с В.С. Никитиной (Буруковский, Никитина, 2004), и с нею же — *Palaemon elegans* (в печати); *Pandalus borealis* — с И.В. Ивановой (Буруковский, Иванова, 2005), *Crangon allmanni* — с С.Ю. Григоренко (в данной книге), *Alpheus* cf. *longiforceps* — совместно с Е.В. Чунжиной (Буруковский, Чунжина, 2009).

Огромный объем материала по изучению роли креветок в питании рыб мы обработали вместе с Ф.А. Патокиной (Буруковский, Патокина, 1990, 2001). В сборе материалов по распределению и питанию *Merluccius polli* принимали участие А.В. Абрамов и С.В. Михайлин.

В определении таксономической принадлежности некоторых компонентов пищевого комка мне помогали В.Н. Андронов, В.Н. Ассоров, Е.Б. Волошина, А.В. Гаевская, И.Ю. Еубарева, Л.Н. Грузов, А.В. Гущин, Н.Н. Жигалова, А.А. Ковалева, Д.В. Кондарь, Ч. Коска (С. Koska), Е.И. Кукуев, Н.В. Кучерук, В.О. Мокиевский, Т. Линковский (Т. Linkovski), М. Липинский (М. Lipinski), Ч.М. Нигматуллин, С.Н. Семенова, М.Н. Соколова, Я.И. Старобогатов, Ю.М. Фроерман.

А.Л. Верещака помог мне уточнить видовую принадлежность исследованных мною креветок из семейства Sergestidae. И.Н. Марин передал материал по *Alpheus* cf. *longiforceps*, а затем консультировал вместе с докт. А. Анкером (А. Anker, Smithsonian Tropical Research Institute) по таксономическому статусу исследованного вида. Материалы по виду *Crangon allmanni* были мне переданы М. Тюркаем (Dr. Tiirkay, Senckenberg, Франкфурт-на-Майне), по некоторым редким креветкам, которые были использованы при работе над главой об эволюционных аспектах трофоадаптациогенеза креветок, — А.В. Чесуновым. Материалы по питанию креветки *Crangon crangon* и *Palaemon elegans* были собраны в 2005-2008 гг. совместно со студентами 1 и 2-го курсов во время их летних практик (надеюсь, они меня простят за то, что я не перечислил их всех — из-за слишком большого количества). В этом захватывающе увлекательном занятии вместе с ними принимали участие преподаватели С.Ю. Кузьмин, С.А. Судник, а также мои аспиранты С.В. Алексан-

дров, Е.А. Брагина, Д.В. Манаков, С.Г. Матвий, О.М. Потютко, О.А. Тумилович и мой бывший студент, а ныне научный сотрудник АтлантНИРО А.А. Гусев.

Ряд очень ценных методических советов в самом начале моей работы мне дала М.В. Желтёноква. Рукописи моих статей читали и делали много существенных замечаний Г.М. Беляев, А.В. Гаевская, О.Н. Зезина, Б.Г. Иванов, А.А. Нейман, К.Н. Несис, Ч.М. Нигматуллин, М.Н. Соколова, В.А. Спиридонов, Е.П., Турпаева.

Е.В. Пахомов, студентом изучавший питание *Pasiphaea sivado* под моим руководством, а ныне профессор Ванкуверского университета, и Е.В. Лисицкая, сотрудница Института биологии южных морей (Севастополь), неоднократно помогали мне в поиске остро необходимых, но недоступных мне в то время литературных источников.

Лаборант лаборатории промысловых беспозвоночных АтлантНИРО и моя помощница на протяжении многих лет В.А. Никифорова, а также мои бывшие студенты С.В. Цигвинцев и А.В. Трунова выполнили большой объем подготовительной технической работы. Д.В. Журко консультировал меня по вопросам компьютерной графики и верстки и вообще обеспечивал бесперебойное функционирование компьютера.

Мои друзья и коллеги Ч.М. Нигматуллин и А.И. Архипкин перевели на английский язык оглавление, названия таблиц, рисунков и краткое резюме книги.

А сколько моих коллег собирали для меня креветок в многочисленных рейсах, работали рядом со мной на палубе, ассистировали мне, как и упоминавшийся выше С.К. Буланенков, в отборе проб и проведении биологических анализов... Их перечислить просто невозможно. Но я никого из них не забыл.

Всем упомянутым выше моим друзьям, коллегам, учителям, ученикам и соратникам я приношу искреннюю признательность, прекрасно сознавая, что в действительности никакими словами не выразить, как я им благодарен за все, что они сделали для того, чтобы эта книга вышла в свет.

Материал

Материал по питанию креветок был собран в период с 1965 по 2007 год в разных районах Атлантического, Индийского, Тихого и Южного океанов, а также в Балтийском и Белом морях (список видов — табл. 1). Сбор производился преимущественно в рейсах промысловых (1-я креветочная экспедиция, 1965 г., СРТМ «Маяк», воды Мавритании), поисковых (например, креветочные экспедиции 1966-1970 гг., СРТР 9086 и др., залив Биафра), научно-поисковых и научно-исследовательских судов (например, СРТМ «Лангуст», 1973 г., в водах Анголы; НИС «Фиолент», 1975-1976 г., в водах Камеруна, Габона и Анголы; РТМ «Белогорск», 1978 г. — в водах Марокко, 1980-1981 гг. — в районах Западной Сахары, Гвинеи-Бисау, Сьерра-Леоне, Либерии, Республики Бенин; НИС «Профессор Седлецкий», 1984 г. - в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции; в двух рейсах НИС «Профессор Штокман»: 1985 — Юго-Западная Африка, Намибия; 1987 — Тихий океан, подводные поднятия Сала-и-Гомес и Наска; в рейсе НИС «Академик Курчатов»: 1986 — Юго-Западная Африка, Намибия; в 17-м рейсе НИС «Витязь», 1988 г. — Юго-Западная часть Индийского океана). Последние годы материал по питанию некоторых креветок был собран на сублиторали Белого и Балтийского морей.

Это источники основного массива материала. Но, кроме этого, креветки поступали к нам для обработки из самых разных рейсов, разных районов преимущественно Атлантического, но также и других океанов. Во избежание загромождения данного раздела этой информацией более точные сведения будут приведены в качестве преамбулы к описанию состава пищи каждого из конкретных видов креветок.

Всего нами было исследовано 22 955 желудков у 115 видов креветок, относящихся к 53 родам из 18 семейств, в 16 293 из них была пища, а 5709 желудков было полными (под-

робнее — табл. 1). Состав пищи не менее чем у 75% видов, перечисленных в табл. 1, описан впервые нами в этой работе или других опубликованных ранее статьях.

Параллельно, хоть и не так регулярно, собирался материал о находках креветок в желудках других животных. В книге использованы данные только о тех из них, где фрагменты креветок были идентифицированы нами до вида (93 желудка более 30 видов рыб и кальмаров). Эти данные использованы при описании питания конкретных видов креветок. Кроме того, нами были специально исследованы роль креветок в питании рыбы *Merluccius polli* из вод Анголы (Буруковский, 1991), а также трофические взаимоотношения рыб и креветок в водах Марокко (Буруковский, Патокина, 1990, 2001). Обзор материала, использованного при написании глав о трофических взаимоотношениях креветок и рыб, а также об эволюционных аспектах трофоадаптациогенеза, приводится в упомянутых главах.

Таблица 1

Список исследованных видов и объем материала The list of studied shrimp species and data on material volume

№ / п/п	Вид	Число вскрытых желудков		
		всего	с пищей	из них полные
1	2	3	4	5
1	<i>Sergia regalis</i> *	317	266	33
2	<i>Sergia grandis</i> *	49	39	9
3	<i>Sergia robusta</i>	210	116	18
4	<i>Sergia splendens</i>	5	4	1
5	<i>Sergestes diapontius</i> *	32	17	5
6	<i>Sergestes atlanticus</i>	12	12	2
7	<i>Farfantepenaeus notialis</i>	1232	1232	933
8	<i>F. subtilis</i> *	166	166	82
9	<i>F. brasiliensis</i> *	99	99	57
10	<i>Melicertus kerathurus</i>	80	80	66
11	<i>Parapenaeopsis atlantica</i> *	88	88	13
12	<i>Metapenaeopsis miersi</i> *	104	104	18
13	<i>Parapenaeus longirostris</i>	?	285	?
14	<i>Parapenaeus fissuroides</i>	31	31	12
15	<i>Funchalia villosa</i>	150	103	22
16	<i>F. woodwardi</i>	350	350	74
17	*	651	639	419
18	<i>Aristeus semidentatus</i>	2	2	—
19	<i>Aristeus antenatus</i>	3	3	1
20	<i>Aristeomorpha foliacea</i>	24	18	4
21	<i>Aristeopsis edwardsianus</i>	288	288	178
22	<i>Austropenaeus nitidus</i>	64	56	1
23	<i>Haliporoides madagascariensis</i>	24	24	3
24	<i>H. triarthrus</i>	22	22	2
25	<i>Solenocera africana</i>	290	290	154
26	*	8	8	1+
27	<i>S. membranacea</i>	108	108	41
28	<i>S. mutator</i>	20	20	—
29	<i>Hymenopenaeus chacei</i>	17	17	5
30	<i>H. debilis</i>	6	6	3

1	2	3	4	5
31	<i>H. halli</i>	25	25	—
32	<i>Hadropenaeus lucasii</i>	125	117	33
33	<i>Gennadas valens</i>	235	193	65
34	<i>Gennadas brevirostris</i>	1	1	1
35	<i>Benthesicymus investigatoris</i>	13	13	2
36	<i>Benthesicymus iridescens</i>	4	4	1
37	<i>Benthesicymus bartletti</i>	1	1	—
38	<i>Sicyonia galeata</i>	60	60	10
39	<i>S. nasica</i>	12	9	3
40	<i>Oplophorus gracilirostris</i>	27	17	—
41	<i>O. novaezealandiae</i>	1200	1011	346
42	<i>O. spinosus</i>	387	382	201
43	<i>O. typus</i>	12	10	—
44	<i>Systellaspis debilis</i>	2129	1995	422
45	<i>S. pellucida</i>	13	13	1
46	<i>Acanthephyra acanthitelsonis</i>	26	26	17
47	<i>A. fimbriata</i>	9	6	3
48	<i>A. eximia</i>	33	27	—
49	<i>A. kings ley i</i>	64	64	46
50	<i>A. pelagica</i>	766	623	181
51	<i>A. purpurea</i>	1282	968	314
52	<i>Ephyrina figueirai</i>	183	122	9
53	<i>Meingododra vesca</i>	14	2	—
54	<i>Notostomus crosnieri</i>	8	5	1
55	*	5	5	1
56	<i>Nematocarcinus africanus</i>	379	379	177
57	*	28	28	18
58	<i>N. romenskyi</i>	25	25	14
59	<i>N. lanceopes</i>	15	15	15
60	<i>N. sigmoides</i>	1	1	1
61	<i>Pasiphaea barnardi</i>	79	35	1
62	<i>P. grandicula</i>	133	87	12
63	<i>P. hoplocerca</i>	67	39	10
64	<i>P. multidentata</i>	30	15	—
65	<i>P. semispinosa</i>	1477	983	166
66	<i>P. sivado</i>	349	103	16
67	<i>P. tarda</i>	3	3	2
68	<i>Eupasiphae gilesii</i>	42	18	6
69	<i>Glyphus marsupialis</i>	-1000	29	10
70	<i>Parapasiphae sulcatifrons</i>	573	176	39
71	<i>Psathyrocaris infirma</i>	20	7	1
72	<i>Exhippolysmata hastatoides</i>	13	13	3
73	<i>Merhippolyte agulhasensis</i>	65	42	8
74	<i>Chorismus antarcticus</i>	37	21	2
75	<i>Nematopalaemon hastatus</i>	447	134	11
76	<i>Palaemon elegans</i>	330	201	54
77	<i>Campylonotus vegans</i>	23	12	2
78	<i>Campylonotus semistriatus</i>	25	17	1
79	<i>Stylodactylus pubescens</i>	5	5	—

1	2	3	4	5
80	<i>Alpheus glaber</i>	2	2	1
81	<i>Alpheus macrocheles</i>	1	1	—
82	<i>Alpheus cf. longiforceps</i>	44	44	25
83	<i>Pandalus borealis</i>	-1800	689	135
84	*	160	160	65
85	<i>Parapandalus narval</i>	35	35	30
86	<i>Parapandalus brevipes</i>	16	10	1
87	<i>Plesionika acanthonotus</i>	158	125	31
88	<i>P. edwardsii</i>	300	217	217
89	<i>P. ensis</i>	61	42	21
90	<i>P. heterocarpus</i>	294	294	156
91	<i>P. martia</i>	155	151	84
92	<i>P. carinata</i>	-500	263	137
93	<i>P. holthuisi</i>	10	10	1
94	#	121	121	46
95	<i>H. grimaldii</i>	60	33	14
96	<i>H. laevigatus</i>	34	24	11
97	<i>H. sibogae</i>	235	193	28
98	<i>H. dorsalis</i>	15	7	3
99	<i>H. woodmasoni</i>	13	11	—
100	<i>H. gibbosus</i>	38	11	2
101	<i>H. vicarius</i>	28	23	1
102	<i>Chlorotocus crassicornis</i>	50	41	11
103	*	33	19	5
104	<i>Pandalopsis ampla</i>	7	5	2
105	<i>Processa parva</i>	13	13	—
106	<i>P. borboronica</i>	8	8	—
107	<i>P. mediterranea</i>	1	1	1
108	*	1	1	1
109	<i>Glyphocrangon dentata</i>	11	7	—
ПО	<i>G. wagini</i>	129	79	5
111	<i>Crangon crangon</i>	1416	621	230
112	<i>C. allmanni</i>	639	351	92
113	<i>Notocrangon antarcticus</i>	223	69	12
114	<i>Parapontophilus gracilis</i>	70	36	7
115	<i>Aegeon cataphracta</i>	9	3	—
116	<i>Aegeon lacazei</i>	1	1	—
	Итого	22955	16293	5709

Состав пищи у этого вида впервые описан нами. "The data on food composition in given species is described for the first time.

Методика

подавляющее большинство креветок было собрано из уловов донных или пелагических тралов самых разных типов и размеров. Лишь материал по креветкам *Crangon crangon* и *Palaemon elegans* был собран на глубинах не более 1 м обыкновенным рыболовным сачком с ячеей 0,5 мм или ручной драгой с прямоугольной рамой 1x0,5 м с размером

ячей дель 0,5 мм. Материал по креветкам из западноафриканских вод получен преимущественно из уловов трала «Хек-4М», используемого во время проведения учетных ихтиологических работ. Точно установить тип трала и длительность траления в каждом случае невозможно, так как порой материал попадал в наши руки через третьих лиц. Поскольку количественная оценка уловов нами не производилась, это обстоятельство не существенно.

По этой же причине было невозможно заранее определить объем пробы. От вида к виду креветок он варьирует в широких пределах, зависящих от самых разных причин (например, от величины улова, а порой просто от наличия на борту посуды для фиксации). Пробы фиксировали 4%-ным формалином.

Перед тем, как приступить к исследованию содержимого желудков, креветок подвергали биологическому анализу. Методика анализа была разработана нами (Буруковский, 1992а) и неоднократно апробирована в работе лаборатории промысловых беспозвоночных АтлантНИРО. В соответствии с нею измерение креветок производится двояким способом. У пенеоидных креветок всегда измерялась общая длина тела (ДТ) от глазных орбит до конца тельсона. У каридных креветок, как правило, была измерена длина карапакса от глазных орбит до середины заднего края карапакса (ДК), а если удавалось (у фиксированных каридных креветок тело не всегда удается разогнуть без его повреждения), и общая длина тела. Поэтому на всех рисунках, где эти обозначения имеются, мы обязательно указываем, что именно было измерено у данного вида креветок.

Прежде чем перейти к описанию использованных методов оценки состава пищевого комка, хотелось отметить следующее.

Литература по изучению питания гидробионтов очень обширна. Особенно велик объем информации по естественному питанию рыб. По Шорыгину (1952), список публикаций на эту тему ко времени публикации его книги насчитывал около 2000 названий. За прошедшие полвека он, конечно же, существенно увеличился. Подробный анализ примерно 1000 из этих работ позволил Шорыгину (1952) дать обзор всех существующих методов исследования питания рыб и их сочетаний, используемых трофологами. Полнота этого анализа хорошо подтверждается более поздним обзором Хайслопа (Hyslop, 1980). Если не считать некоторых особенностей, обусловленных спецификой строения ротовых органов креветок, известные нам методы изучения питания креветок ничем принципиально не отличаются от описанных в вышеупомянутых работах. Это позволяет нам очень коротко на них задержаться, прежде чем мы опишем наш вариант, использованный в данной книге. Мы не претендуем на полноту анализа, так как смогли ознакомиться далеко не со всеми работами, имеющимися в нашем списке. Но еще раз напомним, что в общих чертах использованные в них методы не выходят за рамки тех, что содержат цитированные выше авторы (Шорыгин, 1952; Hyslop, 1980).

Исследование состава пищи у креветок и других десятиногих раков сильно затрудняется особенностями строения их ротового аппарата и желудка. Мандибулы, снабженные у большинства креветок режущим и жевательным отростками, способны разрывать и дробить пищу на мелкие кусочки, а желудочная мельница, состоящая из хитиновых зубчиков или захваченных креветками песчинок, продолжает этот процесс, что очень затрудняет применение весовых методов с использованием частных индексов наполнения (Шорыгин, 1952). Поэтому данный метод практически не используется специалистами по изучению питания креветок.

С другой стороны, наш краткий обзор осложнен тем, что в некоторых работах методы анализа содержимого желудков вообще не указаны (Lagardere, 1977; Boddeke, Kat, 1979). Лишь из контекста можно понять, что кроме составления списка видов, обнаруженных в желудках креветок, эти авторы как-то оценивали долю хотя бы явно доминирующих объектов в съеденной пище.

В остальных работах встречаются следующие методы оценки состава пищи и их совокупности.

Самый простой: отметить наличие или отсутствие тех или иных пищевых объектов в желудках, например, плюсом или минусом в соответствующих таблицах (Чиндонова, 1959; Renfro, Pearcy, 1966; Omori, 1974; Storch et al, 2001).

Наиболее распространен метод учета частоты встречаемости пищевых объектов. Как правило, это процент встреч данного пищевого объекта от общего количества исследованных желудков или только желудков с пищей (Plagmann, 1940; Waren, Sheldon, 1967; Maurin, Carries, 1968; San Feliu, Alcaraz, 1971; Wenner, 1978; Wienberg, 1980, 1981; Scalera Liaci, Piscitelli, Sciscioli, 1982; Nishida, Pearcy, Nemoto, 1988; Hanamura, Matsuoka, 2003).

Некоторые исследователи ограничиваются лишь подсчетом съеденных жертв. В результате завышается роль мелких и поэтому более многочисленных объектов питания (Foxton, Roe, 1974; Walters, 1976; Kensley., Walker, 1982).

Остальные авторы используют сочетание нескольких приемов. Так, Гарвердиева (1979, 1981), которая, правда, исследовала питание не креветок, а дальневосточных крабов, использовала в дополнение к частоте встречаемости частоту доминирования (частоту встречаемости желудков, в которых явно преобладал какой-то один объект питания) в процентах, а также общий индекс наполнения желудков. Другие сочетали определение частоты встречаемости объектов питания с подсчетом количества съеденных жертв (Lagardere, 1972, 1973; Birkely, Guliksen, 2003). Своеобразный вариант этого сочетания предложили Флок и Хопкинс (Flock, Hopkins, 1992), которые подразделили все объекты питания, обнаруженные у креветок-сергестид Мексиканского залива, на 21 пищевую категорию. Информация о составе пищи у конкретных особей была зарегистрирована как наличие или отсутствие каждой из этих категорий. В окончательной характеристике состава пищи для каждого исследованного вида наличие каждой пищевой категории было суммировано для всего количества вскрытых креветок, и сумма для каждой категории была выражена в процентах от общего количества пищевых типов, зарегистрированных для данного вида. В таком виде эти результаты оказались формализованы настолько, что почти потеряли биологический смысл.

Во всех прочих известных нам работах наряду с другими подходами использованы те или иные формы оценки объемных соотношений различных объектов питания в пищевых комках исследованных креветок (Турпаева, 1948; Волова, Микулич, 1963; Буруковский, 1969, 1972, 1975, 1980, 1985, 1986а, 1988, 1993, 1998, 2000, 2003, 2003а; Буруковский, Бабанова, Макарова, 1982; Буруковский, Гаевская, 1983; Буруковский, Иванова, 2005; Буруковский, Трунова, 2007; Буруковский, Никитина, 2004; Буруковский, Потютко, 2001; Буруковский, Птицин, 1976; Буруковский, Роменский, 1985; Буруковский, Фроерман, 1974; Bugukovsky, 1965, 1968, 1969, 1994; Кольцов, Пахомов, 1986; Роменский, 2001; Whale, 1985; Cockroft, McLachlan, 1986; Rainer, 1992; Cartes, Sarda, 1989; Cartes, 1993, 1993а, 1993б; Pakhomov, Froneman, Kuun, Balarin, 1999). Особняком стоит работа Хефернана и Хопкинса (Heffernan, Hopkins, 1981), посвященная креветкам семейства *Venthesicytidae* восточной части Мексиканского залива: содержимое желудков ими высушивалось и доводилось до постоянного веса, затем определялась средняя биомасса (так в статье — Р.Б.) за каждый промежуток времени (идет речь о суточной динамике). Судя по соответствующей таблице, учитывалось, в скольких желудках был встречен данный пищевой объект, а потом виды попарно сравнивались, и на основании этого высчитывалась степень подобия. В этой работе главная цель — сравнительная характеристика видов, а не собственно питание каждого из них.

Более подробно суть используемого нами подхода состоит в следующем. Исследованию питания предшествовал биологический анализ (см. выше). Затем извлеченный из креветки желудок клался в чашку Петри. После его вскрытия сначала определялась степень его наполнения по 4-балльной шкале (Буруковский, 1969):

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

Содержимое желудка исследовалось в капле воды с помощью бинокулярной лупы МБС-9 или при необходимости с помощью микроскопа. Идентификация таксономической принадлежности жертв по их остаткам, как правило, производилась с точностью до класса или отряда (например, Gastropoda или Bivalvia, Mysidacea, Euphasiacea или Isopoda). Конечно, каждый раз мы стремились определить таксономическую принадлежность жертвы как можно точнее, в идеале — до вида, но это не было самоцелью. Для нас значительно важнее выяснение принадлежности жертвы к определенной жизненной форме, отнесение ее к конкретной адаптивной зоне (пелагическая, донная, сидячая, зарывающаяся и тому подобная форма).

Во избежание недоразумений мы должны отметить, что при описании содержимого желудков под «пищевыми объектами» мы подразумеваем ту часть пищевого комка или те жертвы, которые относятся к данному таксону, независимо от количества съеденных особей (Буруковский, 1985). Используя же термин «пищевые компоненты», мы имели в виду не только собственно объекты питания, но и несъедобные предметы, попадавшие в желудках (песчинки, спикулы и т.п.).

Жертвы подсчитывались и измерялись с помощью линейки окуляр-микрометра бинокулярной лупы с максимально доступной точностью, зависящей от увеличения объектива. Поскольку креветки сильно измельчают свою добычу, измерить жертву целиком удастся далеко не всегда, поэтому обычно мы использовали для этого те части тела (прежде всего скелетные элементы), которые поддаются измерению (чешую, хрусталики глаз, отолиты или позвонки у рыб, щетинки у Chaetognatha и кольчатых червей, статолиты у мизид и т.п.).

В зависимости от количества пищи в желудке соотношение компонентов в пищевом комке оценивалось по-разному. Во всех желудках с пищей определялось наличие той или иной жертвы, и эти данные использовались для расчета частоты их встречаемости (как процент желудков, в которых была встречена данная жертва или данный компонент от числа всех исследованных желудков с пищей). В полных желудках (оцениваемых баллом наполнения 3) определялись объемные соотношения компонентов пищевого комка визуально с точностью до 10%. Полные желудки выбирались потому, что благодаря этому мы избегали воздействия на результат оценки разной переваренности пищевых остатков в той или иной степени опорожненных желудков. Жертвы или пищевые компоненты, доля которых составляла менее 10%, просто перечислялись. По этим данным рассчитывался затем реконструированный средний или виртуальный пищевой комок.

Впервые метод определения на глаз процентного соотношения пищевых объектов в желудке был использован М.В. Желтёнковой (1939) при исследовании роли моллюсков в питании северокаспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus*). Она и посоветовала нам использовать этот подход при изучении питания креветок.

Частота встречаемости объектов питания, их количество в желудке, а также размеры жертв или других компонентов в пищевом комке можно считать редуцированными характеристиками питания. Реконструированный усредненный или виртуальный пищевой комок можно уже отнести к интегральным характеристикам питания. Кроме этой к таковым можно отнести следующие рассчитываемые по данным изучения состава пищи параметры:

— среднее количество жертв в желудке (коэффициент Фроермана, Кф). Рассчитывается как сумма всех частот встречаемости кормовых объектов (песок или, например, спикулы губки сюда не включаются), поделенная на 100,"

— частота доминирования. Это частота встречаемости желудков (в %), где один из компонентов пищевого комка составляет 60% и более от его объема, то есть доминирует по количеству.

Оба этих показателя служат частными случаями более общего подхода. С его помощью можно от описательной характеристики питания данного вида перейти к идентификации способа добывания пищи или способа охоты у хищной креветки (под хищником мы понимаем животное, питающееся живой добычей, независимо от ее размеров и таксономической принадлежности). Этот подход мы применяем при характеристике почти всех видов, чье питание описано ниже, используя ранее опубликованные нами работы (Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985). В заключительной части книги мы еще раз возвращаемся к нему в специальном разделе «Классификация креветок по способам добывания пищи»), где уточняем этот подход, используя материал самой книги.

Редукционные и интегральные характеристики питания должны применяться совместно, так как они дополняют друг друга, поскольку первые можно считать дискретными, а вторые — континуальными параметрами питания. По отдельности они дают одностороннее представление о питании изучаемого объекта. В качестве примера можно привести роль фораминифер в питании некоторых видов. Их частота встречаемости может достигать 60-70%, благодаря чему они попадают в категорию наиболее часто встречающихся пищевых объектов. Но их доля в объеме виртуального пищевого комка не превышает 0,1-0,2% (исключение — вид *Alpheus cf. longiforceps*, см. ниже). Сопоставление этих двух характеристик вводит некий поведенческий параметр в оценку отношения данного вида креветки к фораминиферам. Еще ярче это выявляется, например, при анализе онтогенетических изменений частоты встречаемости и соотношения компонентов виртуального пищевого комка. Может, например, возникнуть такой вариант: частота встречаемости данной жертвы у более крупных креветок постепенно уменьшается, а ее доля в виртуальном пищевом комке увеличивается. Следовательно, креветка питается данной жертвой реже, но в больших количествах. Количество примеров можно было бы умножить, но все они приводятся ниже, в процессе описания питания конкретных видов.

Питание креветок Описание

состава пищи у исследованных видов

Семейство Sergestidae

Sergia regalis (Gordon 1939)

Sergia regalis — циркумтропический вид, встречающийся в тропической зоне всех океанов. Он характеризуется интерзональным батиметрическим распределением, мигрируя днем между верхними мезо- и батипелагиалью на глубинах 100-2000 м. Большинство креветок ночью держатся на глубинах 200-400, а днем — 1000-1700 м (Vereshchaka, 2000).

Материал был собран в районе Намибии в рейсе НИС "Академик Курчатов" (на ст. 4952, 30.01.1986, 17°37 ю.ш., 10°55 в.д., над глубиной 2330 м, на горизонтах 100, 200 и 500 м, с 17.15 до полуночи). Было исследовано содержимое 317 желудков, из них 266 содержали пищу и 33 из них были полными.

Размеры (ДТ) самцов находились в пределах 17-44, а самок — 14-52 мм. В летний период, когда были собраны наши материалы, абсолютно преобладает молодь. Модальные размеры самцов 27 мм. Судя по строению их петазмы, это неполовозрелые

особи. Более 50% самок — ювенильные особи, среди которых доминируют креветки с модальными размерами 24 мм. Модальные размеры самок с гонадами во II стадии и более продвинутых особей 42 мм. С другой стороны, бросается в глаза резкое возрастание доли созревающих самок (особенно с гонадами в IV стадии зрелости).

В водах Анголы креветки встречены в питании рыбы *Merluccius polli*.

Всю совокупность пищевых объектов в желудках *S. regalis* можно разделить на две хорошо различимые группы (табл. 2). Первая — относительно крупные гидробионты. Это зуфаузииды, среди которых полностью доминирует хищная *Nematoscelis megalops* (20-26 мм — Ломакина, 1978, то есть около 50% длины тела съевшей их креветки), кальмары из рода *Abraliopsis* sp. Щетинкочелюстные очень легко разрушаются в желудках, и мы лишь один раз встретили почти целую особь длиной около 10 мм (не менее 25% длины тела креветки) со щетинками 0,4 мм. Обычно в пищевых комках присутствовали лишь щетинки, длина которых была 0,8-1,35 мм. Следовательно, длина взрослых червей должна быть примерно 20-34 мм. К этой же группе следует отнести рыб, от которых в желудках оставались лишь скопления костей, амфиподы, хотя измерить их длину по тем фрагментам, что присутствовали в желудках, затруднительно. Эти объекты питания, как правило, были представлены в желудках остатками одной-двух особей.

В следующую группу необходимо включить всю совокупность остальных жертв, размеры которых варьировали от доли миллиметра и не превышали 1-2 мм. Это копепода (*Oncaea* sp., *Pareuchaeta* sp.) длиной 0,2-0,3 мм, а также радиолярии (0,5-1 мм), тинтинои-деи, перидинеи, диатомеи, эмбриональные раковинки гипонейстонного брюхоногого моллюска *Janthina* sp. (0,4 мм). Часть этих мелких жертв, видимо, служили транзитной пищей (Нигматуллин, Топорова, 1982), но радиолярии явно занимают в питании *S. regalis* особое место, так как их количество в желудках иногда достигало 70-100 экз. Это же относится к копеподам, которые тоже попадались от двух-трех и до десятка экземпляров, иногда целиком наполняя желудок.

Складывается впечатление, что *S. regalis* ведет себя по отношению к одним объектам питания как нападающий, а к другим — как пасущийся хищник (Буруковский, 1985).

Противоречивость трофической характеристики *S. regalis* подчеркивается при обращении к частоте встречаемости представителей этих двух объектов. Чаше всего (практически в каждом желудке) встречаются зуфаузииды (79,7%) и радиолярии (60,9%). К последним приближаются копеподы, попадающиеся в каждом втором желудке (49,2). Эти три объекта питания можно считать доминирующими. Следующая группа жертв (фораминиферы, щетинкочелюстные) встречаются в 6-10 раз реже, а все остальные, частота встречаемости которых не превышает 4,5%, можно просто отнести к случайным объектам питания, во всяком случае, в летнее время.

Таблица 2

Состав пищи у креветки *Sergia regalis*
Food composition in shrimp *Sergia regalis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Доля доминирования в пищевом комке, %
1	2	3	4
Эуфаузииды	79,7	28,5	24,2
Радиолярии (суммарный)	60,9	30,9	30,3
крупные	43,2	—	—
мелкие	21,8	30,9	30,3
Копеподы	49,2	32,7	21,2
Фораминиферы	10,9	—	—
Щетинкочелюстные	8,6	1,8	3,0

1	2	3	4
Рыба	4,5	1,5	—
Тинтиноидеа	4,1	0,3	—
Кальмары	2,6	2,5	3,0
Птероподы	1,9	—	—
Амфиподы	1,9	1,2	—
Яйца ракообразных	1,1	0,6	—
Диатомеа	0,7	—	—
Моллюск <i>Janthina</i>	0,7	—	—
Перидинеи	0,4	—	—
Мегалопы крабов	0,4	—	—
Личинки дидимозоид	0,4	—	—
Личинка стоматопод	0,4	—	—
Сальпы	0,4	—	—
Неопределенные остатки	0,7	—	—
Коэффициент Фроермана		- 2,34.	Всего
			81,7
Всего желудков	266	33	33

При анализе состава виртуального пищевого комка, в котором полностью господствуют те же три объекта питания (эуфаузида, копепода и радиолярии — вместе 92,2% от объема пищевого комка), обнаруживается, что, хотя размах варьирования доли этих объектов в пищевом комке невелик (28,5-32,7%), главными объектами питания служат копеподы и радиолярии, встречающиеся в 1,3-1,7 раза реже эуфаузиид. Следовательно, размеры их индивидуальных «порций» в пищевых комках заметно крупнее, чем эуфаузиид.

Отдельно нужно остановиться на роли радиолярий, которые, кстати, по частоте доминирования выходят на первое место. Оказывается, что высокая частота встречаемости радиолярий (60,9%) обусловлена суммарным учетом всех их встреч, вне зависимости от размеров. Однако радиолярии отчетливо подразделяются на две группы видов: «крупные», диаметром около 1 мм и крупнее (частота встречаемости 43,2%), и «мелкие», не превышающие 0,5 мм (частота встречаемости 21,8%), однако крупные всегда встречаются поодиночке, тогда как мелкие — как минимум, десятками экземпляров. Именно мелкие и составляют в среднем 30,3% объема пищевого комка.

Ренфро и Пирси (Renfro, Pearcy) утверждают, что сергестиды могут совмещать при добывании пищи своеобразную фильтрацию со способностью захватывать более крупные пищевые объекты и активно преследовать и схватывать подвижную добычу. С первого взгляда полученные данные вполне можно интерпретировать подобным образом. Однако описанная выше двойственность трофической характеристики *S. regalis* легко объясняется сменой типов охоты в онтогенезе (рис.1). Неполовозрелые креветки (с длиной тела до 30 мм) питаются чаще всего копеподами, мелкими радиоляриями и фораминиферами. Частота встречаемости этих объектов питания с увеличением размеров уменьшается. У взрослых особей, напротив, резко возрастает частота встречаемости эуфаузиид, крупных радиолярий, а также щетинкочелюстных, рыб и кальмаров.

В результате оказывается, что 5". *regalis* на ранних этапах онтогенеза, в первую очередь, пасущийся хищник-планктофаг, формирующий свой пищевой комок за счет копепод и мелких радиолярий, но с увеличением длины тела он приобретает способность нападать на хищных эуфаузиид, к каковым относится *N. megalops*. Коэффициента Фроермана (2,34) великоват для нападающего хищника и меньше, чем она обычно бывает у пасущихся хищников. Возможно, это как раз результат «смешанного» способа охоты у этого вида.

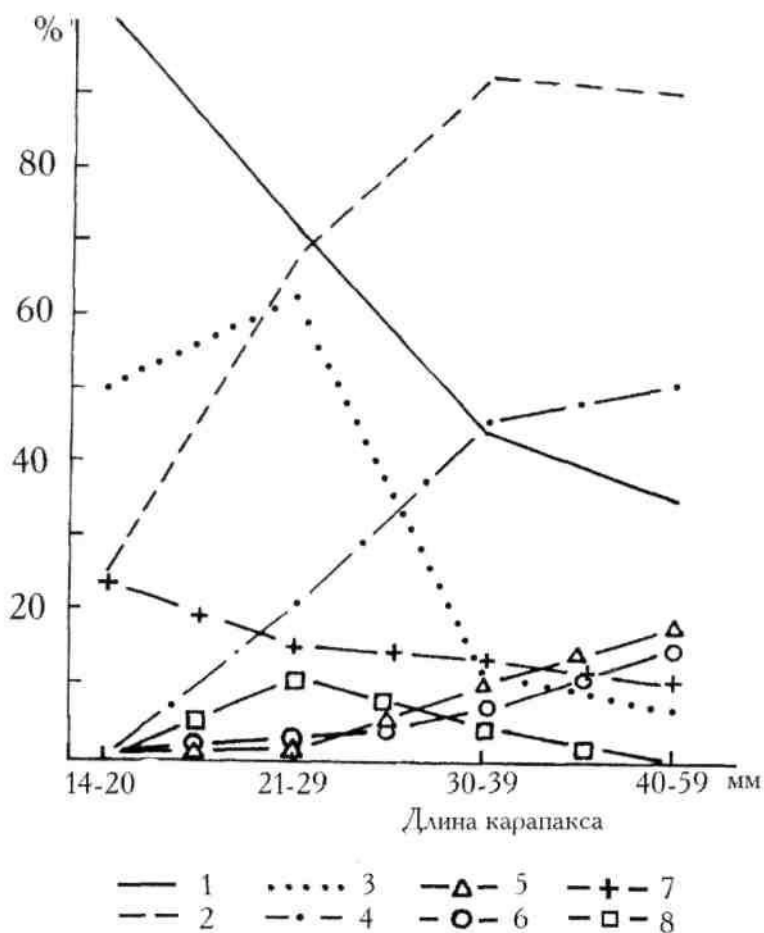


Рис. 1. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Sergia regalis* (частота встречаемости): 1 - копепода; 2 - эуфаузида; 3 - мелкие радиолярии; 4 - крупные радиолярии; 5 - щетинкочелюстные; 6 - рыба, кальмары; 7 - фораминиферы; 8 - прочие простейшие

Fig. 1. Ontogenetic variability of food composition in shrimp *Sergia regalis* (frequency of occurrence). 1 - copepods; 2 - euphausiids; 3 — small radiolarians; 4 — large radiolarians; 5 - chaetognaths; 6 - teleost fishes, squids; 7 - foraminifers; 8 - other protozoans

Sergia grandis (Sund 1920)

Sergia grandis — атлантический вид, обитатель тропических и субтропических регионов этого океана (Карибское море, западные и центральные районы Атлантики, район о-вов Зеленого Мыса). Вид с интерзональным вертикальным распределением. Большая часть креветок встречается на глубинах 200-500 м ночью и 800-1500 м — днем (Vereshchaka, 2000).

Наши материалы были собраны в основном в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» (01.08-02.09.1984 г., 36°18'9"-4Г58'5" с.ш., 15°01'-20°49' з.д., на глубинах 480-908 м в ночное время). Еще несколько экземпляров бы собраны в рейсах НИС «Вольный ветер» (21.10.1985 г., 07°58'4 ю.ш., 00°56'9 в.д., глубина 1000-690 м) и НИС «Академик Курчатов» (26.01.1986 г., 21°59' ю.ш., 12°14' в.д., глубина места 1540-1550, горизонт лова 50 м, 6-6.30).

Исследовано 49 желудков, в 39 из них содержалась пища, а 9 были полными. Длина креветок 66-106 мм (самцов — 66-90 мм, самок — 67-106 мм).

Форма остатков в желудках у *S. grandis* недвусмысленно свидетельствует о том, что это хищник. Они представляют собой, как правило, фрагменты тел, иногда позволяют реконструировать длину тела жертвы. Среди остатков эуфаузиид были определены *Meganicthyphanes norvegica* и *Stylocheiron maximum*. Длина съеденных рачков была равна 12-25 мм, составляя примерно 25-40% длины тела креветки. Мизида из семейства Eucoriidae (*Eucopia hanseni-1*) имела длину около 20 мм. Рыбы из семейства Mucrophidae (в том числе один раз — *Ceratoscopelus maderensis*) — примерно 30 мм, около 30% длины тела креветки. Судя по длине отолитов (0,3-0,6 мм), все съеденные рыбы сравнимы по размерам с упомянутой выше. Однажды в желудке были найдены отолиты по крайней мере от четырех экземпляров рыб. Но, возможно, это остатки от нескольких актов питания. Обычно в желудках попадают фрагменты одной съеденной особи. Например, в полном желудке нагульной самки длиной 87 мм были найдены остатки рыбы (10% объема пищевого комка), один экземпляр эуфаузииды длиной 15-20 мм и один экземпляр сагитты (*Chaetognatha*) длиной 15 мм. Обрывки амфипод (Nuregiida) были сравнимы по размерам с остатками эуфаузиид, но реконструировать их длину не удалось. Копеподы также, как правило, были представлены фрагментами (один раз была встречена *Pleuromamma* sp.) Кальмары (из Euplotheutidae) — обрывками щупалец длиной от 4 до 20 мм, а также крючками со щупалец. Возможно, они были захвачены уже в трале.

При анализе частоты встречаемости (табл. 3) бросается в глаза, что полного доминирования по этому показателю не наблюдается. Чаще всего встречаются щетинко-челюстные и рыба попадают в каждом втором желудке (соответственно 48,7 и 46,1%), за ними следуют эуфаузииды и амфиподы (по 35,9%). Остальные объекты питания встречаются в каждом 7-10-м желудке или еще более редко. Возможно, это связано с малым объемом проанализированного материала. И, напротив, в виртуальном пищевом комке 60% его объема составляют амфиподы, что тоже может объясняться небольшим объемом материала, собранного в основном в одном районе в течение одного месяца. Коэффициент Фроермана равен 2,08.

И это дополнительный фактор, позволяющий уверенно отнести креветку *S. grandis* к макропланктофагам, нападающим хищникам.

Sergia robusta (Smith 1882)

Sergia robusta встречается в Северной Атлантике от 48° с.ш. (Новой Шотландии) до Мексиканского залива на западе и от Фарерских о-вов (61° с.ш.) до о-вов Зеленого мыса — на востоке (Crosnier, Forest, 1973), а также в Средиземном море, где она попадает ночью в верхних слоях воды (на глубинах примерно 200 м), а днем — на горизонте 800-1000 м (Frogliа, Gianni, 1982; Vereshchaka, 1994, 2000). По Омори (Omori

1974), это нижний мезопелагический вид, но Верещака (Vereshchaka, 2000) относит его к интерзональным видам, что, как нам кажется, вернее.

Таблица 3

**Состав пищи у креветки *S. grandis* Food composition in shrimp
*Sergio grandis***

Объекты питания	Частота встречаемости. %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования в пищевом комке, %
Щетинкочелюстные	48,7	2,2	—
Рыба	46,1	3,3	—
Амфиподы	35,9	60,0	55,5
Эуфаузииды	35,9	17,8	22,2
Копеподы	15,4	—	—
Кальмары	10,3	11,2	11,1
Мизиды	5,1	5,5	—
Креветки	5,1	—	—
Осколки раковин	2,6	—	—
Неопределенные остатки	2,6	—	—
Коэффициент Фроермана	—	2,8.	Всего
Всего желудков, шт.	39	9	88,8

Встречена в питании глубоководной рыбы *Lepidion eques* (Moridae) на склонах банки Роккол на глубине 880-1060 м (Mauchlin, Gordon, 1980).

Наши материалы были собраны в районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции (46°-39°35' с.ш.; 15°0Г-18°0Г з.д.) на горизонтах 400-730 м. Было исследовано 210 желудков, в 116 из которых содержалась пища, и лишь 18 желудков были полными.

Лагардер (Lagardere, 1976, 1977) сообщает, что в Бискайском заливе в желудках *S. robusta* содержатся остатки преимущественно пелагических животных, среди которых преобладают по количеству съеденных экземпляров щетинкочелюстные, остракоды и копеподы, то есть относительно мелкие организмы. Однако он не учитывает размеров тела жертв, что, как будет показано ниже, совершенно изменяет трофическую характеристику данного вида. Из жертв, не встреченных нами, можно указать на полихет (Aphroditidae) и мизид (*Eucopia hanseni*). Но особенно интересно, что Лагардер (1977) обнаружил в желудках *S. robusta* остатки губок и песчинки. Это говорит о том, что *S. robusta*, как и многие другие пелагические креветки, способна охотиться у дна. Лагардер (1977) предполагает, что этот вид питается преимущественно ночью. Наши результаты позволяют дополнить и уточнить представления Лагардера.

Флок и Гопкинс (Flock, Hopkins, 1992) у *S. robusta* из Мексиканского залива обнаружили, что чаще всего среди съеденных жертв встречаются копеподы из десяти семейств отряда Calanoida, прежде всего Oncaeidae, остракоды и книдарии. Хотя их методика учета встреченных в питании этого вида жертв и позволяет прийти к выводу, что *S. robusta* — планктофаг, но роль каждого объекта в питании креветки ими явно искажена в пользу самых мелких объектов питания. И это хорошо видно при сравнении результатов цитированных выше авторов с полученными нами.

Карте с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли этот вид к потребителям мигрирующего макропланктона (каляноид, эуфаузиид и щетинкочелюстных).

Судя по состоянию остатков жертв, обнаруженных в желудках *S. robusta*, она хищник, так как ее пищевой комок состоит из обрывков тел, содержащих не только фрагменты скелета, но и мягкие ткани. Среди съеденных эуфаузиид встречены остатки хищных форм (в том числе *Stylocheiron insularae*). Кроме этого в желудках найдены клювы кальмаров, относительно крупные куски хищных амфипод (Nupereida), кости рыб, креветки из сем. Sergestidae, крупные остракоды (*Conchecia* sp), копеподы (*Pleuromamma* sp.).

Таблица 4

**Состав пищи у креветки *S. robusta*
Food composition in shrimp *S. robusta***

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Доля абсолютного доминирования в пищевом комке, %
Эуфаузииды	44,8	35,0	27,8
Амфиподы	28,4	54,4	50,0
Рыба	21,5	5,0	—
Копеподы	18,1	—	—
Щетинкочелюстные	16,4	—	—
Крылоногие моллюски	10,3	—	—
Остракоды	6,9	—	—
Фораминиферы	6,0	—	—
Чешуя рыб	3,4	—	—
Кальмары	1,7	—	—
Креветки	0,9	—	—
Бопириды	0,9	—	—
Икринки	0,9	,*	—
Обломки раковин	0,9	—	—
Книдарии	0,9	—	—
Неопределенные остатки	0,9	—	—
Коэффициент Фрермана — I/	0.	Всего	84,3
Всего желудков, шт.	116	18	18

Чаще всего (табл. 4) в желудках попадают эуфаузииды (частота встречаемости 44,5%) и амфиподы (30%). Они же вместе составляют почти 90% объема реконструированного пищевого комка, но доминируют в питании именно амфиподы, составляя более половины объема пищевого комка (57,6%). Это говорит о том, что они содержатся в желудках значительно большими порциями, чем эуфаузииды. И действительно, эуфаузииды доминируют лишь в пяти желудках, тогда как амфиподы — в десяти составляя 80-100% их объема или частоту доминирования 50%. Остатки рыбы (частота встречаемости 24,9%) и книдарии (1,7%) соответственно составляют 5,3 и 5,9% объема пищевого комка. Книдарии были встречены единственный раз, но занимали весь объем желудка. Роль прочих объектов питания по довольно ограниченному материалу оценить затруднительно.

Следовательно, *S. robusta* — нападающий хищник-макропланктофаг, который по отношению к копеподам, вероятно, может себя вести как пасущийся хищник. Это подтверждается и величиной коэффициента Фрермана, равного 1,40.

***Sergia splendens* (Sund 1920)**

Sergia splendens встречается лишь в Атлантическом океане, где ее распространение ограничено умеренной и тропической зонами обоих полушарий. Известна также из Кариб-

ского и Средиземного морей. Интерзональный вид, в ночное время поднимающийся на глубины 100-300 м, а днем мигрирующий в батипелагиаль (700-1000 м) (Vereshchaka, 1994, 2000).

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции (29.07.1984 г., 37°53' с.ш.; 14°00' з.д.). Креветки собраны ночью (23.00), траление проводилось на горизонте 40 м. Объем материала — 5 вскрытых желудков, в четырех из которых была пища, а один оказался полным. Размеры креветок 35-42 мм.

В Мексиканском заливе (Flock, Hopkins, 1992) в желудках *S. splendens* чаще всего встречаются копеподы из 8 семейств отряда Calanoidea, прежде всего Oncaedae. С ними сравнимы по частоте встречаемости остракоды, птероподы, книдарии и радиолярии (в виде остатков оливкового цвета). Эуфаузииды, амфиподы и рыба встречаются значительно реже.

Мы нашли в двух желудках из четырех остатки рыбы, по одному разу встречены амфиподы, эуфаузииды, сифонофора, фораминиферы и тинтиннида. 80% объема полного желудка занимали остатки сифонофоры, а 20% — рыбы.

Судя по форме остатков, креветка — хищник планкто- и макропланктофаг.

***Sergestes diapontius* Bate 1881**

Sergestes diapontius известен из Восточной Атлантики между 26°10' с.ш. и 15°47' ю.ш. на глубинах более 600 м (Crosnier, Forest, 1973).

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Академик Курчатов» (23-30.01.1986, 21.50-00.20, 17°36'-22°00' ю.ш., 12°11'-11°02' в.д., глубина места 690-2835 м, глубина лова 100-200 м). Вскрыто 32 желудка, в 17 из которых находилась пища, и 5 было полными. Длина креветок 25-39 мм (самцы — 25-38 мм). Самки до 28 мм были неполовозрелыми, у более крупных особей гонады имели стадии зрелости III-V.

Судя по форме остатков, обнаруженных в желудках, *S. diapontius* — хищник. Почти в каждом желудке встречаются эуфаузииды (частота встречаемости 76,5%), в одном из них — *Nematoscelis megalops*. Они же составляют 100% объема пищевого комка в полных желудках. В каждом полном желудке присутствовала одна особь. В полупустых желудках попадают копеподы, в том числе *Pleuromamma* sp. (29,4%), фораминиферы и амфиподы (соответственно в трех и одном желудке, или 17,6 и 5,9%).

Можно констатировать, что *S. diapontius* — планктофаг, нападающий хищник.

***Sergestes atlanticus* H. Milne-Edwards 1830**

Sergestes atlanticus известен из Атлантического океана и Средиземного моря непосредственно вблизи от Гибралтарского пролива. В Атлантике встречается от 47°с.ш. до 37°ЗГ ю.ш. Известны его находки из Индийского океана (Crosnier, Forest, 1973).

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции (07.08.1984 г., 41°58'5" с.ш.; 16°00' з.д.). Креветки собраны ночью (00.15-01.15) с глубины 480-530 м. Объем материала — 12 вскрытых желудков, во всех была пища, а 2 оказались полными. Размеры креветок 40-68 мм (длина самок — 40-66, самцов — 55-68 мм), самки с развивающимися гонадами находились в преднерестовом состоянии.

Ранее питание этого вида исследовали Фокстон и Рое (Foxton, Roe, 1974). Они вскрыли 14 желудков ювенильных особей с длиной карапакса 3,5-6,2 мм (общая длина примерно 11-20 мм), в шести из которых имелась пища. В пищевых комках преобладали каляноидные копеподы родов *Pleuromamma* (*P. piseki*, *P. xiphias*, *P. abdominalis*, *P. gracilis*) и *Oncaea* (*Oncaea* sp.). Остатки моллюсков-птеропод, эуфаузиид и рыб встречались редко. То же самое наблюдали Флок и Гопкинс (Flock, Hopkins, 1992) у этого вида в Мексикан-

ском заливе, но список копепод, приведенный ими даже на уровне семейств, значительно длиннее. О составе пищи этого вида из района Гавайских о-вов сообщает Уолтере (Walters, 1976), но мы сомневаемся в правильности идентификации вида, о питании которого он сообщает.

По нашим данным, судя по состоянию остатков в желудках, *S. atlanticus* питается живой добычей. В 11 желудках (91,2%) встречены копеподы, в том числе в полных, где они составляли 90-100%. Эуфаузииды присутствовали в четырех желудках (33,3%), в том числе дважды — вместе с копеподами. И лишь в единственном полупустом желудке были найдены кости рыбы.

Можно предполагать, что *Sergestes atlanticus* — хищник-планктофаг.

Сравнительная характеристика питания креветок из семейства Sergestidae

Питание креветок из семейства Sergestidae привлекло внимание большего количества исследователей по сравнению с другими группами креветок, даже промысловых. Так, Чиндоновой (1959) было охарактеризовано питание тихоокеанских *Sergestes similis* и *S. japonicus*. Она указывает, что менее глубоководный *S. similis* питается чаще всего поверхностными и мезопланктонными копеподами, тогда как у *S. japonicus* помимо копепод встречаются в питании радиолярии, рыба чешуя, остракоды, амфиподы и детрит. Позднее Ренфро и Пирси (Renfro, Pearcy, 1966) дали поверхностное описание строения мандибул и двух последних пар ходильных ног, чтобы обосновать их использование в качестве аппарата добывания пищи с помощью фильтрации у *S. similis*, одновременно со ссылкой на работу Чиндоновой (1959) подтверждая, что этот вид — хищник, консумент III-IV порядков трофической цепи, а Джадкинс с Флемингером (Judkins, Fleminger, 1972) описали явление «тралового питания» у этого вида. В желудках *S. similis* из уловов сетями Айзекс-Кидда они обнаружили 42 вида каляноидных копепод, тогда как у креветок из желудков тунца-альбакора — всего 7. Кроме них в желудках креветки из сетных сборов были обнаружены щетинкочелюстные, эуфаузииды, амфиподы и радиолярии. Еще раз обращаются к характеристике питания этого вида Нисида с соавт. (Nishida et al., 1988). Они характеризуют его питание в сравнении с некоторыми другими мезопелагическими креветками, используя показатель частоты встречаемости. Список жертв в желудках *S. similis*, по их данным, достаточно велик, включая в себя практически весь спектр планктонных животных, некоторые водоросли и простейших. Но по частоте встречаемости на первом месте находятся квидарии и копеподы, а вслед за ними идут хетогнаты и макропланктонные ракообразные (креветки, мизиды и эуфаузииды).

Омори (Omori, 1969), посвятивший специальное монографическое описание биологии *Sergestes lucens*, исследовал питание этого вида. Роль различных групп гидробионтов автор оценивает по общему количеству жертв в каждой из них. По этому признаку на первое место у *S. lucens* выходят эуфаузиида и пелагические Decapoda (креветки?), длина которых достигает половины длины тела *S. lucens*. Однако Омори обращает особое внимание на роль копепод. Кроме перечисленных он сообщает о щетинкочелюстных, эмбриональных раковинах двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Рыба представлена чешуйками. Вероятнее всего, они захвачены креветкой уже в трале. Что касается диатомовых и, возможно, небольшого количества мелких песчинок, найденных в желудках *S. lucens*, их, как нам кажется, необходимо отнести в разряд «транзитных пищевых объектов» (Нигматуллин, Топорова, 1982), то есть доставшихся *S. lucens* от съевших их жертв.

Через несколько лет Омори (1974) в обзоре питания пелагических креветок опять использует результаты всех цитированных выше работ, добавив свои неопубликованные данные о составе пищи *Sergestes seminudus* и *Sergia prehensilis*. Правда, информация по

этим видам дана, как в работе Чиндоновой (1959), по принципу «имеется-отсутствует». Существенной то, что Омори, ссылаясь на Чейса (Chase, 1940) и цитированную выше статью Джадкинса с Флемингером (Judkins, Fleming, 1972), обращает внимание на способность креветки активно нападать на добычу, уже находясь внутри орудия лова, и считает, что большая часть эуфаузиид и щетинкочелюстных, находимых в желудках, пойманы креветкой, уже попавшейся в сеть. Вероятно поэтому, далее Омори подчеркивает важность в питании сергестид копепод, диатомовых (которых мы считаем транзитной пищей), детрита и разнообразных обломков ("debris").

Конечно, исключить возможность этого нельзя и, очевидно, наши данные относительно этих жертв, а также креветок и особенно кальмаров могут быть несколько завышены, но мы неоднократно находили в желудках исследованных креветок как свежесъеденных, так и полупереваренных креветок, эуфаузиид, мизид, щетинкочелюстных, хрусталики глаз головоногих. Вероятно, факт «траловой охоты» объектов наших исследований надо принимать как имманентную ошибку исследования.

Лагардер (Lagardere, 1976, 1977), используя методику Омори (1969), описывает содержимое желудков *Sergestes arcticus* и *Sergia robusta*. У обоих видов на первое место при использовании этой методики выходят копеподы и остракоды, оставляя позади съеденных эуфаузиид, мизид и креветок. Интересно то, что у обоих видов в желудках имеются песчинки и скелетные элементы губок (у *S. robusta*), а у *Sergestes arcticus* пищевые комки содержат остатки донных полихет и фораминифер. Следовательно, в Бискайском заливе, где были собраны материалы Лагардера, сергестиды способны охотиться у дна и на дне.

Фокстон и Рое в этом же году (Foxton, Roe, 1974), описывая питание в ночное время некоторых мезопелагических креветок в субтропиках Северной Атлантики (в точке с координатами 30° с.ш. и 23° з.д.), приводят сведения о питании *Sergestes atlanticus*, *S. sargassi*, *S. pectinatus*, *S. henseni* и 5* *curvatus*. Первые три вида, судя по длине их карапаксов (2,5-7,1 мм), — ювенильные особи. Остальные — как ювенильные, так и взрослые креветки. Авторы используют все ту же методику подсчета количества жертв, съеденных креветками. Это заставляет их прийти к выводу, что в желудках исследованных ими сергестид наиболее часто представлены копеподы. Лишь для 5* *henseni* и *S. curvatus* (представленные самыми крупными особями) они указывают повышенное значение более крупных жертв (десятиногих раков, щетинкочелюстных и рыб). Интересно, что Фокстон и Рое (1974) все время используют сочетание «the most frequently recorded» (с. 39), хотя частоту встречаемости они не рассчитывают.

Примерно в это же время Уолтере (Walters, 1976) для проверки гипотезы о причинах суточных миграций планктона описывает суточную изменчивость питания сергестид, обитающих в районе Гавайских островов. Именно этому посвящен раздел, содержащий данные о питании 14 видов сергестид (*Sergestes atlanticus*, *S. erectus*, *S. armatus*, *S. vigilax*, *S. orientalis*, *S. sargassi*, *S. pectinatus*, *Sergia fulgens*, *S. scintillans*, *S. gardineri*, *S. bigemnea*, *S. bisulcata*, *S. inequalis*, *S. tenuiremis*). Уолтере использует ту же методику, что и цитированные выше авторы. В табл. 5 приведены данные по количеству жертв, обнаруженных в желудках у каждой из исследованных креветок. Однако анализ их действительной роли в питании креветок отсутствует. У примерно половины креветок по количеству жертв в желудках доминируют копеподы, лишь у трех видов в питании преобладают личинки десятиногих раков и какие-то неопределенные ракообразные, то есть жертвы, сравнимые по размерам с копеподами.

Аналогичное исследование было предпринято Флоком и Хопкинсом (Flock, Hopkins, 1992) относительно сергестид Мексиканского залива. Они изучили содержимое желудков 11 видов (*Sergestes atlanticus*, *S. vigilax*, *S. pectinatus*, *S. sargassi*, *S. armatus*, *S. edwardsii*, *S. curvatus*, *Sergia robustus*, *S. splendens*, *S. henseni*, *S. paraseminudus*). Используя несколько иную методику оценки состава пищевых комков, они в конечном итоге с помощью кластерного анализа подразделяют исследованные виды на три группы (гильдии). В пер-

вую они включают *Sergestes atlanticus*, *S. henseni*, *S. paraseminudus*, *Sergia robustus*, *S. splendens*. В пище этих креветок по сравнению с креветками двух других гильдий преобладают книдарии. У *S. pectinatus*, *S. sargassi*, *S. curvatus* в пищевых комках относительно преобладают копеподы из семейства Candaciidae и Metridiidae. И, наконец, у *Sergestes armatus*, *S. edwardsii* и *S. vigilax* наблюдается высокое содержание в пище эуфаузиид и остатков, окрашенных в зеленоватый цвет (по нашим данным — остатки радиолярий).

Приведенное выше описание позволяет сделать следующие основные выводы. Креветки из семейства Sergestidae, несомненно, хищники, питающиеся в первую очередь копеподами. Для них характерна способность активно охотиться в захватившей их сети, что приводит к существенному нарушению естественного соотношения жертв в пищевом комке.

С первым выводом мы согласны полностью. А правомерность второго и третьего требует отдельного обсуждения.

Мы считаем, что методика, использованная цитируемыми выше авторами, как минимум, односторонняя. Подсчет количества жертв очень хорошо работает в совокупности с другими, дополняющими его методами. Сюда относятся и оценка частоты встречаемости данного пищевого объекта, и его доля в объеме пищевого комка. В противном случае сильно завышается значение мелких и из-за этого более многочисленных объектов. Что и произошло. Отдельная особь эуфаузииды, мизиды или креветки, объем которой превосходит объем копеподы в десятки раз, при данном методе учета теряет свое значение в питании. А метод, использованный Флоком и Хопкинсом (Flock, Hopkins, 1992), настолько формализован, что практически теряет биологический смысл. В отличие от других цитированных авторов, они разделили все найденные в желудках креветок пищевые объекты на 21 категорию (из них 10 — семейства копепод и харпактициды). Информация о составе пищи для каждой особи была представлена как наличие или отсутствие каждой из этих категорий. В окончательном виде наличие каждой пищевой категории было суммировано для всего количества исследованных креветок, и эта сумма была выражена в процентах от общего количества жертв, зарегистрированных для данного вида. В какой-то степени это отражает частоту встречаемости различных пищевых объектов. Но ясно, что с помощью этого метода еще сильнее завышается роль копепод в питании сергестид.

Факт нападения хищника, попавшегося в сеть, на других животных, даже на тех, что в нормальных условиях ему не доступны, общеизвестен. Существует большое количество работ, констатирующих это. В данной книге мы не ставим целью специально обращаться к этой проблеме. Но одно ясно: нельзя бросаться в крайности. И это очень хорошо иллюстрируется как раз работой Джадкинса с Флемингером (Judkins, Fleming, 1972), описавших явление «тралового питания». С одной стороны, большое видовое разнообразие копепод в желудках сергестид из сетных уловов может быть объяснено ненападением креветок на них в сети, а тем, что распределение планктона сильно стратифицировано и при работе тралом Айзекс-Кидда, в течение получаса облавливающим разные слои с разным видовым составом копепод и с питающимися в них сергестидами, в сеть попадают креветки, питавшиеся в разных слоях на всем протяжении хода сети. Следовательно, состав пищевых комков этих сергестид — интегральная характеристика доступности креветкам разных видов копепод. С другой стороны, мы на собственном опыте разбора желудков тунцов убедились, что они в первую очередь целенаправленно питаются стайными объектами, а не охотятся поодиночке на каждую макропланктонную жертву. Поэтому видовой состав копепод в питании тунцов оказывается заведомо ограниченным. При исследовании пищевых комков каждый из пищевых объектов в них должен оцениваться индивидуально. Поэтому нам кажется, что роль «траловой охоты» у сергестид завышена.

Мы у исследованных нами креветок всегда определяем и частоту встречаемости данного компонента в пищевых комках, и долю комка, которую он составляет в усредненном (виртуальном) пищевом комке. Это позволяет более объективно оценить значение каждого пищевого объекта в питании данного вида.

Необходимо также отметить, что никто из перечисленных выше авторов кроме Ренфро и Пирси (Renfro, Pearcy, 1966) не наблюдал у сергестид ничего, напоминающего фильтрацию как способ добывания пищи. По отношению к макропланктонным животным они ведут себя как нападающие, а к планктонным — как пасущиеся хищники. Ориентируясь на это, мы можем утверждать, что все изученные нами представители семейства Sergestidae — хищники-планкто- и макропланктофаги, охотящиеся в толще воды. Они сочетают такие способы добывания пищи, как нападение и пастьбу.

Семейство Penaeidae

Подсемейство Penaeinae *Farfantepenaeus notialis* (Perez Farfante, 1967)

(Таксономический статус — по Perez Farfante, Kensley, 1997)

Farfantepenaeus notialis — единственный вид рода, обитающий по обеим сторонам Атлантического океана. В водах Западной Африки он встречается в районе от южных границ Западной Сахары (21°00' с.ш. — Буруковский, 1982) до Анголы на глубинах от 6 до 90 м (Буруковский, 1978). Промысловые концентрации на глубинах 30-55 м при условии стабильности температурной обстановки в придонных слоях воды в диапазоне 16-23°C. Для вида характерен типичный жизненный цикл, при котором взрослые особи живут в море, а молодь подрастает в эстуариях и лагунах. Как и другие виды рода, характеризуется высокой плодовитостью (миллион и более икринок). Нерест круглогодичный, с хорошо выраженным пиком, приуроченным к сухому сезону. В это время личинки, вылупляющиеся из яиц и обитающие в пелагиали, используя уменьшившийся береговой сток, с приливными течениями входят в устья рек и лагуны, где постличинки садятся на грунт.

Это зоны подрастания. Здесь молодь проводит 3-5 месяцев, после чего в конце сухого — начале дождливого сезонов возвращается в море, используя отливные течения и резко возрастающий в это время береговой сток. Неполовозрелая молодь встречается в море круглый год. Соответственно пику нереста наблюдается также и пик выхода молоди из эстуариев. Массовый выход молоди приурочен к дождливому сезону. Выход молоди облегчается не только возросшим стоком рек, но и приуроченностью его к периодам сизигий. В это время уловы заметно возрастают, но в них доминирует мелкая креветка (8-10 см). Молодь из эстуариев выходит сразу на глубины 40-45 м, где, видимо, складываются более благоприятные условия для ее роста и полового созревания. Половозрелости достигает по достижении 11-12 см. Здесь же происходит первый нерест. С возрастом креветка смещается за пределы креветочного поля, приуроченного, как правило, к пятну илистого грунта. В течение жизни, видимо, способна нереститься 2-3 раза. Скорость роста, вероятно, связана с частотой линек. Молодь обоих полов линяет с одинаковой частотой. Взрослые самцы линяют довольно регулярно: раз в 15-16 дней. Молодые самки линяют чаще и менее регулярно. Этим объясняется то, что они обгоняют в росте самцов. Половозрелые самки линяют сразу после нереста. Это совпадает со следующим спариванием (спариваются нелиняющий самец с твердым панцирем и перелинявшая самка с мягким панцирем). Во время созревания гонады самка не линяет и не растет.

Продолжительность жизни *F. notialis* не превышает, видимо, 27 мес. Размеры ее в уловах колеблются от 8 до 16 см, чаще всего 10-14 см, масса 10-80 г (Буруковский, Буланенков, 1969; Буруковский, 1972).

Остландом (Hoestlandt, 1969) было изучено содержимое 20 желудков молоди (общая длина 40-60 мм) этого вида из вод лагуны Нукуе, собранной в апреле 1963 года. Оценка

содержимого качественная, но она позволила нам рассчитать по материалам Остландта частоту встречаемости отдельных компонентов пищевого комка (табл. 5).

Таблица 5

Мы обращались к изучению питания этого вида неоднократно, в том числе на относительно небольшом материале, собранном в водах Мавритании и залива Биафра (Вигуковскы, 1965; 1968). Однако

Частота встречаемости различных пищевых объектов в желудках *F. notialis* из лагуны Нукуе (Бенин) (по данным Hoestlandt, 1969)
Frequency of occurrence (%) of different food groups in *F. notialis* stomachs from lagoon Noukoue (Benin) (by data of Hoestlandt, 1969)

останавливаться на результатах этих работ мы не будем, так как их материалы полностью использованы в исследовании, проведенном нами позднее совместно с С.Г. Птициным (Буруковский, Птицин, 1976) на значительно более обширных сборах. Результаты этого исследования и использованы в данной книге.

Пищевые объекты	Частота встречаемости, %
Рыба	100
Донные ракообразные	90
Планктонные ракообразные	35
Полихеты	20
Моллюски	5
Растительные остатки	65

Материалы были собраны с 1965 по 1971 год в Восточно-Центральной Атлантике, в водах Мавритании (район мыса Тимирис, 19°30'с.ш.), Экваториальной Гвинеи (Рио-Муни, 03° с.ш.). Большая часть желудков собрана в Гвинейском заливе. Общее число просмотренных желудков с пищей 1232, из них 933 были полными.

Пищевой комок *F. notialis*, особенно в полных желудках, как правило, сформирован из относительно крупных фрагментов съеденных животных. Особенно это характерно для полихет и различных ракообразных. В отличие от них тело офиур, видимо, разрушается очень быстро, из-за чего в желудках встречаются скопления характерных скелетных остатков этих иглокожих. В тот период мы с трудом отличали друг от друга брюхоногих и двустворчатых моллюсков, из-за чего они и объединены вместе в табл. 6. Брюхоногих моллюсков можно было определить по оперкулюмам, но, как правило, в пищевом комке встречались вместе и та, и другая группы. Кроме того, остатки раковин моллюсков, как правило, были представлены очень мелкими осколками. Головоногие (прежде всего, молодь или мелкие каракатицы; например, *Sepiella ornata*), напротив, встречались или почти целиком, или в виде крупных фрагментов. Их состояние говорит о том, что креветка питалась живой добычей, а регулярные находки скелетных остатков, несущих на себе следы переваривания, подтверждают, что это не так называемая «траловая добыча», то есть части животных, захваченных креветкой уже в трале. По характеру пищевых остатков можно заключить, что *F. notialis* — хищное животное.

По частоте встречаемости в желудках креветки (табл. 6) все жертвы могут быть разделены на 4 группы. Первая — фоновые, или наиболее часто встречающиеся объекты питания. К ним относятся моллюски (кроме головоногих), полихеты, амфиподы (преимущественно) и изоподы, а также офиуры. Они встречаются с частотой 44,6-66%, то есть практически в каждом втором желудке. Все это донные, относительно малоподвижные животные. Ко второй группе мы относим виды, встречающиеся в каждом третьем-пятом желудке с частотой 15,8-31,2%. Это креветки, крабы, головоногие моллюски и раки-отшельники. Они тоже преимущественно донные или тесно связанные с дном (как креветки и рыбы) гидробионты. В третью входят редкие объекты питания (фораминиферы, икринки, кумовые раки), встречающиеся с частотой 2,1-3,7%.

И, наконец, случайные объекты питания, перечислять которые в тексте не имеет смысла, встречаются с частотой, меньшей 1%, то есть буквально в единичных желудках. Среди них тоже абсолютно преобладают бентосные организмы.

Можно заключить, что *F. notialis* — бентофаг.

Растительные остатки, которые встречались в содержимом желудков не так уж и редко — примерно в каждом 10-м желудке (8,7%), как нам кажется, не служат специальным объектом питания, а попадают попутно, вместе с песчинками. Частота встречаемости и доля в объеме пищевого комка и тех, и других очень хорошо совпадают. К сожалению, в тот период, когда мы изучали питание данного вида, мы еще не поняли значение детрита в питании креветок и не отмечали его встречаемость в желудках. Однако по аналогии с другими видами (например, *Crangon crangori*), можно предположить, что она сравнима с частотой встречаемости песка и

растительных остатков. Песчинки не служат жерновами, перемалывающими пищу, так как у пенеидных креветок (за некоторыми исключениями — см. ниже) желудочная мельница хорошо развита (Factor, 1989).

В виртуальном пищевом комке преобладают полихеты, составляющие около четверти его объема (23,0%). Моллюски, встречавшиеся чаще остальных жертв, оказались на втором месте, то есть креветки, хотя и питаются ими чаще, но всегда в меньших количествах. Это (забегая вперед) подтверждается и низкой частотой доминирования их в пищевом комке (7,5%). На третьем месте находятся различные ракообразные, доля каждого из которых составляет 10% или около этого. Но если оценить их вместе, то окажется, что основу

Таблица 6

Состав пищи у креветки *Farfantepenaeus notialis* Food

Спектр питания	Частота встречаемости, %	Доля в объеме виртуального пищевого комка, %	Частота доминирования, %
<i>Gastropoda, Bivalvia</i>	66,0	16,5	7,5
Полихеты	62,5	23,0	24,0
Офиуры	46,6	10,3	11,0
Амфиподы, изоподы	44,6	10,3	11,3
Креветки	31,2	10,0	19,3
Крабы	31,0	8,0	12,1
Рыба	29,5	10,0	25,8
Головоногие	22,6	7,0	57,1
Раки-отшельники	15,8	3,0	4,7
Фораминиферы	3,7	0,2	5,5
Икринки	4,6	0,1	—
Кумовые раки	2,1	0,4	1,0
Олигохеты	0,8	—	—
Раки-богомолы	0,6	—	—
Остракоды	0,6	—	—
Лангусты	0,5	—	—
Копеподы	0,4	—	—
Морские ежи	0,2	—	—
Эуфаузииды	0,2	—	—
Нематоды	ОД	—	—
Гидроидные полипы	0,1	—	—
Мизиды	0,1	—	—
Decapoda Reptantia	0,08	—	—
Зоэа	0,08	—	—
Немертины	0,08	—	—
Мшанки	0,08	—	—
Спикулы губок	0,3	—	—
Песчинки	7,4	0,7	31
Растительные остатки	8,7	0,7	—
Итого желудков, шт.	1232	933	
Частота доминирования — 70,4%;; коэффициент рмана — 3,7			

питания розовой креветки составляют (по убывающему значению) ракообразные, моллюски и полихеты, все вместе составляющие до 80% объема пищевого комка.

Переходя к интегральным характеристикам питания, мы обнаруживаем, что, судя по Кф (3,7) и по распределению частот встречаемости определенных порций данного пищевого компонента, *F. notialis* — хищник-собиратель (Буруковский, Фроерман, 1974, а также ниже, в соотв. разделе, см. рис. 44 А). В ее полных желудках встречается одновременно 3-4 различных объекта питания. Доля желудков, в которых попадает одна единственная жертва, занимающая весь его объем, составляет около 10%. Но, с другой стороны, общая частота доминирования неожиданно велика (70,4%). Это говорит о том, что у большинства креветок с полными желудками больше половины объема пищевого комка занимает какая-то одна жертва. В результате креветка сочетает в себе черты нападающего хищника и хищника-собирателя.

Частота доминирования варьирует от 1,0 (кумовый рак) до 57,1% (головоногие). Большинство фоновых видов, которые чаще всего встречаются в желудках и играют столь важную роль в формировании пищевого комка у *F. notialis*, по частоте доминирования уступают головоногим (57,1%) и рыбе (25,8%). На третьем и четвертом местах находятся полихета и креветка (соотв. 24 и 19,3%). В результате вырисовывается следующая картина. *F. notialis* по-своему охотится на разные жертвы. Двустворчатых и брюхоногих моллюсков, амфипод, офиур, раков-отшельников он поедает небольшими порциями, как правило, занимающими менее половины объема пищевого комка. Головоногих моллюсков, напротив, он поглощает сразу в больших количествах. Это, несомненно, обусловлено размерами жертв.

Такое соотношение подчеркивает, что *F. notialis* по отношению к двустворчатым ведет себя как хищник-собиратель, а по отношению к головоногим — как нападающий хищник.

1. Онтогенетическая изменчивость

Значение отдельных жертв в пищевом комке креветки подвержено онтогенетической изменчивости. Креветка, только вышедшая на шельф из лагун, питается в основном амфиподами и изоподами. Затем их значение с увеличением длины тела креветок быстро падает, и они сменяются брюхоногими и двустворчатыми моллюсками. Последние уступают место полихетам, а на смену им приходят креветки. Одновременно заметно повышается роль таких объектов питания, как рыба и головоногие моллюски (см. рис. 2). В целом онтогенетическая изменчивость у розовой креветки сводится к тому, что она постепенно переходит к питанию более подвижными животными и ее спектр питания заметно расширяется.

2. Сезонная изменчивость питания (рис. 3 и 4)

Наши наблюдения охватывали практически лишь сухой сезон, который начинается как раз в октябре. В течение всего времени наблюдений соотношение различных объектов в питании розовой креветки постоянно изменялось (см. рис. 3). Эти изменения спектра питания кажутся совершенно беспорядочными. Однако при суммировании их оказывается (рис. 4), что суть этих колебаний сводится к постепенному переходу от питания в основном моллюсками на потребление полихет и ракообразных. В то же время величина Кф в течение всего сухого сезона остается практически на одном уровне:

октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль
4,2	4,0	4,2	4,5	4,2

Изменение встречаемости пищевых объектов в желудках не обязательно соответствует изменению их значения в пищевом комке. Например, встречаемость полихет в феврале падает по сравнению с январем, а их значение в пищевом комке увеличи-

вается. Это говорит о том, что креветка перешла на питание более крупными полихетами, которые менее доступны для нее по каким-либо причинам, а посему и реже она на них нападает.

В целом складывается впечатление, что изменение спектра питания у розовой креветки от месяца к месяцу вызвано не поведением самой креветки, а изменением или численности, или доступности объектов ее питания.

3. Изменчивость спектра питания в течение суток (рис. 5 и 6)

Суточная изменчивость питания изучалась на двухсуточных станциях, выполненных в Гвинейском заливе, на одной и той же глубине 9-10 (рис. 5) и 15-16 января 1971 года (рис. 6). Обе станции очень сильно отличались друг от друга по спектру питания. Так, 9-10 января в питании преобладали головоногие моллюски, тогда как 15-16 января они вообще отсутствовали, хотя и были отделены друг от друга промежутком в одну неделю. Большие расхождения и по другим объектам питания. На первой станции (9-10 января) в утренние и дневные часы в питании креветки преобладали головоногие моллюски, вечером их на короткое время сменяли офиуры. Ночью креветка питалась в основном полихетами. На второй станции (15-16 января) в начале ночи креветки, главным образом, питались моллюсками, после полуночи переходили на офиур, а утром и днем в их питании преобладали полихеты. Однако, несмотря на такие существенные различия, есть одна закономерность, общая для обеих станций. На каждой из них в течение суток сменяют друг друга несколько объектов. Ни один из пищевых компонентов не превалирует в течение всего времени суток. На первое место могут выходить жертвы, занимающие в суммарном спектре питания далеко не первое место, (например, головоногие моллюски или офиуры). Трудно себе представить, что такая прихотливость в питании присуща поведению самой креветки. Скорее отсюда следует вывод, что эти изменения также зависят от суточной изменчивости численности и доступности пищевых объектов. Например, офиуры оба раза встречены только в темное время суток.

4. Батиметрическая изменчивость спектра питания (рис. 7)

Изменение частот встречаемости различных объектов питания с глубиной характеризуется несколькими основными особенностями. Например, частота встречаемости всех объектов питания, за исключением креветок, резко падает (от 2 до 7 раз у разных объектов) на глубинах более 60 м. На глубинах 50-60 м она заметно увеличивается у большинства из них (кроме креветок, крабов, раков-отшельников и амфипод, т. е. ракообразных). Еще одна особенность: изменения частоты встречаемости и значения пищевых объектов с глубиной очень различны. Исключением служат только головоногие моллюски и раки-отшельники. Особенно сильно разница между изменениями частоты встречаемости и их значением в пищевом комке выражена у полихет, креветок и рыбы (рис. 7). Частота встречаемости полихет очень заметно уменьшается на глубинах более 60 м, а креветок — не меняется, тогда как их значение в пищевом комке сильно возрастает. Это говорит о том, что розовая креветка начинает питаться более крупной добычей.

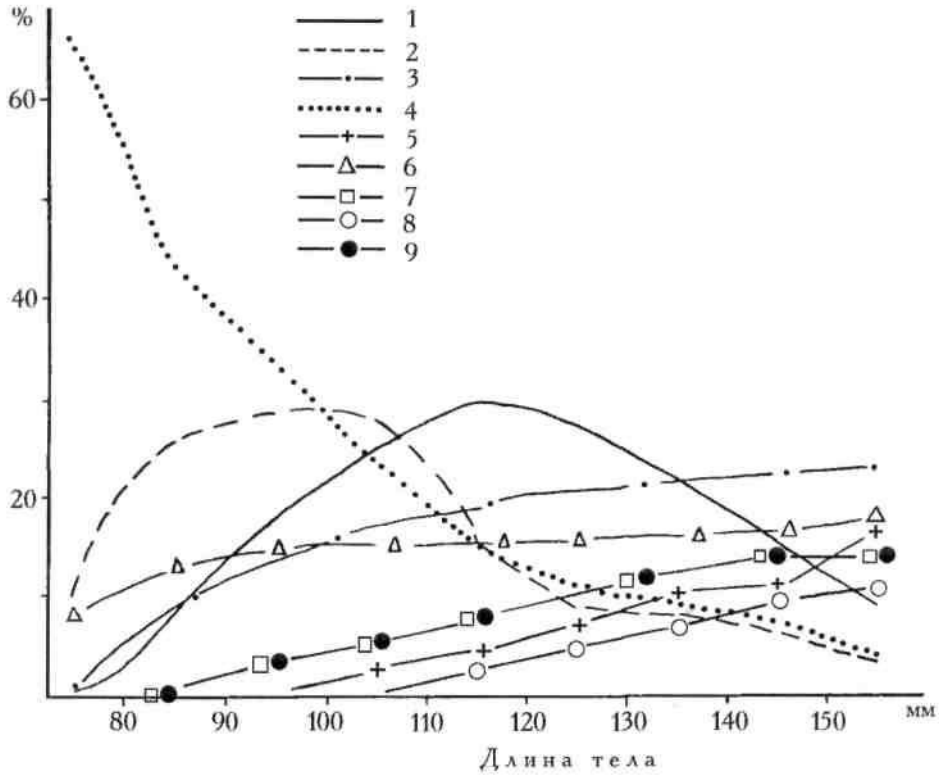
Обратную картину изменений демонстрируют моллюски и офиуры. Они играют самую важную роль в питании на малых глубинах, затем их значение в питании падает до минимума. Картина изменений у этих двух объектов практически совпадает.

Следовательно, на малых глубинах креветки в основном питаются моллюсками и офиурами, а на больших — относительно крупными полихетами и креветками.

Исходя из описанного выше, можно утверждать, что батиметрическая изменчивость питания розовой креветки тесно связана с онтогенетической изменчивостью (см. рис. 2) и с

Рис. 2. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка у креветки *Farfantepenaeus notialis*. 1 - полихеты; 2 - моллюски (брюхоногие и двустворчатые); 3 - креветки; 4 - амфиподы и изоподы; 5 - офиуры; 6 - рыбы; 7 - крабы; 8 - головоногие моллюски; 9 - раки-отшельники

Fig. 2. Ontogenetic variability of composition of virtual food lump in shrimp *Farfantepenaeus notialis*: 1 — polychaete worms; 2 — mollusks (gastropods and bivalves); 3 - shrimps; 4 — amphipods and isopods; 5 — ophiuroids; 6 -teleost fishes; 7 — crabs; 8 — cephalopods; 9 — Diogenes-crabs



fishes; 7 — crabs; 8 — cephalopods; 9 — Diogenes-crabs

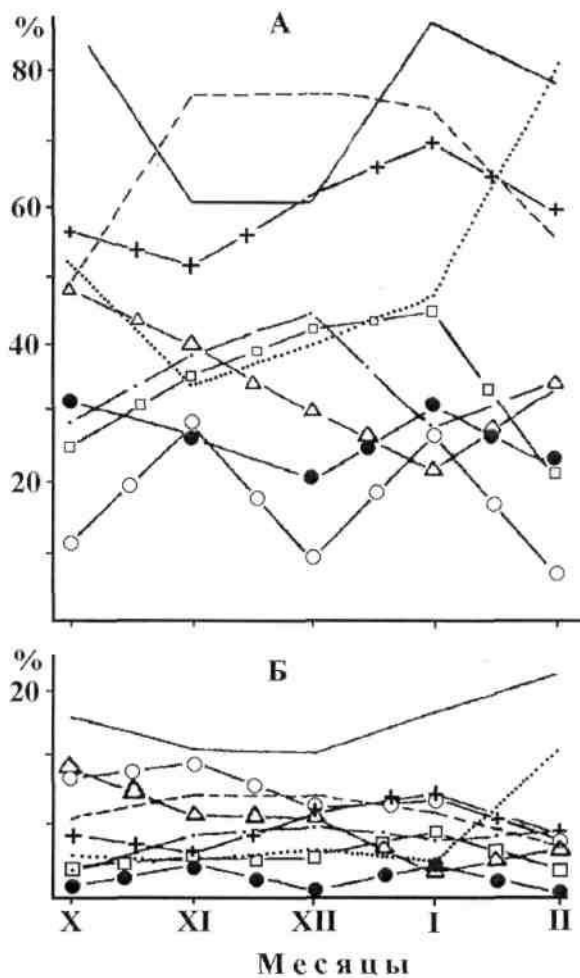


Рис. 3. Сезонная изменчивость питания *Farfantepenaeus notialis* (зима). А - частота встречаемости в желудке; Б - доля в объеме виртуального пищевого комка (обозначения, как на рис.2)

Fig. 3. Seasonal variability of feeding *Farfantepenaeus notialis* (winter). А — frequency of occurrence in stomachs; Б — share in the volume of virtual food lump (symbols are same as in fig. 2)

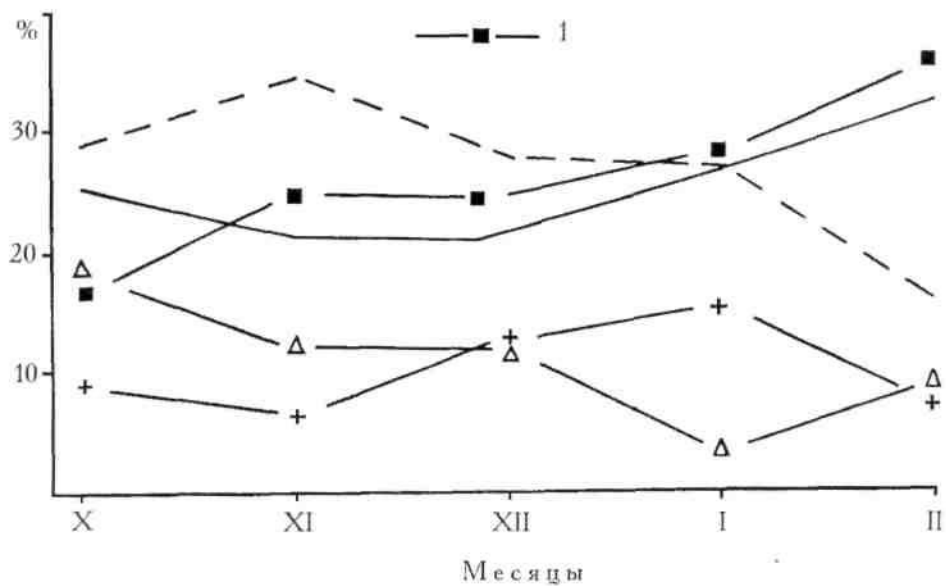


Рис. 4. Сезонная изменчивость питания *Farfantepenaeus notialis* (доля в объеме виртуального пищевого комка) по основным типам пищи: 1 - высшие ракообразные (амфиподы, изоподы, крабы, раки-отшельники и пр.); все группы моллюсков тоже суммированы (прочие обозначения как на рис.2)

Fig. 4. Seasonal variability of main food groups in feeding of shrimp *Farfantepenaeus notialis* (share in the volume of virtual food lump): 1 — crustaceans (amphipods, isopods, crabs, Diogenes-crabs, etc.); data on all groups of mollusks are summarized also (other symbols are same as in fig. 2)

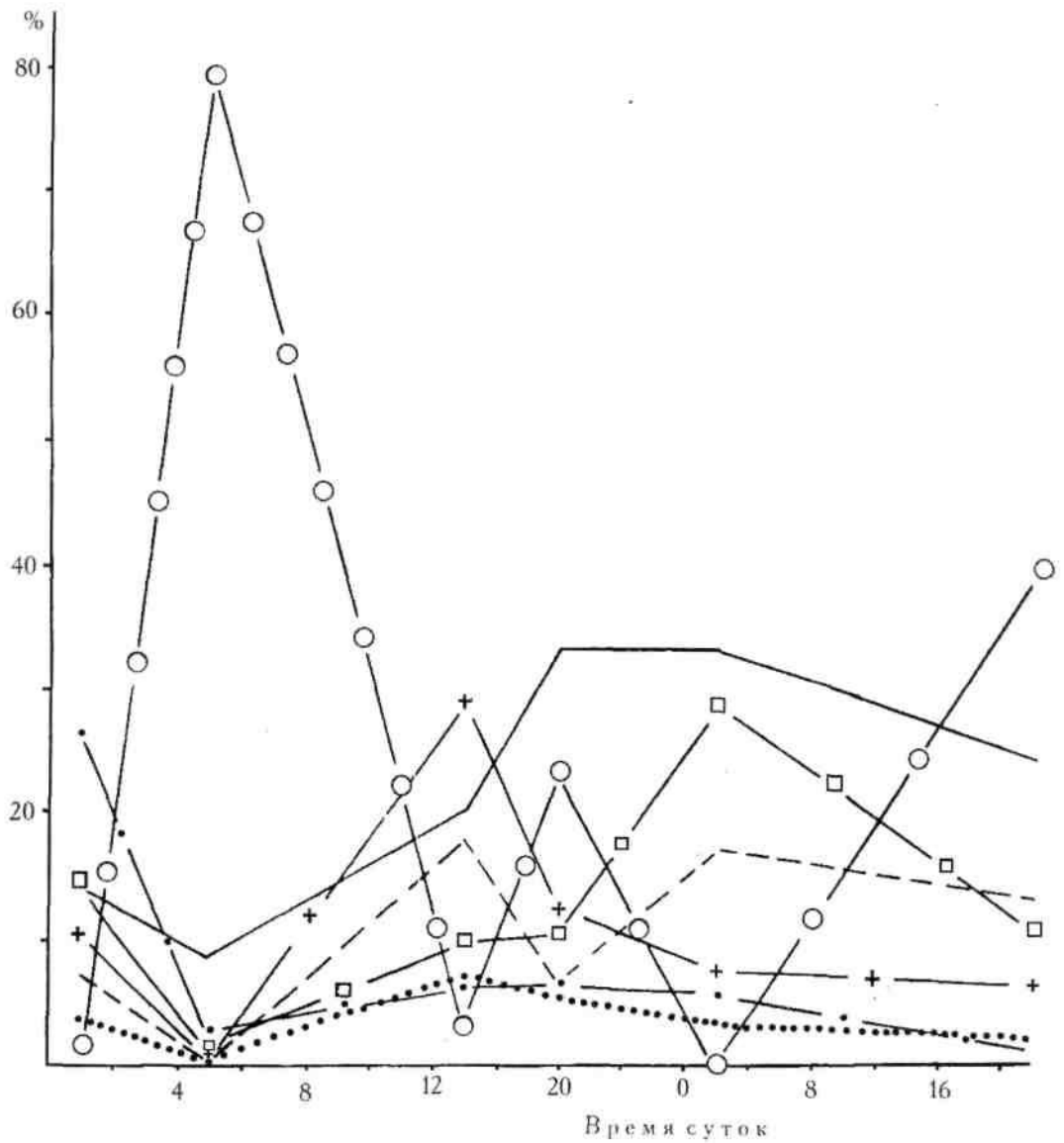


Рис. 5. Суточная изменчивость питания креветки *Farfantepenaeus notialis* 9-10 января 1971; доля в объеме виртуального пищевого комка (обозначения, как на рис. 2)

Fig. 5. Diurnal variability of feeding *Farfantepenaeus notialis* 9-10 January 1971; share in the volume of virtual food lump (symbols are same as in fig. 2)

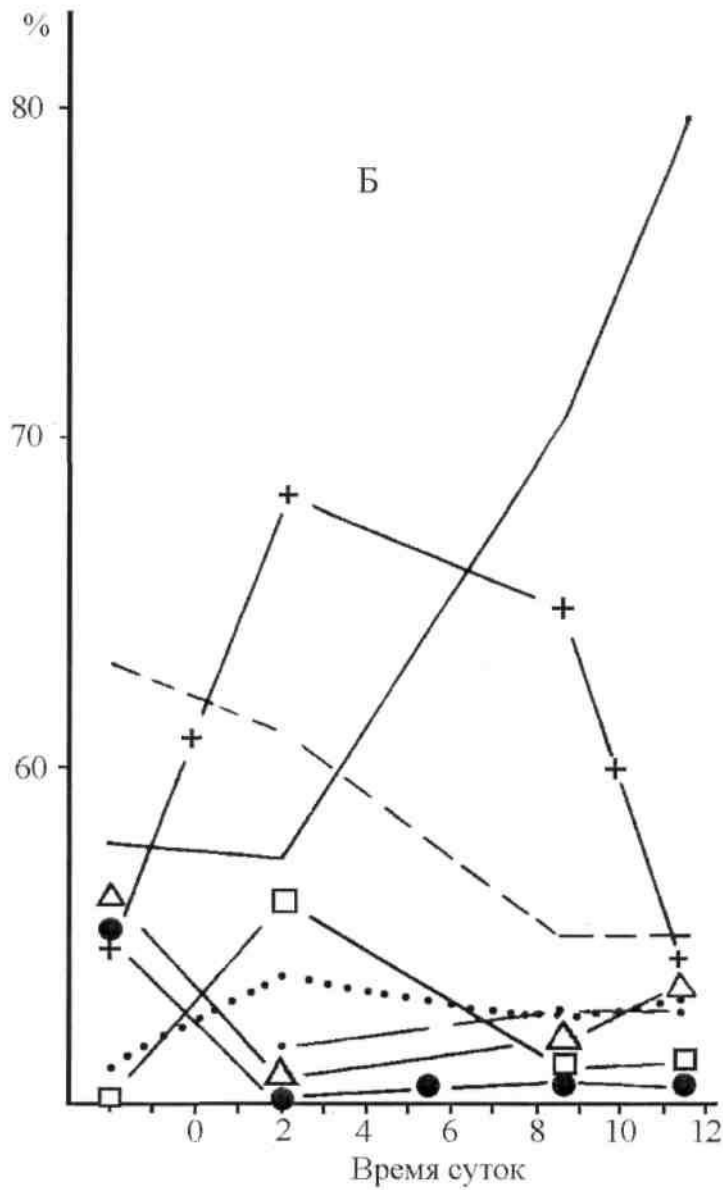


Рис. 6. Суточная изменчивость питания креветки *Farfantepenaeus notialis* 15-16 января 1971; доля в объеме виртуального пищевого комка (обозначения, как на рис. 2)

Fig. 6. Diurnal variability of feeding *Farfantepenaeus notialis* 15-16 January 1971; share in the volume of virtual food lump (symbols are same as in fig. 2)

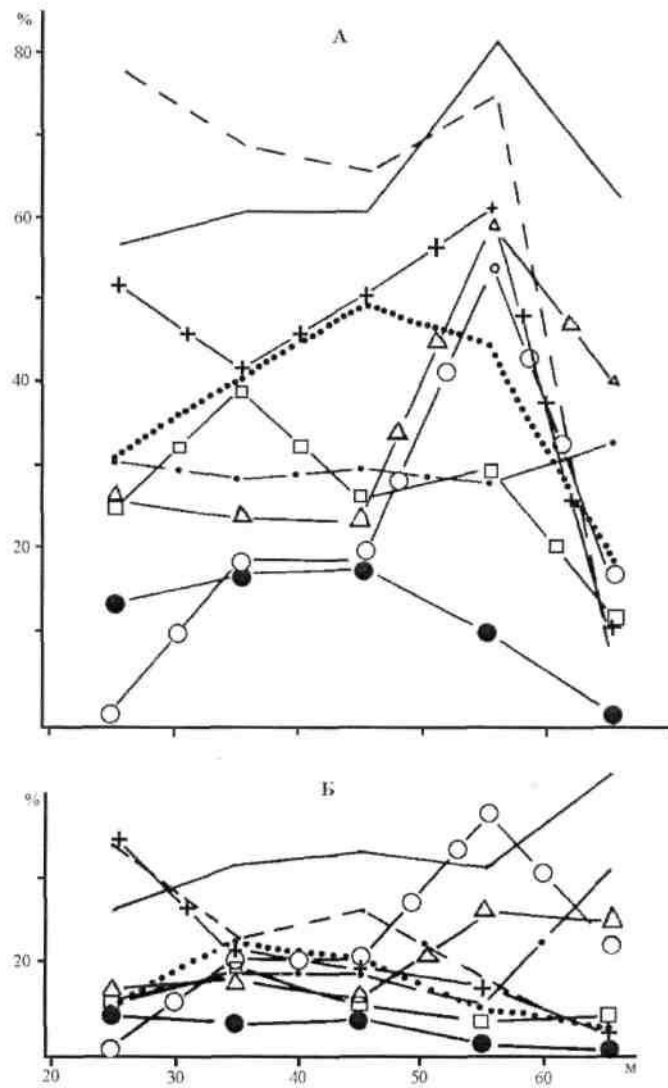


Рис. 7. Состав пищи у креветки *Farfantepenaeus notialis* на разных глубинах. А - частота встречаемости в желудке; Б - доля в объеме виртуального пищевого комка (обозначения, как на рис. 2)

Fig. 7. Food composition of *shnmpFarfantepenaeus notialis* in different depths. А - frequency of occurrence in stomachs; Б — share in the volume of virtual food lump (symbols are same as in fig. 2)

особенностями батиметрического распределения креветки в Гвинейском заливе (Буруковекий, 1972; Burukovsky, 1965). Действительно амфиподы, которыми в основном, питается выходящая на глубины около 40 м молодь, дают пик именно на этих глубинах, изменения значения остальных объектов питания, главным образом, тоже соответствуют этому.

Итак, розовая креветка — хищник, имеющий довольно широкий спектр питания, в котором, однако, выделяются и по частоте встречаемости, и по значению в пищевом комке 3. основных (моллюски, полихеты, амфиподы) и 5 дополнительных (см. табл. 6) объектов. Эти 8 компонентов питания во всех случаях остаются доминирующими, хотя их соотношения могут меняться в зависимости от размеров тела, сезона, времени суток и глубины обитания. Причиной этих изменений служат два обстоятельства. Первое — онтогенетические изменения ротового и ловчего аппаратов, которые порождают изменения доступности в ту или другую сторону различных пищевых объектов, благодаря которым и возникает онтогенетическая изменчивость питания. Последняя служит для разобщения креветок разного возраста и снижения внутривидовой конкуренции из-за пищи. Это, как правило, дополняется пространственным разобщением особей разных размеров и, следовательно, возраста (Никольский, 1949; Ивлиев, 1955). Описанный двойной механизм хорошо выражен у розовой креветки и реализуется с помощью изменчивости питания и целого ряда специальных миграций (Буруковекий, 1972). Это — миграция личинок в лагуны, где молодь обитает до полугода, и возвращение в море. Затем следует откочевка более крупных креветок на окраины креветочного поля. Именно благодаря последнему батиметрические изменения спектра питания связаны с его онтогенетической изменчивостью.

Второе обстоятельство, которое служит причиной изменчивости спектра питания, — это изменение доступности для креветок тех или иных пищевых объектов. Но теперь это обусловлено особенностями жизненного цикла самих объектов питания.

Нечто подобное наблюдается у креветок *P. kerathurus* из устья Эбро (San Feliu, Alcaraz, 1971). Увеличение значения моллюсков в питании этого вида совпадает с периодом размножения *Venus gallina* и обилием в бентосе его только что осевшей молоди (спата), служащей пищей для креветки, а уменьшение — с ее подрастанием и, следовательно, недоступностью для креветки. Подросшие моллюски просто не пролезают в ротовое отверстие креветки. Кстати, именно этим авторы объясняют летнюю миграцию креветки, покидающей район, обедневший пищей.

Кроме упоминавшихся выше трех типов миграции, у розовой креветки имеется еще один. Суть этого типа миграции в следующем. Розовая креветка в период жизни в море (до размеров 130-140 мм) предпочитает участки со стабильными температурными условиями в придонном слое воды ниже термоклина (Буруковекий, Буланенков, 1969). Ее скопления служат индикаторами этих условий. Важна именно стабильность, а не какая-то определенная температура. В разное время года в одном и том же районе и в одно время в разных районах оптимальными могут быть разные температуры. Вслед за перемещениями воды с этими температурами вдоль дна перемещаются и скопления, иногда очень быстро. Эта особенность поведения креветки лежит в основе методики поиска ее промысловых скоплений (Сигаев, 1970; Буруковекий, 1972).

Как уже было сказано выше, изменения спектра питания розовой креветки в сезонном и суточном аспектах объясняются изменениями доступности для креветок различных объектов питания. Можно считать, что, как и у многих других хищников, этим же объясняются и особенности распределения креветок, соответствующие распределению преобладающего объекта питания. Можно поэтому предположить, что изменение отношения креветки к температуре, при которой образуются скопления, — следствие смены объектов питания в сезонном и суточном аспектах. Если это так,

становится понятным, почему в разных районах в одно и то же время и в одном районе в разное время оптимальные температуры различны.

***Farfantepenaeus subtilis* (Perez Farfante 1967)**

Farfantepenaeus subtilis обитает в водах Карибского бассейна: Куба, Антильские о-ва, Карибское побережье Центральной и Южной Америки от Гондураса до Рио-де-Жанейро (Бразилия). Встречается в широком диапазоне глубин, достигая 190 м у побережья Колумбии (Perez Farfante, 1969; Perez Farfante, Kensley, 1997). У побережья Суринама, где она распространена довольно широко, обитает в диапазоне глубин от 20 до 54 м, а в водах северо-восточной Бразилии — 37-73 м (Holthuis 1959? Nomura, Filho, 1967). По данным, собранным в рейсе СРТР-9017 в осенне-зимний период 1967 года, в районе между устьями рек Амазонка и Ориноко *F. subtilis* у побережья Суринама встречается на глубинах 32-43 м, у Французской Гвианы — 32-46 м. Оптимальные глубины, вероятно, 30-45 м. Предпочитает, как правило, илистые грунты.

Также как у двух предыдущих видов, до 80% в объеме пищевого комка занимают ракообразные, полихеты и моллюски с некоторым преобладанием ракообразных (табл. 7).

Таблица 7

Состав пищи у *Penaeus subtilis*

Food composition in shrimp *Penaeus subtilis*

Форма остатков съеденных креветкой жертв очень напоминает то, что мы наблюдали у предыдущего вида. Это позволяет утверждать, что *F. subtilis* тоже хищник.

По частоте встречаемости полностью доминируют полихеты, моллюски и амфиподы с изоподами, попадающиеся практически в каждом пищевом комке (соответственно 93,5, 83,0 и 75,2%). Они же преобладают и в виртуальном пищевом комке (21,6-29%, а вместе составляют 73%). Число второстепенных объектов невелико. Их частота встречаемости и доля в виртуальном пищевом комке в 2,5-3 раза меньше. Среди них превалируют офиуры. Рыба, встречающаяся так же часто, как и офиуры, имеет в пищевом комке такое же значение, как и креветка, встречающаяся примерно в два раза реже. Остальные компоненты пищевого комка могут быть отнесены в разряд случайных. Величина Кф равна 3,71, следовательно, *F. subtilis* можно отнести к хищникам-собираателям. Об этом же свидетельствует распределение частоты встречаемости порций пищи различных размеров (см. рис. 44).

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %
Полихеты	93,5	29,0
Моллюски	83,0	21,6
Амфиподы	75,2	22,4
Офиуры	30,7	10,3
Рыбы	29,6	5,5
Морские ежи	17,4	—
Креветки	15,5	5,5
Фораминиферы	6,6	—
Водоросли	4,2	0,06
Крабы	3,6	1,2
Раки-отшельники	3,3	0,06
Головоногие	3,3	1,0
Гидроидные полипы	1,8	0,1
Спикулы губок	1,8	—
Богомолы	0,6	0,3
Копеподы	0,6	—
Песок	51,1	3,0
Итого	166	82
Коэффициент	[т а —3,71	

***Farfantepenaeus brasiliensis* (Latreille 1817)**

(Таксономический статус — по Perez Farfante, Kensley, 1997)

Farfantepenaeus brasiliensis обитает у американского побережья Атлантического океана от мыса Гаттерас до юга Флориды. В Мексиканском заливе она отсутствует и дальше на юг начинает встречаться от о-ва Контой, вдоль Карибского побережья Мексики, Центральной и Южной Америки до Рио-Гранде-Лагоа дос Патос (Бразилия). Кроме этого, она встречается у Бермудских, Багамских и Антильских о-вов (Perez Farfante, Kensley, 1997).

Общий диапазон глубин обитания этого вида довольно широк, до 190 м (Perez Farfante, 1969). Однако наиболее часто встречается на меньших глубинах. Так, у побережья Суринама бразильская креветка наиболее обычна в диапазоне глубин 36-54 м, а у Французской Гвианы — 40-68 м (Holthuis, 1959).

По материалам рейса СРТР-9017 бразильская креветка у побережья Суринама встречается на глубинах 30-55 м, а у Французской Гвианы — 55-63 м.

Общие черты биологии сходны с таковыми предыдущего вида.

У *F. brasiliensis* ракообразные, полихеты, моллюски занимают до 86% объема пищевого комка. Преобладают обычно ракообразные — до 30% пищевого комка (табл. 8).

При более подробном анализе в число основных объектов питания попадают полихеты и амфиподы. Моллюски (брюхоногие и двустворчатые) и по встречаемости, и по значению в объеме пищевого комка отодвигаются на третье место. Головоногие моллюски играют главную роль среди дополнительных объектов питания (чего не отмечалось ни для одного из других видов). Креветки, рыбы и офиуры

встречаются в желудках почти так же часто, как и головоногие, однако играют заметно меньшую роль в питании. Судя по коэффициенту Фроермана (3,4) и по распределению частоты встречаемости порций пищи различных размеров (см. рис. 44), по способу охоты этот вид тоже можно отнести к хищникам-собираателям.

Таблица 8

Состав пищи у креветки *Farfantepenaeus brasiliensis*
Food composition in shrimp
Farfantepenaeus brasiliensis

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в объеме виртуального пищевого комка, %
Полихеты	92,5	24,5
Gastropoda, Bivalvia	44,50	17,0
Амфиподы, изоподы	84,0	23,6
Креветки	23,3	6,9
Головоногие	24,3	14,9
Рыба	19,2	6,7
Офиуры	15,1	4,2
Фораминиферы	9,2	—
Крабы	3,0	0,4
Эуфаузииды	2,0	0,1
Раки-богомолы	6,1	1,4
Мшанки	1,0	—
Растительные остатки	13,1	0,3
Диатомовые	1,0	—
Итого желудков	99	57

Коэффициент Фроермана — 3,4

***Melicertus kerathurus* (Forsk., 1775)**

(Таксономический статус — по Perez Farfante, Kensley, 1997)

Melicertus kerathurus встречается у южных берегов Англии, в Средиземном море, а также в водах Западной Африки от Марокко до Анголы на глубинах 5-40 м, редко до 75 м. Предпочитает более жесткие грунты, чем *F. notialis* (Holthuis, 1952, 1980; Lagardere, 1971; Буруковский, 1972, 1978, 1980, 1989). Ее образ жизни сходен с тем, что описан выше для *F. notialis*. В водах Западной Африки самостоятельного промыслового значения не

имеет, обычно встречаясь в прилове тралений на песчаных грунтах при облове скоплений каракатицы и лишь в темное время суток. Более или менее стабильный, хоть и ограниченный по размерам, промысел этого вида существует лишь у берегов Бенина и Нигерии (Crosnier, De Bondy, 1967). Днем, видимо, зарывается в грунт. В периоды новолуния величина прилова этого вида увеличивается. Размеры креветок 8,5-19,5, чаще 10-14 см, масса 30-90 г (Griffin et al., 1982).

Информацию о содержимом желудка у этого вида из вод Туниса приводит Лагардер (Lagardere, 1971), из приустьевых вод реки Эбро (Испания) — Сан-Фелью и Алькарас (San Feliu, Alcaraz, 1971), а Сканера Лиачи с соавт. (Scalera Liaci et al., 1982) — из вод, омывающих Италию (Тирренского, Ионического и Адриатического морей). Наши данные были собраны в разных районах западноафриканских вод между Кап-Бланом и устьем реки Калабар (Камерун), но в основном в заливе Биафра (восточная часть Гвинейского залива).

В водах Туниса *M. kerathurus* питался бентосными организмами (моллюсками, полихетами, ракообразными и иглокожими). Моллюски служили основными объектами питания, составляя 66,3%. Видовой состав их в пище демонстрирует сезонную изменчивость. В конце зимы это *Nuculus nucleus*, весной — *Turritella communis* и летом и в начале осени — *Dentalium entale*. Доля полихет составляет 16,6%, ракообразных, среди которых преобладают амфиподы, 14,2% и наименьшую роль играют иглокожие (2,2%). С увеличением размеров наблюдается возрастание доли ракообразных и полихет и поедание более крупными особями креветок более крупных моллюсков (Lagardere, 1971). В приустьевых районах Эбро в питании *M. kerathurus* полностью преобладали полихеты, спат двустворчатых моллюсков.

В водах Италии по частоте встречаемости в пище *M. kerathurus* доминировали полихеты (преимущественно эррантные, 70,2%), ракообразные, а среди них прежде всего амфиподы (63,7%), двустворчатые (64,9%) и брюхоногие моллюски (55,5%).

По нашим данным, как и у предыдущего вида, до 80% объема пищевого комка составляют ракообразные, полихеты и моллюски с преобладанием первых (табл. 9).

Таблица 9

Состав пищи у *Mkerathurus*
Food composition in shrimp *M. kerathurus*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %
Полихеты	77,0	26,8
Моллюски	77,0	19,8
Амфиподы	65,0	18,2
Ракообразные вообще	22,5	4,7
Креветки	13,8	7,3
Крабы	15,0	4,5
Раки-богомолы	1,2	0,4
Эуфаузииды	1,2	0,4
Остракоды	1,2	0,4
Иглокожие (офиуры)	18,5	2,5
Рыба	7,5	3,9
Фораминиферы	6,3	0,4
Мшанки	2,5	0,4
Головоногие	1,2	—
Песчинки	68,9	10,3
Всего желудков, шт.	80	66
Коэффициент Фроермана	3,10	

Однако в группу основных объектов питания входят только три объекта: моллюски (кроме головоногих), полихеты и амфиподы с изоподами, которые как по встречаемости, так и по своему значению в объеме пищевого комка превосходят остальные объекты питания не менее чем в 2,5-3 раза. Значение в пищевом комке дополнительных объектов питания выражено менее четко, чем у предыдущего вида. Величина K_{ϕ} равна 3,1. По распределению частоты встречаемости порций пищи различных размеров (см. рис. 44) этот вид очень похож на три предыдущих. Исходя из этого, можно заключить, что *M kerathurus* — бентофаг, а по способу добывания пищи — хищник-собираТЕЛЬ.

Сравнительная характеристика состава пищи у креветок *Penaeus sensu latus*

Креветки, относимые нами к группе *Penaeus sensu latus*, еще 10 лет назад действительно входили в этот род в качестве представителей разных подродов (*Penaeus s. str.*, *Farfantepenaeus*, *Fenneropenaeus*, *Litopenaeus*, *Melicertus* и *Marsupenaeus*), статус которых Перес-Фарфанте и Кенсли (Perez-Farfante, Kensly, 1997) повысили до рода. Рода хорошо отличимы друг от друга и морфологически, и (попарно) ареалами (Буруковский, 1972; Perez-Farfante, Kensly, 1997). Однако по размерам, отношению к субстрату, особенностям экологии (тропически-субтропические шельфовые виды, приуроченные к эстуариям и солоновато-водным лагунам, в которых подрастает их молодежь) они могут быть отнесены к одной жизненной форме. Это позволяет сравнивать их и по составу пищи, и по характеру ее добывания.

При сравнении спектров питания изученных креветок *Penaeus sensu latus* обнаруживается, в первую очередь, их очень большое сходство. У всех четырех описанных выше видов в питании преобладают одни и те же объекты питания (моллюски, полихеты и ракообразные, примерно в тех же соотношениях, рис. 8 и 9). То же самое имеет отношение и к другим креветкам этого рода, питание которых изучалось. Так, по Кишинюе (Kishinouye, 1900) — правда, без численного соотношения различных объектов питания — это относится к *Melicertus latisulcatus*, *M. canaliculatus*, *Penaeus monodon*. В отношении последнего вида это подтверждается в более поздней работе Марте (Marte, 1980), посвященной питанию *P. monodon* из филиппинских вод. Здесь 55,1% объема пищевого комка составляли ракообразные (мелкие крабы и креветки), 31% - моллюски, а на долю остальных (полихет, офиур, детрита и песка) приходилось примерно 15%. Автор, как и мы, в отношении вышеописанных креветок приходит к выводу, что *P. monodon* — хищник-макробентофаг, питающийся малоподвижными донными беспозвоночными. Веймауз с соавт. (Weymouth and al., 1932) указывают, что *Litopenaeus setiferus* питается мелкими червями, ракообразными и моллюсками. Кубо (Kubo, 1949) примерно то же самое сообщает о *Marsupenaeus japonicus*. Долл (Dall, 1967) приводит сходные данные по питанию шести видов (*M. japonicus*, *P. semisulcatus*, *Fenneropenaeus merguensis*, *Fen. indicus*, *Fen. penicillatus*, *P. monodon*). Робертсон (Robertson, 1988) описывает питание ювенильных *F. merguensis* в мангровых зарослях. В ручьях и в манграх креветки питаются детритом немангрового и мангрового происхождения (до 15% от объема пищи), харпактицидами, диатомовыми, остракодами, личинками двукрылых, муравьями, но, выходя на мелководья эстуариев, они переходят на потребление в основном полихет и ракообразных. Примерно то же самое сообщают Тивс с соавт. (Tiews and al., 1968) для *P. semisulcatus*, *Fen. merguensis* и *M. Canaliculatus* из филиппинских вод, а также Уэссенберг и Хилл (Wassenberg, Hill, 1987) о питании *P. semisulcatus* и *P. esculentus* из вод Австралии; Аль-Масламани с соавт. (Al-Maslamani et al., 2007) о питании *P. semisulcatus* из прибрежных вод Катара. У молодежи *Far. duorarum* из зарослей травы в Южной Флориде

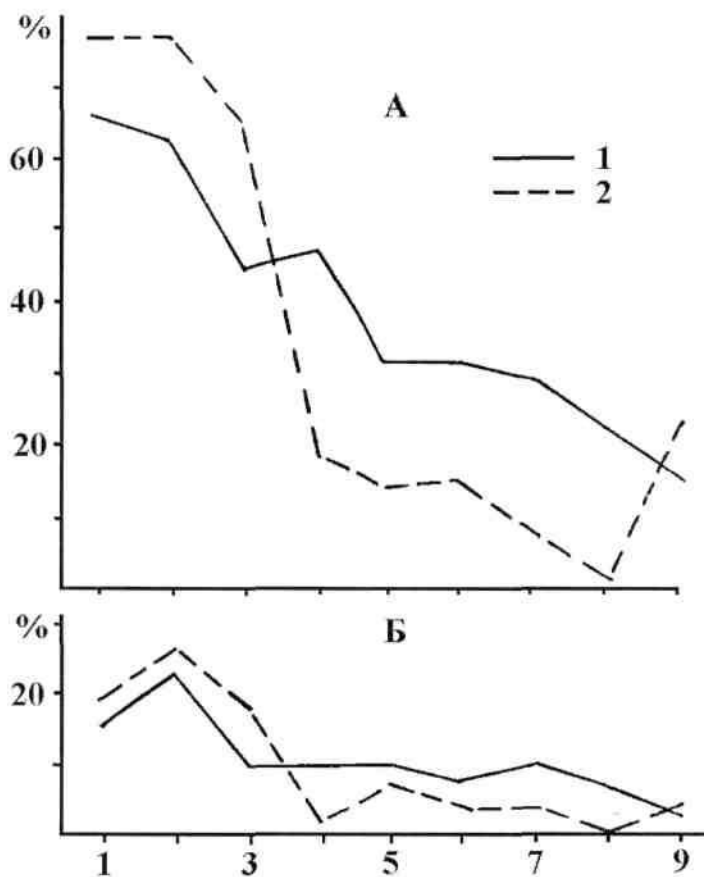


Рис. 8. Сравнительная характеристика состава пищи у *Farfantepenaeus notialis* и *Melicertus kerathurus* (по оси ординат: А - частота встречаемости в желудке; Б - доля в объеме виртуального пищевого комка. По оси абсцисс — компоненты пищевого комка, расположенные в порядке их убывающего значения у *F. notialis*). 1 — *F. notialis*, 2 — *M. kerathurus*

Fig. 8. Comparative characteristics of food composition in shrimp *Farfantepenaeus notialis* and *Melicertus kerathurus*. (On ordinate axis: A - frequency of occurrence; Б — share in the volume of virtual food lump. On abscissa — food groups ranked by their significance decreasing in food of *F. notialis*). 1 — *F. notialis*; 2 — *M. kerathurus*

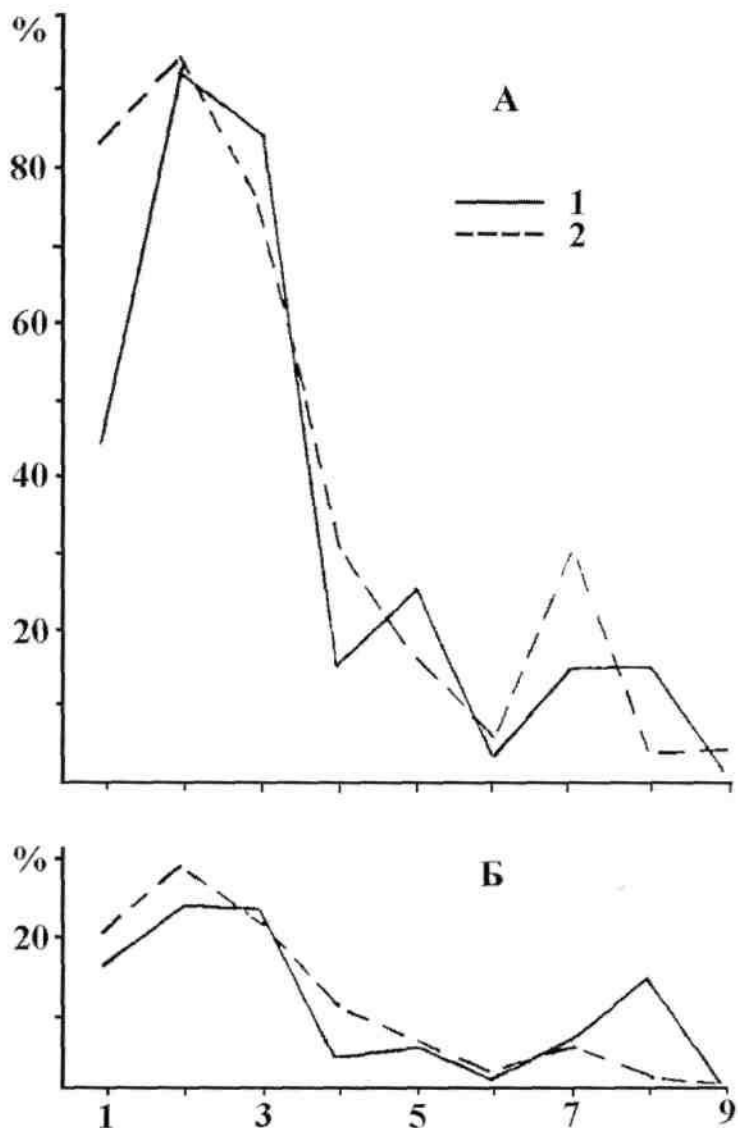


Рис. 9. Сравнительная характеристика состава пищи у *Farfantepenaeus subtilis* и *F. brasiliensis* (по оси ординат А - частота встречаемости в желудке; Б - доля в объеме виртуального пищевого комка. 1 — *F. subtilis*; 2 — *F. brasiliensis* (остальные обозначения, как на рис. 8)

Fig. 9. Comparative characteristics of food composition in *Farfantepenaeus subtilis* and *F. brasiliensis*. (On ordinate axis: А - frequency of occurrence in stomachs; Б - share in the volume of virtual food lump. 1 - *F. subtilis*; 2 - *F. brasiliensis* (other symbols are same as in fig. 8)

(Schamborn, Ctrial, 2000) в питании полностью преобладают ракообразные (частота встречаемости 100 и 55% от объема виртуального пищевого комка), а на втором месте — двустворчатые моллюски (соответственно 54 и 15%), и это хорошо согласуется с онтогенетической изменчивостью питания очень к нему близкого *Far. notialis* (см. выше). Преобладающая роль указанных трех групп животных в питании креветок обусловлена, несомненно, массовостью моллюсков, полихет и ракообразных в морской фауне шельфовой зоны. В дальнейшем мы при сравнении питания изученных креветок будем в первую очередь использовать не абсолютные значения каждой группы пищевых объектов в питании креветок, а соотношение между основными и дополнительными объектами питания.

В качестве примечания к сказанному выше хочется отметить высокую усвояемость пищи креветками *Penaeus sensu lato* (Moriarty, Barclay, 1981). У семи видов креветок из зал. Капрентария (Австралия) протеин составляет 43-64% органического вещества, а примерная эффективность усвоения пищи у четырех из них варьирует от 48 до 77% органического углерода и от 42 до 77% органического азота. Зато малое значение в их пище имеют бактерии (менее 2%), и это вполне объясняется тем, что детрит в пище креветок *Penaeus sensu lato* играет очень незначительную роль.

«Родоспецифичность» в широком смысле питания исследованных нами четырех видов креветок выражается в сходстве величины K_{ϕ} , находящейся в диапазоне между 3 и 4, а также в сходстве распределения частот встречаемости различных порций пищи у всех четырех видов (см. рис. 44). На примере *Far. notialis* хорошо видно, что от таксономической принадлежности и экологической характеристики объектов питания это сходство не зависит. Исключение составляют головоногие моллюски. Возможно, их высокая встречаемость объясняется питанием креветок в трале, что мало вероятно, если судить по остаткам головоногих в желудках. Скорее, это свидетельствует о том, что по отношению к ним *Far. notialis* ведет себя как нападающий хищник. Об этом свидетельствует распределение их частот встречаемости и особенности их доминирования в виртуальном пищевом комке.

Независимость распределения частот встречаемости от систематического положения и экологии объекта питания объясняется характером питания креветки, и сходство этих кривых у всех четырех видов говорит об его одинаковости. Это выражается в том, что малые порции пищи в желудках у этих видов встречаются значительно чаще, чем большие. Благодаря этому изученные нами креветки можно отнести не к активно нападающим хищникам, а к хищникам-собираателям («искателям» по классификации Гриффитса (Griffiths, 1980).

Для более подробного сравнения пищевых спектров креветок, ареал которых совпадает (*Far. notialis* и *M. kerathurus*, а также *F. subtilis* и *F. brasiliensis*), мы использовали метод, применяемый М.Н. Соколовой (1957). Первые два вида встречаются вместе на всем протяжении шельфа Западной Африки от Кап-Блана до Анголы. Правда, в одних и тех же уловах они встречаются редко, так как *M. kerathurus* у африканского побережья предпочитает песчаные грунты и глубины 15-30 м, а *Far. notialis* образует скопления только на илистых грунтах и несколько глубже. При анализе сходства их питания очень хорошо заметно (рис. 8), что у первой креветки наблюдается разница между основными и дополнительными объектами питания и по встречаемости (в 3-4 раза), и по значению в объеме пищевого комка (в 1,5-2 раза). У второй эта разница заметно меньше. В результате можно прийти к выводу, что у *Far. notialis* спектр питания несколько шире, чем у *M. Kerathurus*, благодаря чему последняя вряд ли может конкурировать с розовой креветкой из-за пищи. Однако в данном случае мы наблюдали не сам факт конкуренции как таковой, а ее результат, который выражается в пространственном разобщении двух видов, так как они предпочитают разные грунты и глубины. Вероятно, именно этим объясняется то, что тигровая креветка, которая должна была расселиться вдоль Западной Африки позднее розовой (Буруковский, 1970а), до сих пор находится в несколько

подавленном состоянии. Это выражается в том, что она не образует сколько-нибудь значительных скоплений.

F. brasiliensis и *F. subtilis* при сравнении их питания с предыдущей парой оказываются, в общем, ближе к *M. kerathurus*, чем к *Far. notialis*. Их спектр питания несколько уже, чем у розовой креветки. Между собой они разнятся еще меньше (рис. 9). Благодаря этому следовало бы ожидать, что и эти два вида должны испытывать межвидовую конкуренцию из-за пищи. Однако вывод, сделанный нами по отношению к предыдущей паре, справедлив и для этих креветок. Обитая в одном и том же районе, они практически не сталкиваются, так как их основные скопления приурочены к разным глубинам (Буруковский, 1972).

В целом складывается следующая картина. Для креветок *Penaeus sensu lato* характерно очень большое сходство в способе питания и в качественном составе пищи. Это приводит к тому, что даже в узких пределах шельфа креветки различных видов одного рода и тем более разных родов этой группы, обитающие рядом друг с другом, вынуждены распределяться по разным глубинам. Отличным примером этому служит хотя бы северо-восточное побережье Южной Америки, где на глубинах более 20 м обитают *L. schmitti*, на глубинах от 30 до 45 м — *F. aztecus*, на глубинах 40-60 м — *F. brasiliensis*. В то же время межвидовые отличия, особенно внутри отдельных родов, базируются в основном на особенностях совокупительных органов. Это позволяет предположить, что у *Penaeus sensu lato* наблюдается только аллопатрическое видообразование. Возможно, поэтому у побережья Американского континента, имеющего очень богатую палеогеографическую историю (Шухерт, 1957), встречается такое большое количество видов рода, а у западноафриканского побережья, не менявшегося со времен мелового периода (Allen, 1964), обитает только *Far. notialis* (*M. kerathurus* имеет индо-пацифическое происхождение, и проник в этот район из Средиземного моря — Буруковский, 1970а).

***Parapenaeopsis atlantica* Balss 1914**

Parapenaeopsis atlantica в западноафриканских водах встречается повсеместно от южных районов Мавритании (16°31 с.ш.) до Анголы. Известен также из района Мозамбика (Восточная Африка). Как правило, обитает на илистых и илисто-песчаных грунтах от уреза воды до 50-60 м, но никогда не встречается в лагунах (Crosnier, Wise, 1968; Ribeiro, 1970; Буруковский, Роменский, 1995; Perez Farfante, Kensley, 1997).

Материалы были собраны в водах Гвинеи-Бисау и Гвинеи Конакри в 1963 и 1983 гг. на глубинах 20-25 м. Нами исследованы 88 желудка, из которых 13 были полными. Общая длина креветок составляла 32-57 мм. Судя по нашим наблюдениям в аквариуме, этот вид часть времени проводит, зарываясь в грунт.

В водах Гвинеи-Бисау был встречен в желудках рыб *Pteroscion peli* и *Pseudotholitus typus* (семейство Sciaenidae).

По частоте встречаемости в питании доминируют двустворчатые моллюски. Они в полтора-два раза чаще встречаются в желудках, чем следующие за ними полихеты, растительные остатки, рыба, и в два раза чаще, чем офиуры и амфиподы. Далее следуют брюхоногие моллюски и фораминиферы (частота встречаемости 11,4-13,6%) и детрит (10,2%).

В виртуальном пищевом комке преобладают полихеты (22,3%) и им сопутствует группа тоже бентосных беспозвоночных (амфиподы, двустворчатые и брюхоногие моллюски), составляющие вместе больше половины объема пищевого комка. Остатки рыб представлены в основном чешуйками или их обрывками, но относительно большая часть объема пищевого комка, занятого ими (10,0%), позволяет предположить, что креветка питается их полуразложившимися остатками. Встречаются также бесструктурные обрывки, имеющие вид полуразложившихся тканей (неопределенные остатки — 8,7% от объема виртуального пищевого комка, табл. 10). Детрит попадает довольно редко, как правило, в очень небольших количествах и чаще всего у мелких креветок. Привлекает внимание

высокая частота встречаемости растительных остатков — в каждом третьем желудке, но всегда в очень малых количествах. Это сильно мацерированные обрывочки, еще не превратившиеся в детрит. Вероятно, это связано с тем, что *P. atlantica* — мелководный вид, приуроченный к верхней части шельфа. Остатки креветок относятся к семействам Scangonidae (*Pontophilus* sp.) и Processidae (*Processa* sp.), то есть к зарывающимся формам. Известно, что в устье реки Нью-Калабар в желудках *P. atlantica* встречаются остатки мелкой креветки *Nematopalaemon hastatus* (Marioghae, 1989) (см. также ниже, в разделе, посвященном питанию *N. hastatus*).

Таблица 10

Состав пищи у креветки *Parapenaopsis atlantica*
Food composition in shrimp *Parapenaopsis atlantica*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования, %
Двустворчатые моллюски	61,3	14,2	7,7
Полихеты	41,0	22,3	15,4
Рыба	37,5	10,7	—
Растительные остатки	35,2	2,2	7,7
Офиуры	29,5	1,1	—
Амфиподы	25,2	10,7	—
Фораминиферы	13,6	—	—
Брюхоногие моллюски	11,4	10,0	7,7
Детрит	10,2	2,3	—
Копеподы	8,0	1Д	—
Неопределенные ракообразные	6,2	—	—
Креветки	5,6	2,3	—
Щетинкочелюстные	5,6	—	—
Лопатоногие моллюски	4,6	—	—
Крабы	3,4	2,7	—
Танаидацеа	2,3	6,8	7,7
Икринки	2,3	—	—
Мизиды	1Д	0,7	—
Морские ежи (иглы)	1,1	—	—
Нематоды	1,1	—	—
Губки	1Д	—	—
Неопределенные остатки	6,3	8,6	7,7
Песок	18,2	4,5	—
Всего желудков	88	13	13
Коэффициент Фроермана		3,04	
Частота доминирования, %		53,8	

Частота доминирования довольно высокая — 53,8%, однако заметного преобладания по этому параметру каких-либо жертв в желудках *P. atlantica* не наблюдалось. Но для его оценки в данном случае недостаточно материалов.

Нарисованная картина позволяет сделать вывод, что *P. atlantica* тесно связан с грунтом. Это хищник-бентофаг и частично некрофаг, питающийся преимущественно мелкими

полихетами, моллюсками и ракообразными. Креветки, вероятно, второстепенный, но облигатный компонент его диеты. По типу охоты это хищник-собираатель (коэффициент Фроермана 3,04).

***Metapenaeopsis miersi* (Holthuis 1952)**

Metapenaeopsis miersi — эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области, распространен от Мавритании (22°23'с.ш.) до Анголы (9°-10° ю.ш.) на глубинах 16-50, чаще всего 20-35 м (Holthuis, 1952; Буруковский, 1978, 1982; Буруковский, Роменский, 1995). Состав пищи этого вида ранее не изучался.

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Эврика» в районе Сьерра-Леоне (09.07.1983, 07°44'6 с.ш, 13°36'з.д., глубина 20 м). Исследовано 104 желудка, 18 из которых было полными.

Общая длина тела исследованных креветок варьировала от 47 до 79 мм (у самцов — до 65 мм). Модальные размеры самцов 52, а самок — 62 мм. В пробе преобладали самки (68,3%), среди которых более 60% были в пред- или нерестовом состоянии. Возможно, поэтому более половины всех исследованных креветок имели балл наполнения желудка, равный единице, то есть в желудке были или следы пищи, или же она занимала менее половины объема желудка (Буруковский, 1969).

В водах Сьерра-Леоне регулярно встречался в питании донных рыб шельфа: *Platycephalus gruveli* (Platycephalidae), *Psettodes belcheri* (Psettodidae), *Trigla gabonensis* (Triglidae) и *Dactylopterus volytans* (Dactylopteridae).

Остатки пищи в полных желудках креветки представляли собой фрагменты тел съеденных животных. Среди них выделялись обрывки эррантных и седентарных полихет длиной до 2 мм. В двух случаях из них удалось составить фрагмент тела червя длиной примерно 10 мм. Двустворчатые моллюски были представлены обломками раковин. Целыми изредка попадались эмбриональные раковинки длиной 0,2 мм. Мягкое тело идентифицировать не удалось. Присутствовали остатки кумовых раков различных размеров — от только что вылупившейся из яйца особи до взрослого рачка длиной 6-10 мм. Количество их достигало в желудке 5-6 экз. В одном случае в полном желудке были найдены остатки мелкой каракатицы, щупальца которой имели длину 5-6 мм. Мизиды в пищевых комках были представлены только статолитами. Как правило, это были остатки одной особи, но встречались желудки, в которых мы находили статолиты, принадлежавшие от 2 до 6-8 экземпляров мизид. Фрагменты тела попадались очень редко. Копеподы (вероятно, харпактициды) встречались целыми и разорванными. Наибольшая длина их 1,5 мм. Морские ежи, как правило, были представлены фрагментами, иногда относительно крупными, и иглами; в одном случае удалось из них собрать почти целый скелет диаметром 4-5 мм. Остатки рыб представлены чешуйками или косточками. Мягкие ткани в желудках креветок не найдены. Отдельные чешуйки рыб не превышали 0,5-1 мм. Песок, который встречался почти в каждом желудке (частота встречаемости 72%), лишь дважды составлял 10% от объема пищевого комка. Размеры песчинок варьировали от 0,2 до 1,5 мм, но абсолютно преобладали песчинки с размерами меньше миллиметра. Наряду с песчинками изредка попадались спикулы губок и фораминиферы. Последние встречались примерно в каждом третьем желудке (частота встречаемости 36,5%). Это обычно разрушенные раковинки, хотя один раз была встречена относительно крупная живая особь. Все же мы сомневаемся в том, что их можно отнести к пищевым объектам, также как и детрит, частота встречаемости которого невелика (14,4%), и попадает он в очень небольших количествах, хотя в двух полных желудках составлял 20 и 50% от их объема. Неопределенные остатки, встреченные единственный раз, представляли собой шары янтарного цвета диаметром 0,2 мм. Возможно, что это была кладка харпактицид. Полуразложившиеся остатки, мацерированные обрывки хитина и тому подобное встречены не были. Вероятно, некрофагия, если и имеет место, то достаточно редко. Это

позволяет заключить, что *M. miersi* — хищник, питающийся исключительно донными животными, длина которых, вероятно, не превышает 10 мм и, следовательно, в 5-8 раз меньше длины съевшей их креветки.

Таблица 11

Состав пищи креветки *M. miersi*
Food composition in shrimp *M. miersi*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования, %
Двустворчатые моллюски	74,0	21,6	11,1
Морские ежи	54,8	3,9	—
Кумовые раки	45,1	30,5	27,8
Полихеты	44,2	20,0	22,2
Амфиподы	37,5	11,6	5,6
Фораминиферы	36,5	—	—
Мизиды	25,9	—	—
Офиуры	21,1	1,7	—
Детрит	14,4	3,9	—
Остатки рыбы	12,5	—	—
Брюхоногие моллюски	11,6	—	—
Мшанки	7,7	0,6	—
Щетинкочелюстные	6,7	—	—
Крабы	4,8	—	—
Креветки	3,8	0,6	—
Гидроидные полипы	2,9	—	—
Раки-отшельники	1,9	—	—
Нематоды	1,9	—	—
Остракоды	0,9	—	—
Каракатица	0,9	3,9	—
Неопределенные остатки	0,9	0,6	—
Спикулы губок	2,9	—	—
Песок	72,0	1,1	—
Всего желудков	104	14	14
Коэффициент Фроермана		4,18	
Частота доминирования, %		66,7	

Чаще всего (табл. 11) встречались двустворчатые моллюски, почти в каждом желудке (74,0%). Второстепенные объекты питания попадались примерно в каждом втором желудке. Это морские ежи, кумовые раки и полихеты (54,8-44,2%). Амфиподы, мизиды, офиуры можно считать характерными объектами питания (37,5-21,1%). Все остальные встреченные в желудках гидробионты — случайные объекты питания.

В виртуальном пищевом комке полностью доминируют кумовые раки (30,5%), двустворчатые моллюски (21,6%) и полихеты (20%). Хорошо видно, что кумовые раки, встречающиеся в полтора раза реже двустворчатых моллюсков, занимают в объеме виртуального пищевого комка в полтора раза больший объем, чем полихеты и двустворчатые. Следовательно, они потребляются креветкой большими порциями. Эти три жертвы, составляющие более 70% объема усредненного пищевого комка, сугубо бентосные, отчасти даже зарывающиеся животные. Это подчеркивается частотой доминирования именно кумовых раков и полихет. Относительно часто встречающиеся амфиподы занимают значительно меньшую часть объема виртуального пищевого комка (11,6%). А все остальные жертвы не превышают 4% от объема пищевого комка. Небольшой объем

исследованного материала не позволяет делать далеко идущие выводы, но можно констатировать, что *M. miersi* — ярко выраженный бентофаг, питающийся относительно мелкими жертвами. Его можно отнести к хищникам-собираателям, что подтверждается большим Кф (4,18), и отчасти к пасущимся хищникам.

***Parapenaeus longirostris* (Lucas 1846)**

Parapenaeus longirostris — широко распространенный восточноатлантический вид. Она встречается в Средиземном море, а также в Восточной Атлантике от Кадисского залива до Намибии (18°02' ю.ш.) на глубинах от 50-60 до 500-600 м, но наиболее обычна на кромке шельфа, в диапазоне глубин 150-400 м. *P. longirostris* предпочитает илистые или илисто-песчаные грунты (Буруковский, 1978, 1980, 1982, 1989; Буруковский, Роменский, 1985, 1989; Holthuis, 1952; Burukovsky, 1969, 1981; Lagardere, 1971; Crosnier, Forest, 1973).

Промысловый вид, основные скопления которого образуются вдоль побережий Марокко, Сенегала, а также у берегов Анголы.

Картес с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли его к потребителям инфауны.

Наши материалы были собраны в Кадисском заливе, в водах Марокко (31°06' с.ш.), Мавритании (21°с.ш.), Сенегала (17-15°с.ш.) и в районе между устьями рек Кашеу и Шербро (12-07°с.ш.) в рейсах СРТР 9019 (1963) и 9086 (1965, 1967), СРТМ 8015 (1965), СРТМ «Маяк» (1964-1965), БМРТ «Атлант». Объем материала — 285 желудков с пищей. В тот период мы еще на отработали полностью свою методику изучения питания, не научились идентифицировать объекты питания по их обрывкам, встречающимся в желудках креветок. Мы тогда использовали методику Турпаевой (1953), из-за чего в этом разделе представлены наши данные только по частоте встречаемости пищевых объектов с достаточно грубыми их определениями (Burukovsky, 1969). Размеры креветок (полная длина — от основания рострума до конца тельсона) варьировали от 24 до 140 мм.

По таким неполным данным трудно анализировать характер питания креветки. Ясно, что креветка — преимущественно бентофаг, в чьем питании чаще всего встречаются высшие ракообразные, которые полностью доминируют по этому показателю. Прочие объекты питания встречаются значительно реже (табл. 12).

Интереснее выглядят результаты попытки оценить онтогенетическую изменчивость питания (рис. 10). Можно предположить, что у креветок с длиной тела менее 70 мм (неполовозрелых особей: Burukovsky, 1981) в желудках чаще всего встречаются фораминиферы и копеподы (вероятнее всего, харпактициды). Им сопутствуют полихеты, но нечасто. У созревающих и впервые нерестящихся особей по частоте встречаемости начинают доминировать амфиподы, изоподы и танаидацеи. И, наконец, у креветок с длиной тела более 100 мм, живущих на глубинах более 300 м, среди которых полностью доминируют самки, в желудках чаще всего встречаются остатки креветок и других креветкоподобных высших раков. Им сопутствуют остатки рыбы и головоногих моллюсков.

Можно заключить, что *P. longirostris* — преимущественно хищник-бентофаг, в онтогенезе которого наблюдается переход креветки от питания мелкими и относительно малоподвижными жертвами к питанию более крупными и значительно более подвижными.

Довольно полное исследование питания этого вида провел Роменский (2001). Он изучал креветок, собранных в 1968-1983 гг., но в основном в 1973 г. в южной части ареала вида, у берегов Анголы и Намибии (05°57'-17°53' ю.ш., на глубинах 150-360 м). Им было исследовано 1465 желудков (из них полными были 767). При их обработке использована разработанная нами методика (Буруковский, Фроерман, 1974), хотя и не в полном объеме.

К сожалению, в работе Роменского (2001) встречаются не вполне понятные для нас заключения. Так, например, зарывающиеся креветки из семейства Penaeidae, Solenoceridae, Crangonidae отнесены к эпибентосным, донные фораминиферы из родов *Orbulina* и *Lagena*

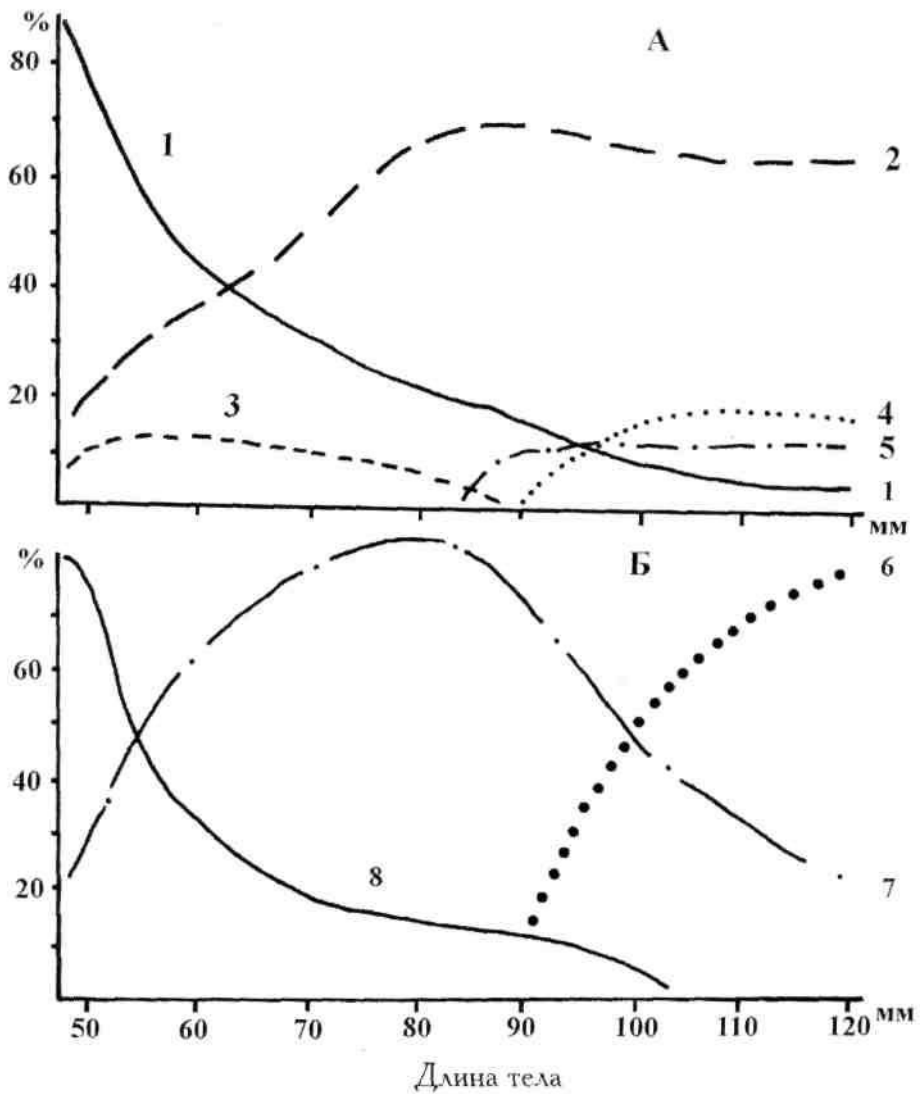


Рис. 10. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости пищевых объектов в питании креветки *Parapenaeus longirostris*. А — основные группы пищевых объектов. Б — различные ракообразные.

1 — фораминиферы; 2 — все ракообразные, взятые вместе; 3 — полихеты; 4 — головоногие; 5 — рыба; 6 — креветки, мизиды, эуфаузииды; 7 — амфипода, изопода, танаидацеа; 8 — копепода

Fig. 10. Ontogenetic variability of food groups frequency in food of shrimp *Parapenaeus longirostris*. А — main food groups. Б — different crustaceans. 1 - foraminifers; 2 — all summarized data on crustaceans; 3 — polychaete worms; 4 -cephalopods; 5 — teleost fishes; 6 — shrimps, mysids, euphausiids; 7 — amphipods, isopods, tanaidaceans; 8 — copepods

названы планктонными, к которым среди фораминифер относятся только Globigerinidae (все вышесказанное — с. 782); частота встречаемости креветок в питании *Trichiurus lepturus* достигает 102,2% (с. 785), что невозможно по определению. Выводы об онтогенетической изменчивости питания *P. longirostris* в водах Анголы противоречат тому, что изображено на рис. 1, словно взяты из другой работы. Но, несмотря на это, в работе Роменского представлен обширный фактический материал, который имеет важное самодовлеющее значение для оценки состава питания данного вида. Он дает возможность и для некоторых заключений (табл. 13, у Роменского табл. 1, с. 783).

Таблица 12 Состав пищи
у креветки *P. longirostris* в водах Северо-Западной Африки Food composition in
shrimp *P. longirostris* in the waters of Northeastern Africa coast

Пищевые объекты	Частота встречаемости, %
Амфиподы-изоподы	58,0
Фораминиферы	20,0
Креветки, зуфаузииды, мизиды	15,4
Моллюски (кроме головоногих)	9,1
Танаидацеа	8,6
Копеподы	8,4
Головоногие	5,6
Рыба	5,6
Полихеты	4,6
Нематоды	0,3
Неопределенные остатки	4,6
Обломки карбонатного состава	6,0
Всего желудков	285

В исследованных желудках Роменским (2001) были обнаружены животные их десяти типов: простейшие, кишечнополостные, кольчатые и круглые черви, мшанки, щетинкочелюстные, членистоногие, моллюски, иглокожие, хордовые. Наиболее часто и в больших количествах встречались остатки ракообразных и рыб. Как правило, в содержимом желудков отмечены фрагменты нескольких, сильно измельченных жертв. Судя по размерам мягких тканей и чешуи (0,8-3 мм), позвонков (0,2-0,7 мм) и хрусталиков глаз (0,1-0,25 мм) рыб, поедались особи длиной 15-35 мм, что составляло 25-35% длины тела хищника. Наиболее часто встречались личинки и молодь рыб пелагических семейств Mystophyidae (*Diaphus* sp., *Lampanictodes* sp) и Scombridae (*Scomber colias*) (мы не исключаем, что это может быть «траловая пища» — РБ), донно-придонных рыб из семейств Chlorophthalmidae (*Chlorophthalmus* sp.), Sparidae (*Dentex* sp.). В полевых условиях Роменский (2001) наблюдал яркие живые хроматофоры на покровных тканях чешуек у жертв, что, по его мнению, свидетельствовало о нападении креветок на живые организмы. Нам кажется, что это может быть еще одним подтверждением факта поимки их в трале, хотя, возможно, автор прав. Одновременно в 17 желудках (около 1%) им были найдены чешуйки и мягкие ткани рыб с мицелиями грибов родов *Nematocystis* и *Apodinium* — обычных сапрофитов разлагающихся тканей. Восстановленные размеры этих жертв (59-95 мм, около 80% длину креветки) были вдвое выше обычно встречаемых в желудках, что дало автору возможность обоснованно предположить наличие у данного вида некрофагии.

Таблица 13

Состав пищи в желудках креветки *P. longirostris* в водах Анголы
(Роменский, 2001, с дополнениями)
Food composition in shrimp *P. longirostris* in the waters of Angola coast
(by Romensky, 2001 with additions)

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %
Рыба	81,2	37,4
Фораминиферы	77,2	3Д
Ракообразные (всего)	93,8	35,3
Копеподы	35,0	1,6
Амфиподы	27,3	6,5
Креветки	21,8	9,7
Крабы	14,9	5,2
Эуфаузииды	14,6	4,6
Танаидацеа	9,6	1,2
Остракоды	4,5	+
Раки-отшельники	3,7	1,9
Мегалопы крабов	1,6	0,2
Галатеиды	1,3	0,8
Кумовые раки	0,7	+
Изоподы	0,3	+
Стереомастисы	0,3	0,2
Ротоногие	+	+
Неопределенные ракообразные	11,9	3,2
Брюхоногие и двустворчатые	52,0	2,7
Полихеты	43,3	11,7
Иглокожие	28,8	1,7
Головоногие	18,0	4,9
Щетинкочелюстные	17,3	0,8
Икринки	15,7	0,5
Книдарии	5,5	0,4
Нематоды	2,9	—
Радиолярии	1,4	—
Губки	1,3	+
Мицелий грибов	0,5	+
Диатомовые	0,5	+
Детрит	0,1	0,2
Гидроиды	+	—
Неопределенные остатки	1,0	ОД
Песчинки	58,0	1,0
Коэффициент Фроермана	4,94	

Ракообразные встречались в желудках в виде фрагментов карапаксов, мандибул, клешней зарывающихся креветок семейств Penaeidae (*Parapenaeus longirostris*, *Solenocera africana*), эпибентосных и придонных Pandalidae (*Plesionika heterocarpus*, *P. carinata*), зарывающихся Crangonidae (*Parantophilus* sp.) и реже пелагических Pasiphaeidae (*Pasiphaea semispinosa*). Размеры съеденных креветок составляли около 25-35 мм (20-30% длины тела съевшей их креветки). В желудках отмечены также куски карапаксов и клешней молоди крабов, ширина карапакса которых составляла около 5-10 мм (5-12% длины тела хищника). Судя по хорошо сохранившимся мандибулам, в желудках встречались, по меньшей мере, два вида зуфаузиид. Среди амфипод преобладали донные гаммариды. Восстановленные размеры амфипод составляли 2,1-4,7 мм (3,5-5,2% длины креветки). Остатки других донных ракообразных (остракоды, кумовые, анизоподы и муниды) были сильно измельченными.

Часто вместе со слизистыми остатками эррантных и седентарных полихет (куски тела длиной 13-25 мм) находили молодь двустворчатых и брюхоногих моллюсков (до 1,5 мм), фораминифер (0,1-1,1 мм) и песчинки. Количество целых и разрушенных фораминифер в комке колебалось от 1-5 до 85 экземпляров при преобладании бентосных форм. Планктонные *Globigerina* встречались редко.

Из головоногих моллюсков доминировали остатки придонно-пелагических кальмаров семейств Ommastrephidae (*Shex coindetii*, *Todaropsis eblanae*) и Euploteuthidae (*Abralia veranyi*). Они были представлены кусками щупалец длиной 2,7-30 мм, чехликами сперматофоров (3,7-4,8 мм) и кольцами присосок. Восстановленные размеры съеденных кальмаров — 20-32 мм (23-30% длины хищника).

В целом из полихет, моллюсков и фораминифер важная роль в питании принадлежала лишь первым (табл. 13). Транзитные организмы представлены диатомеями родов *Coscinodiscus* и *Thalassiosira* (диаметр клеток 0,15-0,20 мм), радиоляриями (0,4-0,8 мм), нематодами (0,4-1,0 мм) и копеподами (0,4-1,2 мм). Копеподы активно поедались только молодью креветок длиной 20-39 мм; у более крупных особей копеподы *Oncaea* sp., *Candacia* sp. и редко *Pleuromamma* sp. были транзитной пищей и встречались целыми или слегка поврежденными.

Судя по рис. 1 статьи Роменского (с. 784), онтогенетическая изменчивость питания у *P. longirostris* из вод Анголы выражена слабо. Роль основных объектов питания с увеличением размеров креветки менялась незначительно.

Среднее количество пищевых компонентов (коэффициент Фроермана), приходящихся на один полный желудок, равно 3,8. У мальков (20-39 мм), мелких (40-49), среднеразмерных (50-89) и крупных (90-109 мм) креветок среднее число компонентов в желудках постепенно снижается от 4,1 до 3,6. Это происходит из-за возрастания в старших размерно-возрастных группах доли креветок с 1-2 жертвами в пищевом комке. Доля таких особей растет от группы к группе и составляет 0; 11,3; 17,0 и 22,1%, соответственно.

По частоте встречаемости (табл. 13, у Роменского табл. 1, с. 783) среди прочих объектов питания абсолютно доминируют рыба и фораминиферы, встречающиеся почти в каждом желудке (81,2 и 77,2%). Однако по своему положению в виртуальном пищевом комке они диаметрально противоположны. Доля рыбы составляет 37,4, а фораминифер — 3,1%. Но считать последних случайными, спутниковыми компонентами пищевого комка вряд ли можно, так как частота их встречаемости заметно превышает таковую песчинок (58,0%) в полтора раза, а долю в объеме пищевого комка — в 3 раза. Следовательно, фораминиферы могут играть в питании *P. longirostris* какую-то специфическую роль. Роменский (2001) считает, что они — один из источников кальция. Возможно, он и прав, так как брюхоногие и двустворчатые, по частоте встречаемости следующие за фораминиферами (52,0%), занимают в объеме пищевого комка всего 2,7%.

Ракообразные встречаются практически в каждом желудке (93,8%), но среди них (по направлению уменьшения частоты встречаемости) доминируют копеподы, амфиподы и креветки (35,0, 27,3 и 21,8% соответственно) — в два с лишним раза реже, чем рыба и фораминиферы. Но заметное место в объеме виртуального комка занимают амфиподы и креветки, а также в полтора-два раза реже встречающиеся крабы и эуфаузииды. В целом же все ракообразные составляют 35,3% от объема пищевого комка, немногим уступая рыбе.

Третье место занимают полихеты, по частоте встречаемости близкие к моллюскам, но занимающие 11,7% от объема виртуального пищевого комка. Именно эти три группы — рыбы, высшие ракообразные и полихеты, составляющие 84,4% от объема виртуального пищевого комка, служат основной пищей *P. longirostris*. Все остальные объекты питания можно считать случайными.

Судя по данным Роменского (2001), пищевые комки креветки очень «чистые»: частота встречаемости детрита всего лишь 0,1%. Для вида-бентофага, обитающего на илистых и песчано-илистых грунтах, это не совсем обычно. Тем более учитывая, какое значение в пище имеют полихеты и как часто в желудках попадают песчинки.

Коэффициент Фроермана у *P. longirostris* один из самых высоких из известных нам у креветок. Он достигает 4,9. Даже если из расчета автора убрать такие компоненты пищевого комка, как радиолярии, диатомовые водоросли, мицелии грибов, которые служат для креветки транзитными или попутными пищевыми объектами, коэффициент все равно будет больше четырех. Это говорит о том, что *P. longirostris* — ярко выраженный хищник-собиратель. Однако заметную роль в его питании, как было показано выше, должна играть некрофагия.

По данным Роменского (2001), креветка служит важным объектом питания для некоторых рыб Анголы и Намибии, на глубинах 50-360 м *P. longirostris* встречался в питании придонно-пелагических рыб: *Chlorophthalmus atlanticus* длиной 17-19 см (с частотой встречаемости 15%), *Dentex macropthalmus* длиной 20-31 см (частота встречаемости 6%) и *D. angolensis* длиной 22-27 см (с частотой встречаемости 4%), *Umbrina canariensis* длиной 15-42 см (частота встречаемости 3,5%) и *Merluccius polli* длиной 18-25 см (частота встречаемости 2%) (о трофической связи этого вида рыб с креветками в водах Анголы см. ниже, в специальном разделе — РБ). Отмечен *P. longirostris* в желудках тяготеющих к мезопелагическому образу жизни *Synagrops microlepis* (частота встречаемости 12-16,2%) и *Trichiurus lepturus* (почти в каждом желудке). В дополнение к тому, что пишет Роменский (2001), нужно отметить, что мы этот вид тоже встречали в водах Гвинеи-Бисау в питании донных *Latirus semifasciatus* и *Brotula barbata*. У побережья Анголы она одновременно служит излюбленной пищей короткопорого кальмара (*Illex coindetii*), образующего днем придонные скопления на глубинах 150-300 м.

В заключение можно констатировать, что *P. longirostris* — хищник-бентофаг и отчасти некрофаг. Его главными объектами питания служат личинки и молодь рыб, ракообразные (креветки, эуфаузииды, крабы и амфиподы), второстепенными — полихеты, а остальные жертвы могут быть отнесены в разряд случайных. По способу добывания пищи это хорошо выраженный хищник-собиратель.

***Parapenaeus fissuroides indica* Crosnier 1985**

Parapenaeus fissuroides indica обитает в западной части Индийского океана: в водах восточной Африки от Кении до южной оконечности материка, а также в водах Мадагаскара. Известны находки этого вида из вод Омана и Аравийского моря. Обычно встречается на глубинах 170-300 м, но в южной части ареала поднимается до глубин 65-84 м (Crosnier, 1985).

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Витязь» 25.11.1985 г. в районе с координатами 25°05' ю.ш., 34°56' в.д. на глубине 98-90 м.

Был вскрыт 31 желудок. Во всех них присутствовала пища, но лишь 12 были полными. Размеры креветок варьировали от 55 до 90 мм (самцов — 64-81 мм). У большинства самок гонады находились во II-III стадиях зрелости.

Судя по форме остатков, встреченных в желудках *P. fissuroides indica*, этот вид питается живыми жертвами. Найденные в полных желудках скелетные остатки офиур, кости рыб были не разрушены и не мацерированы, попадались свежие обрывки мягких тканей амфипод и полихет. Среди жертв преобладают донные животные. Это несомненно для офиур, крабов и полихет. Но и креветки относятся к донному семейству Crangonidae,

Таблица 14

Состав пищи у креветки *Parapenaeus fissuroides indica* Crosnier 1985 Food composition in shrimp *Parapenaeus fissuroides indica* Crosnier 1985

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в пищевом комке, %	Частота доминирования, %
Офиуры	80,6	64,2	66,7
Амфиподы	67,7	20,0	16,7
Фораминиферы	35,5	—	—
Щетинкочелюстные	32,3	—	—
Креветки	22,6	0,8	—
Полихеты	19,3	13,3	8,3
Рыбы	9,6	—	—
Крабы	6,4	—	—
Остракоды	6,4	—	—
Эуфаузииды	6,4	—	—
Копеподы	6,4	—	—
Гастроподы	6,4	—	—
Детрит	6,4	—	—
Танаидацеа	3,2	—	—
Птероподы	3,2	—	—
Книдарии	3,2	—	—
Неопределенные остатки	6,4	—	—
Карбонатные обломки	3,2	—	—
Спикулы губок	3,2	—	—
Песок	80,6	1,7	—
Всего желудков	31	12	
Коэффициент Фроермана	3,13		91,7

а амфиподы — к Gammarida. Фораминиферы тоже были представлены исключительно донными формами. Кроме них практически в каждом желудке встречались песчинки, а иногда попадались спикулы губок, обломки карбонатного состава и осколки раковин.

Попавшиеся в желудках копеподы были из рода *Oncaea*, а съеденная рыба, судя по размерам отолита (1,2 мм), — мальком.

Можно сделать вывод, что *P. fissuroides indica* — хищник-бентофаг.

По частоте встречаемости (табл. 14) полностью доминируют офиуры и амфиподы (соответственно 80,6 и 67,7%). Им сопутствуют фораминиферы, щетинкочелюстные, полихеты и креветки (35,6-19,3%). Прочие жертвы на момент сбора материалов можно считать случайными. Состав виртуального пищевого комка еще более контрастен. Больше 60% его объема занимают офиуры. Им сопутствуют амфиподы и полихеты, но уступая в 3 и 4,5 раза соответственно (20 и 13,3%). Это еще более подчеркивает облик хищника-бентофага у *P. fissuroides indica*.

Своеобразный контраст представляют собой очень высокая частота доминирования (91,7%), что характерно для нападающих хищников, и высокий коэффициент Фроермана (более 3), что свойственно хищникам-собирателям. Но это, видимо, следствие небольшого объема материалов, имевшихся в наших руках.

Подсемейство Funchaliinae *Funchalia villosa* (Bouvier, 1905)

Funchalia villosa известна из Северо-Восточной Атлантики (Burkenroad, 1936), Карибского моря и Мексиканского залива (Grippa, 1987), из района Тристан-да-Кунья (Crosnier, Forest, 1973; Grippa, 1987) и банки Вальдивия (24°09'-26°18' ю. ш., 06°25'-07° в. д.: Macpherson, 1984), Средиземного моря (Grippa, 1987); Индийского океана (29°52' ю.ш., 34°32' в.д.: Crosnier, 1985; 20°02' ю.ш., 99°4Г в. д.: Wasmer, 1989); Тихого океана юго-западнее о-ва Лорд-Хау (Dall, 1957; Kensley et al., 1987) и Тасманова моря (Wasmer, 1989).

В августе-сентябре 1984 года (по материалам, собранным в рейсе НИС «Профессор Седлецкий») севернее Азорских о-вов *F. villosa* встречалась к югу от линии 46° с.ш., 29° з.д.-38° с.ш., 14° з.д. с частотой, близкой к 100%, и была приурочена к зоне субтропической конвергенции (Буруковский, Роменский, 1985, 1991; Burukovsky, 1996). Все находки других авторов в Северной Атлантике тоже тяготеют к этому району. Кроме того, в наших материалах имеются особи из зоны Южно-Атлантической субтропической конвергенции (40°33' ю.ш., 10°50' в.д.). По-видимому, *F. villosa* — североцентральный вид в Атлантике и южно-периферический в трех океанах.

Foxton (1970) установил, что днем вид держится на глубинах 350-700, в основном на 450 м, ночью поднимается в приповерхностный 50-метровый слой, иногда почти до поверхности. По Omori (1974), *F. villosa* — ниже-мезопелагический вид,

Наши материалы были собраны из 103 ночных ловов с глубин от поверхности до 1200 м. В поверхностных ловах *F. villosa* не встречена. На глубинах 35-50 м она составляет более 80% уловов и по численности, и по биомассе всех креветок. Доля ее несколько падает в диапазоне 50-100 м и очень сильно уменьшается на больших глубинах. Можно полагать, что поимки в тралах с глубин более 100 м объясняются попаданием вида в трал при выборке (Burukovsky, 1996). Следовательно, это, скорее, никто-эпипелагический, но не поднимающийся на поверхность вид.

Размеры креветок 35-73 мм. Самцы (35-70 мм) несколько меньше самок (44-73 мм). Модальные размеры обоих полов совпадают (57 мм). У самок есть второй пик численности: мода 66 мм. В исследованный период времени основная часть креветок — впервые созревающие особи; большинство — в нагульном состоянии (II стадия зрелости гонады). Даже самцы (около 30%), имеющие сформированные сперматофорные ампулы, не несут сперматофоров. Были встречены лишь две самки с преднерестовыми гонадами. Самки с продвинутыми гонадами (III—IV стадии) составляют второй (меньший) пик размерного состава.

Если допустить, что *F. villosa* проводит нагульную часть жизни в водах северо-атлантического антициклонического субтропического круговорота, то нерест ее должен происходить поздней осенью в более южных районах: доля самцов и самок с продвинутыми в развитии репродуктивными системами возрастает с северо-запада на юго-восток.

Изучение содержимого около 150 желудков (103 из них были с пищей, а 22 — полных), особенно у только что выловленных особей, наводит на мысль, что процесс пищеварения у этого вида своеобразен по сравнению с подавляющим большинством других креветок. У всех фунхалий желудок раздут, напоминая полупрозрачную ягоду. Он заполнен прозрачной, желтоватого цвета жидкостью, но не жиром, как это часто бывает у Pasiphaeidae (см. ниже, а также Буруковский, 1986; 2000). По консистенции она напоминает глицерин или очень жидкое желе. В ней взвешены отдельные косточки рыб, часто размягченные, жабры и (или) глаза эуфаузиид, черные куски, напоминающие по цвету и консистенции ткань выстилки полости тела, а также покровов миктофид или гоностомовых, щетинки сагитт, крючья эноплотевтидных кальмаров. Складывается впечатление, что это полупереваренные, разжиженные (в состоянии лизиса) ткани жертв. Видимо, для фунхалий характерно заметное усиление роли в пищеварении полости первого отдела желудка. Часто содержимое желудка представляло собою один или несколько кусков густого желе янтарного цвета. Иногда вместе с этим желе встречались более или менее оформленные части других жертв (рыбы, эуфаузииды). Нами исследованы собранные из этих же уловов различные кишечнополостные (медузы, сифонофоры), сальпы и пелагические моллюски (*Carinaria* sp.). Мы полагаем, что желе — это остатки сальп (из-за сходства консистенции и цвета с их внутренними органами) и *Carinaria* (из-за найденных в желудке остатков характерной радулы).

Способ питания фунхалий затрудняет оценку размеров жертв, но в одном случае были найдены остатки рыбы длиной, как минимум, 40-50 мм, почти 70% длины тела креветки.

Таблица 15

Состав пищи *F. villosa*
Food composition in shrimp *F. villosa*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в объеме виртуального пищевого комка, %
1	2	3
Эуфаузииды	36,9	9,2
<i>Carinaria</i> sp. и сальпы	32,1	59,1
Рыба	30,1	14,1
Фораминиферы	9,7	—
Копеподы	6,8	—
Икринки	6,8	4,5
Головоногие	3,9	—
Микропланктон	2,9	4,5
Радиолярии	2,9	—
Диатомовые	1,9	—
Остракоды	1,9	—
Мизиды	1,0	—
Кишечнополостные	1,0	—
Тинтиниды	1,0	—
Полихеты	1,0	4,5

1	2	3
Изоподы-бопириды	2,9	—
Жидкий жир	10,5	4,1
Всего желудков	103	22
Коэффициент Фроермана	1,44	

Среди эуфаузиид обнаружены остатки хищной *Nyctiphanes* sp. Чаще всего попадались эуфаузииды, гетероподы и рыба. Все остальные объекты питания (табл. 15) встречались значительно реже. По доле в питании абсолютно преобладают *Carinaria* и сальпы (разделить их невозможно), составляющие почти 60% среднего объема пищевого комка. На втором месте находятся рыбы, на третьем — эуфаузииды. Остальные компоненты пищевого комка принадлежат, видимо, случайным жертвам.

Можно предполагать, что *F. villosa* — нападающий хищник, специализированный преимущественно на питании мягкотелыми пелагическими животными. Это подтверждается и величиной коэффициента Фроермана (1,44). Сама *F. villosa* служит объектом питания как относительно мелких, так и среднеразмерных мезопелагических хищников. Мы находили ее в желудках *Beryx splendens*, *Argyropelecus olfersi*, *Ceratoscopelus warmingi*, а также кальмара *Ommastrephes bartrami*.

Funchalia woodwardi Johnson, 18S7

Funchalia woodwardi распространена в Атлантическом океане бипериферически. Северная часть ареала — от Гебридских (Gordon, Ingle, 1956) до Азорских о-вов и Мадейры (Bouvier, 1908) и в западной части Средиземного моря (Relini-Orsi, Costa, 1975; Grippa, 1987). Южная часть ареала — самая северная находка — 8° ю. ш. над хребтом Вавилова и в районе Пуэнт-Нуара (Конго), но в основном от Намибии (20° ю. ш.) до южной оконечности Африки, а также вокруг южной и юго-восточной частей континента (Kensley, 1977). Наши находки из нотальной зоны Юго-Западной Атлантики и Тихого океана (см. также: Буруковский, Полежаев, 1985) и находки из района о-ва Лорд-Хау (35°36'-35°39' ю.ш., 150°55'-159°56' в д.: Kensley et al, 1987) заставляют предполагать, что южная часть ареала вида может быть охарактеризована как циркум-южносубтропическо-иотальная. Судя по встречаемости в водах Южной Африки (Буруковский, Роменский, 1985, 1991; Друтман, 1992) и по биомассе отдельных агрегаций, достигающей почти 1500 т (Miller et al., 1983), здесь это очень массовый вид.

Вертикальное распределение. Встречается мористее изобаты 400 м. В ночное время поднимается к поверхности, днем облавливается у дна на глубинах 400-500 м и в толще воды. В верхней части материкового склона на глубинах 400-500 м встречается с частотой 15,4%, составляя по массе 85% от улова креветок. С глубиной частота встречаемости растёт, достигая в уловах с глубин 800-1300 м 62,5%, но биомасса очень мала — лишь 0,1% улова (Буруковский, Роменский, 1985, 1991). Видимо, активный мигрант, в верхней части материкового склона днем опускающийся на глубины 400-500 м.

Биологическая характеристика. Размеры креветок колеблются от 60 до 142 мм, но самцы не превышают 130 мм. По материалам массовых промеров можно судить, что в пелагиали вод Намибии наиболее мелкие креветки встречаются в феврале (мода 70-80 мм). В течение года размеры увеличиваются, достигая максимума в ноябре (мода 117 мм). В это же время над банками Китового хребта обнаружены креветки с модальными размерами 70 мм.

Размеры первого созревания у самок заметно варьируют: от 64 (район Китового хребта) до 89 мм. Креветки с банок Китового хребта с преднерестовыми гонадами имеют размеры 62-75 мм, а из пелагиали южноафриканских вод — 11-135 мм.

Вероятно, нерест приурочен к весенне-летнему периоду, однако неясно, принадлежат ли креветки с банок Китового хребта и из приконтинентальной пелагиали к одной популяции, будучи разновозрастными особями, или это представители самостоятельных популяций.

У 11 самок с гонадами в V стадии зрелости (размер 72-122 мм) подсчитана абсолютная индивидуальная плодовитость: 3000-32000 икринок. Это значительно ниже, чем у других пенеидных креветок сравнимых размеров.

Питание. У только что пойманной креветки передний отдел желудка раздут, как пузырь, и заполнен жидкостью коричневато-янтарного цвета с прожилками черной слизи, отдельными косточками и чешуйками рыб, а также верхними мандибулами (0,5 мм) двух пелагических осьминогов, вероятно, *Ocythoe tuberculata* (определение М. Липиньского и К.Н. Несиса). Подавляющее большинство креветок из донных уловов (встречаемость 91%) имело в желудках обрывки типично донных полихет из семейства Terebellidae (определение Н.В. Кучерука) (см. табл. 15). Они составляли 99,6% объема пищевого комка. Вместе с ними встречались паразитические копеподы *Brachiellas* — эктопаразиты полихет (определение А.А. Ковалевой). Восстановленные размеры полихет достигали 10-60 мм (до 50% длины тела креветки). Это, а также наличие песчинок в желудках, свидетельствует о том, что *F. woodwardi* питалась на дне.

В пище креветок пелагиали по частоте встречаемости (табл. 16) преобладали головоногие моллюски, копеподы, рыба и зуфаузииды. В пищевом комке доминируют рыба (34,4%), головоногие (25,3%) и зуфаузииды (25%). Следовательно, этот вид действительно мигрант, питающийся как в пелагиали (вплоть до поверхности воды), так и на дне, преодолевая 300-500-метровый слой воды.

Таблица 16

Состав пищи у креветки *F. woodwardi*
Food composition in shrimp *F. woodwardi*

Объекты питания и другие компоненты пищевого комка	Частота		Доля в объеме	
	встречаемости, %		пищевого комка, %	
	дно	пелагиаль	дно	пелагиаль
Полихеты	91,0	13,0	99,6	6,3
Фораминиферы	16,2	—	—	—
Рыба	12,6	32,6	0,4	34,3
Ракообразные:				
креветки	6,3	6,7	—	3,1
копеподы	1,8	42,7	—	4,0
амфиподы	2,7	7,5	—	0,7
зуфаузииды	0,9	18,8	—	25,0
Головоногие моллюски	3,6	42,7	—	25,0
Щетинкочелюстные	—	0,4	—	1,3
Икра	1,8	3,3	—	0,3
Неопределенные остатки	0,9	1,7	—	—
Детрит	2,7	1,2	—	—
Песок	9,9	—	—	—
Паразитические черви	5,4	—	—	—
Сальпы	—	0,4	—	—
Число желудков	111	239	40	34
Коэффициент Фроермана	1,46	1,20		

И на дне, и в пелагиали, судя по величине коэффициента Фроермана (соответственно 1,46 и 1,20), фунхалия ведет себя как нападающий хищник

Сама *F. woodwardi* служит объектом питания таких крупных хищников, как кальмар *Todarodes angolensis* (Ommastrephidae), рыбы *Merluccius capensis* (Gadidae), *Thunnus obesus* (Thunnidae), *Beryx splendens* (Berycidae) (наши данные) и *Thunnus maccoyii* (Thunnidae) (Shannon, 1986).

Сравнительная характеристика состава пищи у креветок подсемейства *Funchaliinae*

Креветки подсемейства *Funchaliinae* — обитатели пелагиали, освоившие океан от бо-реальной до нотальной зоны (Буруковский, Роменский, 1991). Подсемейство включает обитателя умеренных вод *F. woodwardi*, субтропическую *F. villosa* и тяготеющих к тропическим водам, но встречающихся и в субтропиках *Pelagopenaeus balboae*, *F. danae* и *F. taaningi*. Все виды, кроме *F. taaningi*, встречаются в Атлантическом океане. *F. danae* известна и из Индийского океана. *F. woodwardi* и *F. villosa* имеют в Атлантическом океане антитропические и соответственно циркумнотальный и циркумсубтропический, а *P. balboae* — циркумтропический ареалы (Буруковский, Роменский, 1991). Пока не ясен биотоп фунхалий. Вероятно, их отдельные популяции приурочены к соответствующим макромасштабным круговоротам.

Для всех видов, кроме *F. danae*, очевидна связь с поверхностными слоями воды. Так, *P. balboae* ловится только на поверхности, там же держатся ночью *F. woodwardi*, что неоднократно наблюдали с борта судна. *F. villosa* облавливается в верхнем 50-метровом, а *F. taaningi* — 100-метровом слоях воды.

Для большинства видов установлены суточные миграции. Днем креветки опускаются до верхней части материкового склона и до мезопелагиали, о чем можно судить как по прямым данным, так и по питанию донными объектами (*F. woodwardi*) и находкам фунхалий в желудках мезопелагических хищников.

Об адаптации к жизни в пелагиали говорят и редуцированный роострум, и несколько утоньшенный панцирь, и заметно укороченные переоподы. Но целый ряд признаков, сближающих фунхалий с *Penaeinae* (сходство жаберных формул и строения петазмы *P. balboae* с таковой у *Penaeus sensu lato*), указывает на то, что эта группа осваивала пелагиаль независимо от других пенеоидных креветок — *Aristaeidae* и *Benthosycymidae*. Возможно, главной причиной отхода фунхалий от своих донных родственников был переход на питание преимущественно эпипелагическими мягкотелыми животными, что вызвало и уход к поверхности воды, а затем окончательный переход в пелагиаль с такими последствиями, как переход к образу жизни нападающего хищника и закономерно следующая за этим (см. ниже, соотв. раздел) редукция жевательного отростка мандибул и специфический тип пищеварения. А питание донными полихетами у *F. woodwardi* (кстати, тоже достаточно мягкотелыми животными), видимо, уже вторичное явление. Возможно, оно вынужденное и присуще лишь той части вида, что обитает над верхней частью материкового склона Южной Африки.

Семейство *Solenoceridae* *Hadropenaeus lucasii* (Bate 1881)

Hadropenaeus lucasii имеет широкое индо-вестпацифическое распространение. В Индийском океане он известен у Мадагаскара, Мальдивских и Сейшельских о-вов и с банки Сая-де-Малья, а также у Индии. В Индо-Вестпацифике его находят у Индонезии, Новой

Гвинеи, в Южно-Китайском море, у Филиппин, Японии и Юго-Восточной Австралии. В Тихом океане он встречен у Гавайских, а также о-вов Уэллис и Футуна и на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес. Обитает на глубинах 150-600 м (Crosnier, 1978; Baba et al., 1986; Kensley et al., 1987; Perez Farfante, Kensley, 1997; Буруковский, 1990).

Питание *H. lucasii* ранее не изучали. Наши материалы собраны в рейсе НИС «Профессор Штокман» 26.04.-09.05.1987 г. на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес в районе 25°01'-25°48' ю.ш., 97°26'-86°36' з.д. на глубинах 162-590 м.

Размеры креветок колебались от 11 до 78 мм. Соотношение между самцами и самками равно 1:3,4. Размеры самцов 24-70, самок—11-77 мм. Оба пола представлены двумя размерными группами. У самцов это 24-44 и 45-70 мм (моды соответственно 27 и 57 мм). У самок — 11-41 и 47-77 мм (моды соответственно 22 и 52 мм). Большой разрыв между группами, меньшая из которых объединяет ювенильных, а большая — половозрелых особей, объясняется, вероятнее всего, селективностью орудий лова, так как креветки меньшей размерной группы получены из уловов тралом Сигсби, а крупной — донным рыболовным тралом. Среди половозрелых самок преобладают креветки с гонадами на II стадии зрелости. Лишь 3 особи имели гонады на IV и V стадиях (47 и 57 мм).

Общий габитус креветок типичен для представителей семейства Solenoceridae с их коротким рострумом. Но бросается в глаза наличие тонких и относительно длинных, почти не опушённых переопод 4-5-й пары. Это говорит о том, что представители данного рода, скорее, эпибентосные креветки, нежели зарывающиеся, как *Solenocera* spp.

Исследовано содержимое 125 желудков, в 117 из которых имелась пища, а 31 были полными.

Форма остатков в желудках *H. lucasii* свидетельствует о том, что это хищник. Особенно хорошо это заметно при вскрытии желудков, заполненных кусками разорванных жертв. Это, прежде всего, креветки, которые относятся к трем преимущественно бентосным семействам: Palaemonidae, Crangonidae и Pandalidae. По остаткам первых двух невозможно определить даже родовую принадлежность. Что касается последнего семейства, то оно представлено *Pandalina nana*, пока известной только с подводных возвышенностей Сала-и-Гомес, примерно из того же диапазона глубин (Буруковский, 1990). Общая длина креветок этого вида варьирует от 3,5 до 10 мм, то есть в 3 - 7 раз меньше длины *H. lucasii*. Судя по габитусу, креветки этого вида — это эпибентосный вид. Встречалась только в уловах трала Сигсби. Обычно в желудках попадались остатки одной особи, но по одному разу были встречены 2 и 3 экземпляра. Полихеты попадались в виде фрагментов или щетинок. Однажды длина такого фрагмента достигала 15 мм. Копеподы встречались поодиночке, а один раз — 4 неповрежденных экземпляра. Рыба была представлена чаще всего костями, среди которых попадались хрусталики глаз диаметром 0,1-0,45 мм, и однажды — отолитом длиной 0,3 мм. Можно полагать, что они принадлежали молоди рыб. Один раз попался клюв кальмара. Остатки моллюсков — и брюхоногих, и двустворчатых, представляли собой осколки раковин. Попадавшие вместе с ними оперкулумы гастропод, судя по форме, могли быть отнесены к Trochoida. Иголкожие встречались в виде фрагментов и скелетных остатков, часто довольно многочисленных. Среди них чаще всего попадались фрагменты морского ежа, и лишь однажды, судя по характерным скелетным остаткам, офиуры и голотурии. Фораминиферы в желудках *H. lucasii* были всегда довольно многочисленны, а в некоторых желудках их количество составляло десятки и даже сотни экземпляров, однажды — 80% объема полного пищевого комка. Это говорит о том, что фораминиферы — полноценный объект питания для *H. lucasii*. С другой стороны, детрит, песок и спикулы губок встречаются редко и в небольших количествах.

Таблица 17

Состав пищи у креветки *Hadropenaeus lucasii* (Bate 1881) Food composition in shrimp *Hadropenaeus lucasii* (Bate 1881)

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования, %
Фораминиферы	55,5	8,4	6,4
Креветки	50,4	46,4	54,8
Рыба	32,5	5,5	3,2
Копеподы	32,5	3,9	—
Иглокожие	29,1	6,8	3,2
Брюхоногие моллюски	23,1	1,9	—
Двустворчатые моллюски	21,4	1,3	—
Крабы (в том числе мегалопа)	17,1	6,8	3,2
Полихеты	13,7	5,8	3,2
Щетинкочелюстные	9,4	—	—
Детрит	7,7	0,6	—
Икринки	7,7	—	—
Аномура	6,0	9,0	9,7
Амфиподы	6,0	1,0	—
Остракоды	4,3	—	—
Танаидацеа	3,4	—	—
Птероподы	2,6	—	—
Книдарии	2,6	—	—
Гетероподы (Каринарии)	1,7	—	—
Радиолярии	1,7	—	—
Сипункулиды	0,8	—	—
Голотурии	0,8	—	—
Офиуры	0,8	—	—
Раки-отшельники	0,8	—	—
Клюв кальмара	0,8	—	—
Личинки Стوماتопод	0,8	—	—
Неопределенные остатки	2,6	1,0	—
Слизь	1,7	—	—
Спикулы губок	2,6	—	—
Песок	1,7	—	—
Карбонатные обломки	14,5	1,6	—
Всего желудков	117	31	31
Коэффициент Фроермана		3,34	
Частота доминирования, %		80,6	

Судя по всему, среди жертв полностью преобладают донные животные. Но наличие остатков квидарий, крылоногих моллюсков (и птеропод, и гетеропод, в том числе, судя по форме радулярных зубцов каринарии), личинок (мегалоп, стоматопод) свидетельствует о том, что *H. lucasii*. способен охотиться и над дном.

По частоте встречаемости (табл. 17, рис. 11) в питании *H. lucasii* на первом месте находятся фораминиферы и креветки, попадающиеся в каждом втором желудке (соответственно 55,5 и 50,4%). Вторая группа жертв — рыбы, копеподы (харпактициды?) и иглокожие, они встречаются в каждом третьем желудке (у первых и вторых частота встречаемости по 32,5, %, а у третьих — 29,1%). Их можно считать второстепенными объектами питания. Третья группа жертв уже встречаются не чаще чем в каждом пятом, но не реже чем в каждом десятом желудке. Это большая группа также донных гидробионтов (среди щетинкочелюстных тоже имеется значительное количество донных видов).

Именно представители первых трех групп жертв представлены и в виртуальном пищевом комке. Здесь абсолютно доминируют креветки (46,4%), а среди последних — *Pandalina nana*. На втором месте находятся неполнохвостые раки и фораминиферы, заметно уступая креветкам (соответственно 9 и 8,4%). Особенно надо подчеркнуть довольно необычную трофическую роль фораминифер в питании данного вида. Третье место занимают рыба, иглокожие, крабы, полихеты (доля в объеме виртуального пищевого комка 5,5-9%). Из них и сформирована вторая половина объема реконструированного пищевого комка. Прочие жертвы занимают в нем незначительную часть объема. Еще более очевидно преобладание креветок, аномур и фораминифер при рассмотрении частоты доминирования. Суммарная частота достигает 80,6%. Это говорит о том, что почти в каждом полном желудке какой-то объект питания занимает более половины объема, что характерно для нападающих хищников. Среди доминирующих жертв опять полностью преобладает креветка, и ей сопутствуют, хоть и с очень сильно уступающей ей частотой, аномура и фораминиферы. Однако если по отношению к аномурам и креветкам *H. lucasii* действительно выступает в роли нападающего хищника, то сотни экземпляров фораминифер в желудках свидетельствуют, что по отношению к последним он действует как хищник пасущийся. В то же время коэффициент Фроермана характерен для хищников-собирателей (3,34). Возможно, это объясняется тем, что материал был собран в короткий промежуток времени, когда наиболее доступна для *H. lucasii* была именно *P. nana*, в результате и занявшая доминирующее положение в питании креветки.

Можно было бы предположить, что *H. lucasii* — бентофаг, хищник-собиратель, питающийся в первую очередь донными ракообразными, прежде всего креветками *Pandalina nana*. Все прочие имеют второстепенное значение или служат случайными объектами питания. Однако некоторые нюансы обнаруживаются при исследовании онтогенетической изменчивости питания, несмотря на то, что имеющийся материал недостаточен для ее детального анализа. Но даже изменения частоты встречаемости основных объектов питания в зависимости от размеров тела креветки отчасти объясняют возникшие сомнения. Действительно, все объекты питания можно разделить на три группы (рис. 11). В первую входят копеподы и креветки (преимущественно *Pandalina nana*), которыми в основном питается молодь. Во вторую — донные ракообразные и рыба, встречаемость которых слабо меняется у креветок разных размеров, но главным образом у самых крупных особей, тоже попадающихся несколько реже. И, наконец, третья группа представлена фораминиферами, моллюсками и иглокожими, по частоте встречаемости образующими «ножницы» с пищевыми объектами первой группы. Это позволяет сделать вывод, что онтогенетическая изменчивость питания *H. lucasii* выражается в переходе от охоты преимущественно на относительно подвижных эпибентосных (*P. nana*) или придонно-пелагических животных (копеподы и рыба) к потреблению сугубо донных животных с известковым скелетом (фораминиферы, моллюски и иглокожие).

В дополнение к этому следует обратить внимание на относительно частые находки в желудках своеобразных обломков явно карбонатного состава, занимающих и виртуальном пищевом комке 1,6% от его объема, и очень редкие находки силикатных песчинок. Это связано с тем, что на вершинах подводных гор скапливаются биогенные остатки из местных видов моллюсков, некоторых птеропод и пр. (Parin et al., 1997).

Вероятнее всего, *H. lucasii* — преимущественно хищник-бентофаг, по способу добывания пищи — хищник-собиратель, который может переходить, в зависимости от доступности и размеров конкретных жертв, и к нападению, и к пастыбе, а с возрастом более тесно связанный с дном, чем на ранних этапах онтогенеза.

***Haliporoides thriarthrus* Stebbing, 1974**

Hymenopenaeu thriarthrus vniroi, Crosnier, 1978: 110-112.

Haliporoides thriarthrus vnirio, Freitas, 1985:38.

Haliporoides thriarthrus vinroi, Kensley, Tranter, Griffin, 1987:274.

Haliporoides thriarthrus обитает у берегов Восточной Африки в районе от о-ва Базаруто (21-22° ю. ш.) до Южной Африки (30°14'-33° ю. ш.) на глубинах 180-750 м (Barnard, 1950; Ivanov, AH Hassan, 1976; Freitas, 1985; Буруковский, 1991).

Наши материалы собраны в юго-западной части Индийского океана в рейсе НИС «Витязь» (21-25.11.1988, 21°13'-25°28' ю. ш., 33°43'-35°42' в. д., на глубинах 420-680 м). Исследовано содержимое желудков с пищей у 22 особей, 2 желудка были полными. Размеры креветок в наших сборах колебались от 48 до 152 мм. Ювенильные особи (пол по гениталиям неразличим) имели общую длину 48-60, самцы — 65-132 и самки 65-152 мм. Самцы общей длиной до 90 мм имели несросшуюся петазму, то есть были неполовозрелыми.

В каждом желудке (табл. 18) были встречены многочисленные фораминиферы, количество которых доходило до сотен экземпляров, гастроподы (осколки или их эмбриональные раковины). Кости рыб, как правило, фрагментарны, а чешуя — в виде обрывков, что не исключает поедания *H. thriarthrus* трупов рыб. Это же относится и к креветкам, чьи остатки в основном представлены кусками хитина. Полихеты, занимающие четвертое место по частоте встречаемости, доминировали в полных желудках. Им сопутствовали яйца головоногих. Их диаметр достигал 2 мм, а количество в одном желудке варьировало от одного до 10-15 экз.

Перечисленные объекты питания (кроме креветок), по-видимому, относятся к доминирующим. Прочие (табл. 18) на данном этапе изученности можно считать случайными.

***Haliporoides madagascariensis* Crosnier, 1978**

Haliporoides madagascariensis Crosnier, 1978: 102

Haliporoides madagascariensis описан с материкового склона западного побережья Мадагаскара (12°27'-23°36' ю.ш., 43°01'-48°13' в.д., на глубинах 500-480 м) (22°2Г ю.ш., 43°04' в.д. на глубинах 400-760 м), а также с банки Уолтере, располагающейся к югу от Мадагаскара, как продолжение его подводного фундамента (Кронье, 1978; Буруковский, 1991). Наши материалы отчасти собраны у берегов Мадагаскара, но в основном — как раз на банке Уолтере (33°00'-33°26' ю.ш., 43°41'-44°28' в.д., 650-1030 м). Размеры креветок 75-156 мм (самцов 75-145 мм, самок 75-156 мм). Особи обоих полов с размерами 75-79 мм неполовозрелы, насколько можно судить по гениталиям.

Всего исследовано содержимое 24 желудков, 3 из которых были полными (табл. 18). По частоте встречаемости в них абсолютно преобладают фораминиферы, попадающиеся в отдельных желудках сотнями экземпляров, и гастроподы (частота встречаемости 91,6 %). Им сопутствуют мелкие ракообразные (амфипода и анизопода). Прочие объекты питания резко уступают по частоте встречаемости. В полных желудках доминируют яйца голово -

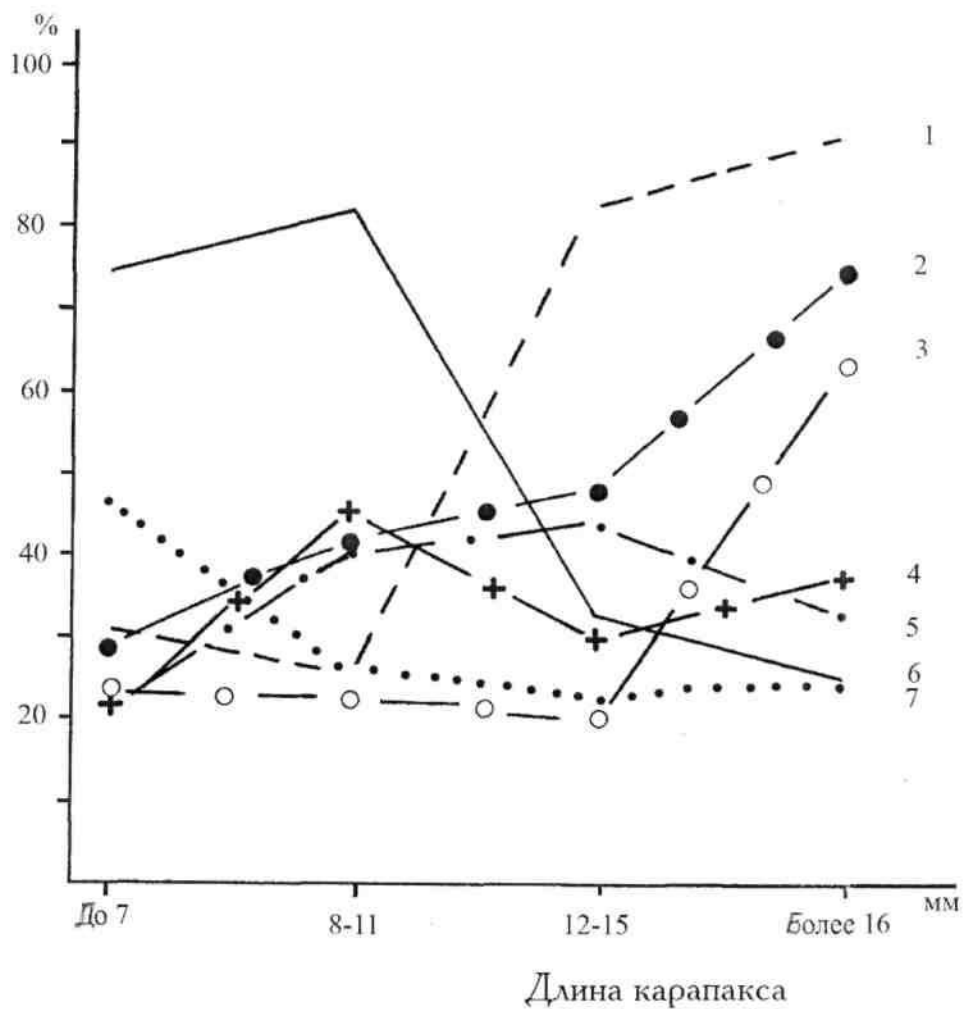


Рис. 11. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Hadropenaeus lucasii* (частота встречаемости): 1 — фораминиферы; 2 — моллюски; 3 — иглокожие; 4 — донные ракообразные; 5 — рыба; 6 — креветки; 7 — копеподы

Fig. 11. Ontogenetic variability of food spectrum in shrimp *Hadropenaeus lucasii* (frequency of occurrence): 1 — foraminifers; 2 - mollusks; 3 - echinoderms; 4 — bottom crustaceans; 5 — teleost fishes; 6 - shrimps; 7 - copepods

ногих (43,3% объема пищевого комка) и детрит в виде аморфного осадка зеленоватого цвета, который составляет 90% объема одного из желудков.

Обращает на себя внимание наличие в составе пищи пелагических животных (креветки *Pasiphaea* sp., крылоногого моллюска каринарии). Но в целом *H. madagascariensis*, несомненно — бентофаг, хищник-собираатель.

Сходство в составе пищи двух видов-викариатов очевидно. При различии в деталях оно подчеркивается тем значением, какое в ней имеют яйца головоногих.

Краткая сравнительная характеристика питания трех видов рода *Haliporoides*

В состав рода *Haliporoides* в настоящее время входят 6 валидных видов, обитающих в разных районах Индо-Вестпацифики (Буруковский, 1991; Perez Farfante, Kensley, 1997). Нами было ранее описано (Буруковский, 1991) и здесь повторено, хоть и на небольшом материале, питание двух западно-индоокеанских видов, а Райнером (Rainer, 1992) исследовано 49 желудков *H. sibogae* (de Man 1907), в 37 из которых была пища. Креветки были собраны им на кромке шельфа и верхней части материкового склона (глубина 315м) Северо-Западной Австралии. Детальное сравнение состава пищи этих трех видов затруднено, так как Райнер использует совершенно другой, более формализованный, метод количественной оценки компонентов пищевого комка. Но он приводит и данные по частоте встречаемости. По этому параметру в пище преобладали фораминиферы (100%),

Таблица 18

Состав пищи у *H. thriarthrus* и *H. madagascariensis*
Food composition in shrimp *H. thriarthrus* and *H. madagascariensis*

Объекты питания	<i>H. thriarthrus</i>		<i>H. madagascariensis</i>	
	частота встречаемости, %	в объеме пищевого комка, %	частота встречаемости, %	в объеме пищевого комка, %
Фораминиферы	100	5,0	91,6	
Гастроподы	72,8	—	91,6	~7,0
Кости и чешуя рыбы	63,7	—	8,3	3,0
Полихеты	59,0	45,0	20,9	—
Яйца (в осн. головоногих)	36,4	30,0	16,7	43,0
Амфиподы, изоподы, танаидацеа	36,4	20,0	62,3	3,0
Иглокожие	22,7	—	25,0	—
Креветки	18,2	—	16,7	—
Остракоды	18,2	—	8,3	—
Копеподы	13,6	—	—	—
Раки-отшельники	9,1	—	16,7	14,0
Кальмары	9Д	—	—	—
Книдарии	4,6	—	12,5	—
Щетинкочелюстные	4,6	—	4,2	—
Птероподы	—	—	20,9	—
Денталиумы	—	—	4,2	—
Бивальвии	—	—	4,2	—
Гетероподы	—	—	4,2	—
Неопределенные остатки	—	—	8,3	—
Детрит	13,6	—	29,2	30,0
Спикулы губок	72,8	—	62,5	—
Песок	72,8	—	—	—
Всего желудков	22	2	24	3
Коэффициент Фроермана	4,82		4,50	

ракообразные и рыба (по 90%), брюхоногие моллюски (88%), губки (86%), иглокожие (73%) и двустворчатые (53%). Среди ракообразных доминировали десятиногие, а среди иглокожих — морские ежи и голотурии. Рыбы были представлены чешуей и костями.

За исключением яиц головоногих, столь характерных для *H. madagascariensis* и *H. thriarthrus*, состав наиболее часто встречающихся объектов питания у трех видов неплохо совпадает. Но, главное, можно сделать вывод, что все три вида (вероятно, и все остальные виды рода) — несомненно, бентофаги, хищники-собиратели.

***Hympenopenaeus halli* Bruce, 1966**

Hympenopenaeus halli распространен в Индийском океане в водах Южной Африки (Наталь), Мадагаскара. Встречен в Южно-Китайском море, Индонезии, Японии, Юго-Восточной Австралии, у о-вов Уэллис и Футуна, а также на подводных поднятиях Сала-и-Гомес на глубинах 540-910 м (Crosnier, 1984; Baba et al., 1986; Kensley et al., 1987; Perez Farfante, Kensley, 1997; Буруковский, 1990).

Таблица 19

Состав пищи у креветки *Hympenopenaeus halli*

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Профессор Штокман» 05.05.1987 г. на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес в районе 25°08' ю.ш., 98°13' з.д. на глубинах 750-800 м. Размеры креветок (ОД) колебались от 69 до 103 мм, в основном 80-103 мм. Самки с размерами 82-101 мм имели гонады на II стадии зрелости. Объем материала — 23 желудка, среди которых не оказалось ни одного полного. Это позволило нам оценить только частоту встречаемости различных объектов питания, обнаруженных во вскрытых желудках (табл. 19).

Food composition in shrimp *Hympenopenaeus halli*

Объекты питания	Частота встречаемости, %
Фораминиферы	82,6
Брюхоногие моллюски	78,3
Иглокожие	52,2
Полихеты	34,8
Амфиподы	34,8
Крылоногие моллюски (Гетеропода)	34,8
Икринки	30,4
Танаидацеа	17,4
Детрит	17,4
Копеподы	13,0
Аномуры	13,0
Крылоногие моллюски (Птероподы)	8,7
Щетинкочелюстные	8,7
Рыба	8,7
Книдарии	4,3
Двустворчатые моллюски	4,3
Кумовые раки	4,3
Крабы	4,3
Остракоды	4,3
Мшанки	4,3
Спикулы губок	4,3
Карбонатные обломки	4,3
Коэффициент Фроермана — 4,49; всего желудков — 23.	

По этому параметру все объекты питания можно разбить на 4 группы. В первую входят фораминиферы (в некоторых желудках встречаются сотнями экземпляров), брюхоногие моллюски и иглокожие, встречающиеся практически в каждом или в каждом втором желудке (52,2-82,6%). Это исключительно бентосные животные. В группу второстепенных объектов (частота встречаемости 17,4-34,8%), с одной стороны входят донные полихеты и амфиподы, а с другой — планктонные птероподы и икринки неизвестной принадлежности. Прочие встреченные в желудках объекты (8,7-13,0; 4,3) можно считать случайными, хотя делать окончательные выводы на столь малом материале затруднительно. В целом содержимое желудков оставляет двойственное впечатление. Как по количеству представителей, так и по частоте встречаемости преобладают

обитатели дна: гастроподы, фораминиферы, иглокожие, амфиподы, полихеты и т.п. Но наряду с ними, попадаются птероподы, хетероподы и среди последних — каринария (частота встречаемости 34,8%), копеподы, щетинки щетинкочелюстных, книдоцисты книдарий. Можно констатировать, что *H. halli* — ярко выраженный хищник-собираатель, о чем говорит и среднее количество съеденных объектов питания в желудке, равное 4,49 (Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985).

***Hymenopenaeus chacei* Crosnier, Forest 1969**

Hymenopenaeus chacei — эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области. Он обитает в районе от Западной Сахары до Анголы (12°51' ю.ш.) на глубинах 300-1134 м, в основном глубже 500 м (Crosnier, Forest, 1973; Perez Farfante, Kensley, 1997; Буруковский, 19826; Буруковский, Роменский, 1995).

Эта относительно мелкая креветка (максимальные размеры 20 мм — Crosnier, Forest, 1973) имеет облик зарывающегося вида (короткий рострум и общий габитус, сходный с таковым близких ей креветок из рода *Solenocera*), но 4-я и 5-я переоподы, чрезвычайно сильно развитые, тонкие и превышающие по длине остальные ходильные ноги, выдают эпибентосную креветку. Молодь *H. chacei* попадает даже в пелагические сети (Crosnier, Forest, 1973). На этом основании мы отнесли ее к эпибентосным креветкам.

H. chacei — не массовый вид, поэтому материал был собран буквально поштучно в рейсах НИС «Фиолент», «Белогорск», «Эврика» и «Аргус» в водах Западной Африки в районе от Западной Сахары (22°34' с.ш., 17°44' з.д.) до Анголы (08°25' ю.ш., 12°48' в.д.) на глубинах 300-795 м в период с ноября 1976 по декабрь 1982 года. Несмотря на это, в нашем распоряжении оказалось всего 17 желудков, из них 5 были полными.

Почти в каждом желудке присутствовали детрит в виде почти гомогенной, часто хлопьевидной или бесструктурной массы (частота встречаемости 70,6%), в которой часто находились овальные фекалии длиной до 2,5 мм, и мельчайшие рыбки косточки (также частота встречаемости 70,6%). В каждом втором желудке попадались обрывки седентарных и эррантных полихет длиной до 1,2 мм (52,9%). Кроме них были встречены амфиподы (длиной до 2,5 м), и один раз — обрывки креветки. Поскольку было исследовано лишь 5 полных желудков, соотношение доминирующих в них пищевых объектов не отражает истинной картины. Можно лишь констатировать, что в каждом желудке присутствовала жертва, занимающая 60% или более его объема (частота доминирования 100%), однако коэффициент Фроермана равен 3,29. Среди жертв полихеты и детрит два раза составляли по 60-80% от объема пищевого комка, и однажды 60% от объема пищевого комка составили креветки. Неопределенные остатки были представлены полуразложившимися обрывками.

Судя по всему, *H. chacei* — хищник-бентофаг, который, возможно, способен к некрофагии и потреблению детрита (табл. 20).

***Hymenopenaeus debilis* Smith 1882**

Hymenopenaeus debilis близок к предыдущему виду и представляет собой его экологический викариат, также как и зоогеографический. Это амфиатлантический вид, на западе распространенный от каньона реки Гудзон (39°55' с.ш.), в Мексиканском заливе, в Карибском море до Гайаны (08° 14' с.ш.). На востоке известен у Азорских о-вов и у Западной Африки от мыса Спартель до о-вов Зеленого Мыса, включая и Канарские о-ва. У африканского материка южнее Западной Сахары неизвестен. Обитает на глубинах 300-2163 м (Crosnier, Forest, 1973; Perez Farfante, 1977; Perez Farfante, Kensley, 1997; Буруковский, 19826).

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Белогорск» в водах Западной Сахары (02.11. и 11.11.1980 г, 23°13'-22°34'с.ш., 17°09'-17°35'з.д., на глубине 500 и 735 м). В на-

шем распоряжении было всего 6 желудков, из них 3 — с пищей, полных (табл. 20). Длина креветок 43-49 мм.

Таблица 20

**Состав пищи у креветки *H. chacei*
Food composition in shrimp *H. chacei***

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %
Рыба	70,6	—
Детрит	70,6	30,0
Полихеты	52,9	28,0
Фекальные комочки	35,3	—
Амфиподы	23,5	2,0
Фораминиферы	17,6	16,0
Копеподы-каляниды (<i>Coriceus</i> sp.)	11,8	4,0
Копеподы-харпактициды	5,9	—
Кальмары	5,9	—
Скафоподы	5,9	—
Двустворчатые моллюски	5,9	—
Брюхоногие моллюски	5,9	—
Креветки	5,9	12,0
Неопределенные остатки	5,9	2,0
Иглокожие	5,9	—
Спикулы губок	5,9	—
Песок	47,1	6,0
Всего желудков	17	5

Коэффициент Фроермана — 3,29; частота доминирования — 100.

21

**Состав пищи в трех желудках *Hympenopenaeus debilis*
Food composition in shrimp *Hympenopenaeus debilis***

В желудках (табл. 21) обнаружены детрит, амфиподы длиной 2-3 мм, щетинки полихет и кости мелких рыб или их молоди (диаметр хрусталика около 1 мм). Кроме этого встречались обломки, вероятно, карбонатные по составу, мертвые фораминиферы — десятками экземпляров. Среди них были и донные виды, и планктонные глобигерины.

На основании столь малого объема материалов можно лишь заключить, что резкого отличия в составе пищи от предыдущего вида не обнаруживается.

Объекты питания	Доля в объеме пищевого комка желудка, %		
	№1	№2	№3
Полихеты	—	10	60
Амфиподы	—	70	—
Креветки	20	—	—
Детрит	70	—	—
Чешуя и кости рыб	—	10	—
Обломки белого цвета	—	—	20
Фораминиферы	10	10	20
Спикулы губок	—	—	+
Скелетная пластинка офиуры	—	—	+
Песок	—	—	+

Solenocera africana Stebbing 1917

Solenocera africana — обычная креветка западноафриканских вод, ярко выраженный зарывающийся вид. Видоизмененные в сифоны антеннулы позволяют ему, по-видимому, долгое время находиться в грунте, как было показано для викарирующей 5* *membranacea* (Heegaard, 1967). Известны, однако, ее одиночные находки в пелагических орудиях лова на горизонтах 25-100 м, правда, без указания, над какими глубинами она была поймана (Kinsley, 2006). Встречается в районе от Западной Сахары (Буруковский, 19826) до Южной Африки (банка Агульяс), и даже в Юго-Восточной Африке — Кронье, Форест, 1973; Kinsley, 2006). Обитает на глубинах 30-500 м, но чаще всего 200-380 м, то есть это обитатель шельфа и его кромки.

Наши материалы были собраны из района Сенегала (15°15' с.ш., 16°57' з.д.; глубины сбора, дата и название судна не сохранились), в рейсе научно-поискового БМРТ «Эврика» 26-28.01.1983 г. в водах Намибии (19°17'-20°04' ю.ш., 11°40'-11°59' в.д., на глубине 330-340 м). Общий объем материала — 290 желудков с пищей, из них 154 полные. Длина тела креветок 20-77 мм.

Судя по форме остатков в желудках, *S. africana* — хищник (табл. 22, 23). Так, полихеты, среди которых преобладают эррантные длиной 20-23 мм, попадались до 14-16 экземпляров в одном желудке. На них, как показали наблюдения в аквариуме (Heegaard, 1967), креветка ведет целенаправленную охоту. Остатки рыб представлены чешуей (1-2 мм), косточками, хрусталиками и отолитами, которые иногда достигают 20-40% объема пищевого комка.

Мелкие амфиподы (1,5-4,5 мм) попадались целиком, однако их доля в пищевом комке не превышала 10-20%. Остатки креветок (кусочки антенн, плеопод, обломки клешней) могли заполнять желудок целиком. Среди них были обнаружены остатки *Parapenaeus longirostris*. Головоногие, представленные роговыми чехлами присосок или кусочками щупалец (размерами до 3 мм), встречаются редко, но могут составлять до 30-40% пищевого комка. Обнаружены остатки *Sepia elegans* и *Illex coindetii*, то есть донного и придонного видов.

Главным объектом питания служат полихеты (табл. 21). Им сопутствуют креветки и рыба. Остальные объекты питания встречаются редко.

Состав пищи *S. africana* различен в разных районах и у разных возрастных групп. Вероятно, наблюдается примерно то же самое, что мы описывали у *Farfantepenaeus notialis* (см. выше), когда второстепенный объект питания, в связи с повышением его доступности для хищника, начинает полностью доминировать в его пищевом комке. Именно это и наблюдается, например, при анализе состава пищи у креветок из района Сенегала, пойманных на глубине 50 м, то есть у верхней границы обитания вида (табл. 23). У креветок с длиной тела менее 50 мм и по встречаемости, и по значению в объеме пищевого комка доминируют остракоды (51,5%).

Таблица 22

**Состав пищи *Solenocera africana* в
Юго-Восточной Атлантике
Food composition in shrimp *Solenocera africana* in the waters
of Southeastern Atlantica coast**

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %
1	2	3
Фораминиферы	68,9	1
Полихеты	64,4	74
Иглокожие	57,0	2
Рыба	57,0	6

1	2	3
Брюхоногие моллюски	37,0	5
Амфиподы, изоподы	34,8	1
Десятиногие раки	11,1	6
Двустворчатые моллюски	33,3	1
Лопатоногие	5,9	—
Копеподы	5,2	—
Кумовые раки	3,7	—
Мизиды	1,5	—
Неопределенные ракообразные	1,5	—
Головоногие моллюски	7,4	2
Радиолярии	8,1	—
Нематоды	3,7	—
Икра	7,4	—
Неопределенные остатки	14,8	1
Песок	65,3	1
Всего желудков	135	63
Коэффициент Фроермана — 2,87		

У многих креветок желудок буквально набит десятками остракод, которые в других районах регулярно встречаются в желудках креветки, но никогда в таких количествах отмечены не были. Коэффициент Фроермана у мелких особей равен 1,66. Можно считать, что молодь, скорее, ведет себя как пасущийся хищник. Более крупные креветки, хотя и питаются остракодами, в первую очередь предпочитают им полихет (55,2%). Сменяются с возрастом и дополнительные объекты питания. У более мелких особей это амфиподы (12,4% объема пищевого комка), а у крупных — креветки (11,9%). В остальном спектр питания не слишком разнится с тем, что мы наблюдали в Юго-Восточной Атлантике. Ближе у них и коэффициенты Фроермана (2,66 и 2,53 соответственно), что говорит о сдвиге их способа охоты к хищнику-собирателю. Судя по наблюдениям Хеэгаарда (Heegaard, 1967) в аквариуме за охотничьим поведением близкого вида *S. membranacea*, который демонстрирует способ охоты, типичный для хищника-собирателя и исходя из их очень большого морфологического сходства (они различимы с трудом), по типу питания *S. africana* тоже хищник-собиратель.

Следовательно, *S. africana* — хищник-бентофаг, питающийся преимущественно полихетами. Вероятно, не чужда она и некрофагии, о чем говорят находки в ее желудках головоногих и остатков таких более крупных, чем она, креветок, как *Parapenaeus longirostris*.

Сама креветка в районе Гвинеи-Бисау встречалась в желудках таких донных рыб, как *Raja montagui* (i?ajidae), *Umbrina canariensis* (Umbridae), *Priacanthus arenatus* (Priacanthidae) и *Brotila barbata* (Brotulidae).

Таблица 23 Состав пищи *S. africana* из района Сенегала (15°15' с.ш., 16°57' з.д.) Food composition in shrimp *S. africana* in the waters of Senegal coast (15°15'N, 16°57'W)

Объекты питания	Креветки до 49 мм		Креветки 50 мм и более	
	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок,	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %
1	2	3	4	5
Полихеты	10,7	7,8	67,5	55,2

1	2	3	4	5
Остракоды	62,6	51,5	7,0	2,1
Амфиподы	19,6	12,4	20,9	9,6
Иглокожие	18,8	7,2	2,3	2,9
Креветки	7,2	2,4	18,6	11,9
Крабы	8,0	8,2	2,3	0,4
Эуфаузииды	0,9	1,2	9,3	8,3
Копеподы	5,3	0,7	23	—
Фораминиферы	0,9	0,3	39,6	2,9
Двустворчатые	7,2	1,0	20,9	2,9
Брюхоногие	1,8	ОД	4,7	0,4
Головоногие	0,9	1,2	—	—
Рыба	15,2	2,4	9,3	1,3
Неопределенные остатки	5,3	1,6	11,6	2,1
Паразитические черви	1,8			
Песок	11,6	1,9	2,3	—
Всего желудков	112	67	43	24
Коэффициент Фроермана	1,66		2,53	

Solenocera membranacea (Risso 1316)

Solenocera membranacea очень близка к предыдущему виду, по Хеегаарду (Heegaard, 1967), это зарывающаяся форма.

Обитает в Средиземном море и Атлантике от Ирландского шельфа до Кап-Блана у Африки на глубинах от 50 до 550 м. Характерный вид таксоцена кромки шельфа (Lagardere, 1971, Буруковский 1980, 1982).

Питание этого вида исследовано Лагардером (Lagardere, 1977) в Бискайском заливе. К сожалению, Лагардер приводит сведения лишь о том, сколько раз был встречен какой-либо компонент пищевого комка. Если в его работе по питанию креветок Марокко (Лагардер, 1972) приводится, в скольких желудках он был встречен, что позволяло нам рассчитать частоту встречаемости и сравнить ее с нашими данными, то в работе о питании креветок Бискайского залива нет и этого. Сам автор делает вывод, что *S. membranacea* предпочитает полихет (особенно из семейств Glyceridae, Nephtidae и Spionidae), амфипод, остракод и моллюсков (двустворчатых и заднежаберных).

Картес с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли этот вид к потребителям инфауны.

Наш данные получены из районов Южной Ирландии и Марокко (табл.24).

Несмотря на некоторые отличия, которые, вероятно, вызваны разницей в размерном составе креветок и в районах сбора материалов, здесь также доминируют полихеты как по частоте встречаемости (50,9%), так и по значению в объеме пищевого комка (31,7%). Им сопутствуют головоногие (соответственно 21,3 и 22,9%), которые Лагардером вообще не

встречены в желудках *S. membranacea* Бискайского залива. И в районе Ирландии, и у Марокко регулярно потреблялась креветкой молодь кальмаров из семейства Ommastrephidae. В одном желудке было найдено, например, целое щупальце длиной 48 мм (не исключено, правда, что это результат так называемого «тралового питания», то есть креветки захватили щупальце кальмарчика уже в трале). С головоногими сравнимы по значению в пище

Таблица 24

Состав пищи у креветки *S. membranacea* Food composition in shrimp *S. membranacea*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %
Полихеты	50,9	31,7
Фораминиферы	34,5	1,9
Амфиподы и изоподы	22,2	17,6
Головоногие моллюски	21,3	22,9
Эуфаузииды	13,0	6,6
Иглокожие	16,7	4,9
Двустворчатые моллюски	13,0	2,9
Рыба	5,5	4,6
Креветки	4,6	2,7
Раковина птеропод	0,9	—
Диатомовые	0,9	—
Копепода	0,9	—
Неопределенные остатки	7,4	0,7
Паразиты	18,5	3,5
Детрит	0,9	—
Песок	1,8	—
Всего вскрыто желудков	108	41
Коэффициент Фроермана	2,12	

амфиподы и изоподы (17,6% в объеме пищевого комка). Остальные компоненты резко уступают перечисленным трем, будучи второстепенной и случайной пищей. Итак, можно заключить, что, как и предыдущий вид, *S. membranacea* — хищник-бентофаг, потребляющий в первую очередь полихет; по типу охоты этот вид, по-видимому, также очень близок к предыдущему.

***Solenocera choprai* Nataraj 1945**

Solenocera choprai характеризуется широко индо-востпацифическим ареалом. Она встречается у Юго-Восточной Африки, в водах Мозамбика, Мадагаскара, в Суэцком заливе, в Красном, Аравийском и Андаманском морях, в Малаккском проливе, в водах Индонезии, в Южно-Китайском море, у Филиппин и Тайваня, а также в водах Австралии (у западного побережья и в Новом Южном Уэльсе). *S. choprai* тяготеет к нижней части шельфа (50-175 м) (Crosnier, 1978; Kensley et al., 1987; Perez Farfante, Kensley, 1997).

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Витязь» 25.11.1988 г. в водах южной части Мозамбика (25°05' ю.ш., 34°05' в.д.) на глубине 98-90 м. Были исследованы один самец с общей длиной 93 мм и семь самок с общей длиной 50-110 мм (преимущественно длиннее 93 мм). Две самки имели гонады во II, одна — в III, а остальные IV и V стадиях зрелости. Следовательно, все упомянутые креветки были половозрелыми особями.

Во всех исследованных желудках присутствовали песчинки (табл. 25). Среди пищевых объектов чаще всего встречались полихеты и офиуры (в каждом втором желудке). Все остальные объекты питания — также бентосные организмы. В единственном полном желудке 70% объема составляла полихета, а 30% — креветка. Судя по характеру фрагментов, они были съедены живыми.

Можно заключить, что *S. choprai* — хищник-бентофаг.

Таблица 25

Состав пищи у креветки *Solenocera choprai* Food composition in shrimp *Solenocera choprai*

Объекты питания	Частота встречаемости, %
Полихеты	62,5
Амфиподы	62,5
Офиуры	50,0
Двустворчатые моллюски	12,5
Олигохеты	12,5
Креветки	12,5
Фораминиферы	12,5
Пикногониды	12,5
Детрит	12,5
Спикулы губок	12,5
Песок	100
Итого желудков	8
Коэффициент Фроермана	2,75

***Solenocera mutator* Burkenroad 1938**

Solenocera mutator обитает в водах Восточной Пацифики от Южной Калифорнии до Перу, в том числе в водах Мексики от Калифорнийского залива до о-ва Лобос-де-Тиерра, в водах Никарагуа (Perez Farfante, Kensley, 1997; наши данные).

Наши материалы (20 исследованных экземпляров) были собраны в водах западного Никарагуа в рейсе СРТМ-К-8093 «Титанит» (без даты, 12°05'2" с.ш., 87°04'4" з.д.) с глубины 80 м.

Длина тела креветок варьировала от 32 до 50 мм (7 самцов 32-50 мм и 13 самок 34-39 мм). Гонады самок находились в 1 стадии зрелости, следовательно, мы исследовали питание преимущественно неполовозрелых особей.

Возможно, поэтому по частоте встречаемости в желудках (табл. 26) доминируют, с одной стороны, фораминиферы (100%), а с другой — копеподы (85%). Фораминиферы представлены несколькими донными видами и в желудках с баллом наполнения 2 попадают десятками экземпляров. Это свидетельствует о том, что они служат объектами питания. Наше предположение подтверждается отсутствием в желудках песчинок. Среди копепод встречена *Oncaea* sp. Донные веслоногие (харпактициды) не отмечены. Контрастность доминирования фораминифер и копепод дополняется одновременным присутствием в желудках, с одной стороны, зуфаузиид, планктонных моллюсков (в том числе *Carinaria* sp.), тинтиноидей, радиолярий, а с другой — скелетных остатков офиур. Складывается

впечатление, что молодь *S. mutator* способна охотиться не только на дне, как взрослые особи других видов рода, но и над ним.

Таблица 26

Состав пищи у креветки *Solenocera mutator* Food composition in shrimp *Solenocera mutator*

Объекты питания	Частота встречаемости, %
Фораминиферы	100
Копеподы	85,0
Эмбриональные раковины брюхоногих	45,0
Двустворчатые моллюски	40,0
Крылоногие моллюски (птероподы)	35,0
Офиуры	30,0
Крылоногие моллюски (гетероподы)	10,0
Нематоды	10,0
Тинтиноидея	10,0
Кости рыб	5,0
Эуфаузииды	5,0
Икринки	5,0
Мегалопы крабов	5,0
Щетинкочелюстные	5,0
Спикулы губок	5,0
Итого желудков	20
Коэффициент Фроермана	3,85

Семейство Aristeidae *Aristeus* *varidens* Holthuis, 1951

Aristeus varidens — эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области, встречается от Западной Сахары (23°44' с. ш.) до Намибии (17-18° ю.ш.). Обитает в районах с илистыми грунтами на глубинах 290-1160 м, в наибольших количествах и чаще всего на глубинах 190-540 м (Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978а). Это придонный вид, о чем свидетельствуют мощные плеоподы и слабо развитые задние две пары переопод, позволяющие, вероятно, лишь стоять на субстрате.

Материал собран в двух районах. В 1973-1976 гг. в рейсах НИС СРТМ 1257 «Лангуст» и РТМ «Фиолент» на материковом склоне Анголы в районе от 7° до 12° ю.ш., на глубинах 400-1000 м. Исследовано содержимое 565 желудков, из которых 411 были полными. В рейсе НИС БМРТ «Эврика» 23-25.01.1983 г. на верхней части материкового склона Намибии в районе от 17°32'-18°28' ю.ш., 11°20'-11°42' в.д., на глубинах 375-410 м. Исследовано содержимое 76 желудков, из которых в 74 была пища, а 8 были полными. Материал собран в утренние часы (6.35-9.30).

Эти два района западноафриканских вод, отстоящие друг от друга относительно недалеко, радикально отличаются климатически и геоморфологически. Первый — воды Анголы — относится к гумидной климатической зоне, характеризующейся хорошо развитым береговым стоком и гумидным типом седиментогенеза. Пассаты здесь неразвиты и, следовательно, практически отсутствуют апвеллинги. Через устье реки Заир в огромных количествах выносятся продукты денудации. Они прослеживаются на расстоянии 100-200 км от ее

устья, обуславливая мощное развитие терригенных осадков (Авилов, Гершанович, 1967). Благодаря этому и нижняя часть шельфа, его кромка, и верхняя часть материкового склона выстланы мягкими илами, богатыми детритом. Район целиком лежит в так называемой «зоне чередования», в пределах которой перемещается антитропическая фронтальная зона (Berrit, 1973). Здесь на глубинах 400-700 м нами было обнаружено своеобразное донное сообщество, в котором доминируют креветки (Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989а). Это сообщество типа консорции. Его видом-эдификатором служит креветка *Nematocarcinus africanus* (питание — см. ниже, в соотв. разделе), а *A. varidens* — одним из видов-консортов.

Второй район располагается южнее устья реки Кунене, которая служит важнейшей границей, отмечающей самое южное положение южной гидроклиматической зоны (Berrit, 1973). Воды Намибии в результате этого оказываются в южной аридной климатической зоне, к которой приурочена чрезвычайно устойчивая в пространстве и времени система ветров — юго-восточные пассаты с мощными апвеллингами, слабо развитым береговым стоком, и, соответственно, терригенным седиментогенезом аридного типа, то есть в виде песка и алевритов. Имеются илистые грунты автохтонного происхождения темно-зеленого цвета с запахом сероводорода, возникшие в результате высокой биологической продуктивности диатомового фитопланктона (Сенин, 1974). *N. africanus* не образует на них скоплений. В этих районах вообще не встречаются креветки. Такие различия в условиях существования дают повод сравнить спектр питания креветок из этих двух районов.

В водах Анголы размеры тела креветок составляли 37-165 мм. Самцы (55-104 мм) заметно мельче самок (55-165 мм), особи размером до 55 мм — ювенильные. Длительность жизни около двух лет. Самцы созревают при размерах 80-88, самки — 97-110 мм. Размеры *A. varidens* увеличиваются с глубиной (Буруковский, 1978а).

Состав пищи *A. varidens* в районе Анголы в зимний период был описан ранее (Буруковский, 1978а). Ниже (табл. 27) приводятся результаты обработки материалов, охватывающих как зимний, так и летне-осенний сезоны в водах Анголы.

Таблица 27

Состав пищи у креветки *A. varidens* в водах Анголы и Намибии Food composition in shrimp *A. varidens* in the waters of Angola and Namibia coasts

Пищевые объекты	Частота встречаемости в желудке, %		Значение в объеме пищевого комка, %	
	7°-12° ю.ш.	17-18° ю.ш.	7°-12° ю.ш.	17-18° ю.ш.
1	2	3	4	5
Ракообразные:				
креветки	74,0	28,4	47,7	40,0
амфиподы	15,8	17,6	5,8	—
эуфаузииды	2,3	29,7	0,6	6,3
анизоподы	4,2	6,8	0,6	—
крабы	0,9	—	0,2	—
изоподы	0,5	—	0,1	—
лангуст (<i>Stereomastis sculpta</i>)	0,3	—	0,2	—
омар (<i>Nephropsis atlantica</i>)	0,2	—	—	—
раки-отшельники	0,4	1,3	—	—
копеподы	10,4	8,1	—	—
остракоды	0,3	—	—	—
неопределенные остатки	4,4	—	0,9	—

1	2	3	4	5
Рыбы	70,6	62,2	27,2	13,5
Фораминиферы	49,4	14,9	0,2	—
Полихеты	43,4	64,9	9,3	21,3
Моллюски:				
головоногие	12,0	4,0	5,8	2,5
двустворчатые	3,4	1,3	—	—
брюхоногие	1,4	23,0	—	—
неопределенные	7,4	—	0,3	—
Щетинкочелюстные	2,5	1,3		—
Иглокожие:				
офиуры	0,5	18,9	—	1,3
прочие	0,9	1,3		—
Оболочники	0,3	—	03	—
Гидроидные полипы	0,5	—		—
Диатомовые	1Д	—	—	—
Радиолярии	0,3	—	—	—
Мшанки	0,2	—	—	—
Горгонарии	0,2	—	—	—
Икра	5,8	1,3	0,2	—
Фекалии	3,5	6,8		—
Неопределенные остатки	1,8	2,7	0,3	12,5
Капельный жир	—	13,5	—	—
Детрит	22,1	4,0	0,3	—
Конгломераты песчинок	—	48,6	—	1,3
Песок	24,4	87,8	0,3	—
Спикулы губок	—	1,3		—
Паразиты (нематоды, цестоды- нибелении, скребни)	1,8	1,3	—	—
Число вскрытых желудков	565	74	411	8
Коэффициент Фроермана	3,33	3,06		

В районе Анголы ритмика питания имеет суточный ход с одним пиком активности, приходящимся на сумеречные часы. Доля креветок с полными и почти полными желудками не превышает 35% в период максимальной активности питания, уменьшаясь более чем в 3 раза в предутренние часы.

Среди объектов питания *A. varidens* присутствуют практически все группы гидробионтов, кроме губок (табл. 28). Судя по форме их остатков, он хищник. Так, креветки были представлены раздробленными остатками карапаксов, конечностей, других придатков, а также кусками мышц и внутренних органов. Размеры креветок-жертв, определенные экстраполяцией от размеров отдельных скелетных остатков, составили 37-75 мм (около 50% длины тела хищников). Рыбы в основном представлены мягкими тканями, чешуей, обломками костей, хрусталиками. Иногда в одном желудке находили остатки 2-3 рыб; судя по размерам позвонков, эта была молодь длиной 25-65 мм (до 40% длины тела хищника). Рыбы представлены видами семейств Macruridae, Myctophidae, Paralipidae и, возможно, *Synagrops microlepis* из Apogonidae.

Креветки и рыбы доминируют над другими объектами питания и по значению в объеме пищевого комка (75% — табл.28). Из прочих компонентов пищи выделяются фораминиферы и полихеты. Размеры первых 0,1-1,1 мм, они встречаются иногда десятками экземпляров, в 2 раза чаще, чем песок, но их значение в объеме пищевого комка ничтожно.

Полихеты же по значению находятся на третьем месте. Их остатки представлены мягкими тканями, пучками щетинок, челюстными пластинками. Как правило, вместе с ними находили грунт, фекалии, детрит,— вероятно, из кишечника полихет. Длина отдельных фрагментов составляла 11,4-18,8 и однажды — 46 мм (10-30% длины тела хищника).

Головоногие моллюски (представлены исключительно кальмарами) встречаются в 4 раза реже полихет, но по значению в объеме пищевого комка уступают им не менее чем в 2 раза. В пищевом комке можно найти куски щупалец или рук (длиной 3,1-18 мм),

Таблица 28 Креветки в
питании *A. varidens* из вод Анголы The role of shrimps in food of *A.*
***varidens*'m the waters of Angola coast**

Надсемейства семейства, подсе- мейства	В % от всех видов креветок	Виды	В % от всех видов креветок
Надсемейство Penaeoidea	25,4		
Сем. Penaeidae	3,2		
Сем. Benthe- sycumidae	103	<i>Gennadas brevirostris</i>	0,9
		<i>Gennadas</i> sp.	9,4
Надсемейство Sergestoidea	11,9	<i>Sergestes extenuatus</i> (?)	0,4
Сем. Sergestidae		<i>Sergia grandis</i>	0,4
		<i>S. regalis</i>	0,9
		<i>S. talismani</i>	0,4
		<i>Sergestes</i> sp.	9,8
Инфраотряд Caridea	74,6		
Семейство Oplophoridae	6,5	<i>Acanthephyra kings ley</i>	1,4
		<i>Acanthephyra</i> sp.	1,8
		<i>Systellaspis debilis</i>	2,8
		Прочие	0,5
Семейство Pasiphaeidae	2,2	<i>Pasiphaea semispinosa</i>	0,4
		<i>Pasiphaea</i> sp.	1,4
		<i>Psathyrocaris infirma</i>	0,4
Семейство Nematocarcinidae	32,0	<i>Nematocarcinus</i> <i>africanus</i>	32,0
Семейство Pandalidae	27,7	<i>Plesionika carinaia</i>	3,7
		<i>Plesionika</i> sp. (<i>carinata</i> ?)	20,4
		<i>Plesionika</i> ?	0,9
		<i>Parapandalus brevipes</i>	0,9
		<i>Heterocarpus grimaldii</i>	0,4
		Прочие	0,4
Семейство Cragonidae	0,5		1,4

мантии, гладиуса. Встречены представители трех семейств: *Onychoteuthidae* (*Onychoteuthis banksi?*), *Ommastrephidae* (*Illex coindetii*, *Todarodes angolensis*) и чаще всего — *Euploteuthidae* (*Abralia veranyi*). Кальмары первых двух семейств были представлены молодью, последний вид — взрослыми половозрелыми особями (длина мантии 40 мм).

Амфиподы, имеющие такое же значение в пище, как и кальмары, встречались, как правило, целиком, хотя и сильно поврежденные; их наибольшее количество в одном желудке — 33 экземпляра, размеры — 2,3-5,6 мм. Танаидацеи, изоподы, эуфаузииды, частично копеподы, крабы, раки-отшельники, омары, лангусты, офиуры и, возможно, оболочники — случайная добыча, редко попадающая в желудки креветок. Остальные (щетинкочелюстные, гидроиды, диатомовые, радиолярии, частично копеподы), как нам кажется, попали в желудок *A. varidens* с содержимым желудков их жертв («транзитные пищевые объекты»: Нигматуллин, Топорова, 1982). Это же относится и к паразитическим червям, хозяева которых — рыбы и головоногие.

Нам удалось среди встреченных в желудках определить 15-16 видов креветок (табл. 28), среди которых как по встречаемости, так и по значению в виртуальном пищевом комке главенствует эпибентосный вид — *Nematocarcinus africanus*. На втором месте — придонный вид *Plesionika carinata*. За исключением креветок донного и придонного комплексов (*Heterocarpus grimaldii*, *Parapandalus brevipes*, *Psathyrocaris infirma*) и единственного случая обнаружения в желудке зарывающихся креветок из семейства *Stangonidae*, остальные съеденные креветки — батипелагические виды, совершающие вертикальные миграции.

Основные объекты питания *A. varidens* никогда не встречаются в его желудках целиком. Можно полагать, что даже при групповом нападении на жертву значительная часть ее тела не поедается каждой данной особью. *A. varidens* — хищник, питающийся в основном донными и придонными, в меньшей степени батипелагическими креветками и другими придонно-пелагическими объектами (рыбой, кальмарами), но основу его питания составляет креветка *N. africanus*. Характерные объекты питания также донные животные — амфиподы и полихеты.

Онтогенетическая изменчивость определяется переходом от питания преимущественно креветками (рис. 12 А), что присуще особям с размерами тела до ПО мм (то есть всем самцам и неполовозрелым самкам), к питанию в основном креветками и рыбой (самки размерами 110-130 мм). Наконец, в питании самых крупных самок (130 мм и более) начинает преобладать рыба и заметно возрастает доля кальмаров. Если учесть, что обнаруженные в желудках рыбы и кальмары в основном придонные и батипелагические, можно предположить, что связь с дном у крупных креветок, составляющих незначительную часть популяции и обитающих на глубинах более 600-800 м (Буруковский, 1978), заметно уменьшается.

В водах Намибии размеры креветок составляли 51-108 мм (самцы 52-88 мм), то есть это ювенильные или только достигшие половозрелости особи. Материал был собран в утренние часы и вполне естественно, исходя из сказанного выше о ритмике питания *A. varidens*, в пробах преобладали креветки с полупустыми желудками. Несомненно, это не могло не сказаться на составе пищи креветки. Но в целом бросается в глаза, что выпадают из списка жертв только те объекты питания, которые в водах Анголы относились к разряду случайных (табл. 28). Все основные объекты питания сохранились и появились новые, но тоже из разряда случайных. Среди них выделяются по частоте встречаемости конгломераты склеенных между собой песчинок (48,6%), напоминающие обломки агглютинированных фораминифер. Но, вероятнее всего, это обломки трубочек каких-то седентарных полихет. Кроме этого резко (в два с половиной раза) уменьшается частота встречаемости креветок (28,4%), хотя в виртуальном пищевом комке они играют примерно ту же роль (40%). Среди остатков креветок лишь однажды попался фрагмент,

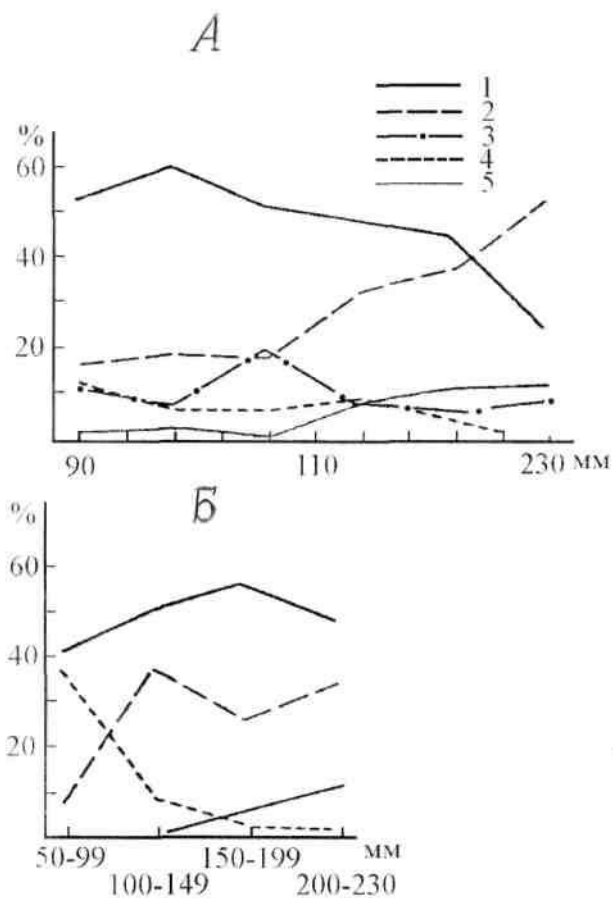


Рис. 12. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка у креветок *Aristeus varidens*(A) и *Aristeopsis edwardsianus*(B): 1 — креветки; 2 — рыбы; 3 — полихеты; 4 — амфиподы; 5 — кальмары

Fig. 12. Ontogenetic variability of composition of virtual food lump in shrimp *Aristeus varidens* (A) and *Aristeopsis edwardsianus* (B): 1 - shrimps; 2 — teleost fishes; 3 — polychaete worms; 4 - amphipods; 5 - squids

который с сомнением можно было идентифицировать как остатки *N. africanus*. Остальные фрагменты, которые удалось определить, относились к *Plesionika carinata* (4 раза) и *Pasiphaea semispinosa* (2 раза). Зато чаще стали встречаться эуфаузииды (более чем в 10 раз), и их доля в виртуальном пищевом комке возросла в 10 раз (6,3%). Частота встречаемости рыбы практически не изменилась (соответственно 70,6 и 62,2%), а доля в пищевом комке упала в два раза. Полихеты встречались в полтора раза чаще, а их доля в пищевом комке возросла в два раза.

Можно заключить, что в целом спектр питания *A. varidens* в районе Намибии соответствует той размерной группе, которую мы описываем. Но при сохранении общей высокой роли креветок в виртуальном пищевом комке, из их состава исчезает *N. africanus*. И это понятно, поскольку Намибия находится в аридной зоне с соответствующими условиями седиментогенеза, и здесь *N. africanus* не может образовывать скоплений. В результате ее место заняли другие виды во главе с *Plesionika carinata*. Но частота встречаемости креветок в пище *A. varidens* уменьшается почти в три раза. Обращает на себя внимание, что *A. varidens* в водах Намибии сильнее связан с субстратом: по частоте встречаемости на первом месте находятся полихеты, и они же занимают второе место в виртуальном пищевом комке.

Итоговую оценку типа питания и способов охоты *A. varidens* сделать непросто. С одной стороны, форма остатков жертв и полное преобладание в желудках креветок и рыбы заставляет сделать вывод, что *A. varidens* — нападающий хищник. Но находки относительно мелких амфипод в больших количествах (до 33 экземпляров) убеждают нас, что мы имеем дело с пасущимся хищником. А величина коэффициента Фроермана, близкого к 3, заставляет заподозрить, что *A. varidens* вообще хищник-собираТЕЛЬ!

Морфоанатомически *A. varidens* — типичный придонный вид с редуцированными 4-й и 5-й переподами и, наоборот, с гипертрофированными плеоподами. И действительно: в его питании встречаются и донные, и пелагические объекты, хотя роль последних возрастает значительно у самых крупных особей. У большей части населения вида все-таки преобладают донные креветки и другие бентосные животные.

Возможно, одна из разгадок в том, что *A. varidens* обитает в очень продуктивном районе, где абсолютное преобладание одного вида (*N. africanus*) сочетается с большим видовым разнообразием тропиков. Это объясняет высокий коэффициент Фроермана, который примерно на одну треть образован случайными и транзитными объектами питания. Следовательно, его можно объяснить большой доступностью разнообразной пищи. Поэтому мы все же относим *A. varidens* к преимущественно бентофагам, креветкоедом, по способу охоты — в основном к нападающим хищникам, способным охотиться как пасущиеся хищники на мелких донных животных. Следовательно, *A. varidens* — преимущественно член детритной пищевой цепи (тем более, что *N. africanus* облигатный, а *P. carinata* — факультативный детритофаги, как это будет доказано ниже). Но глубже 700-800 м, где *N. africanus* отсутствует, *A. varidens* переходит в пастбищную трофическую цепь, охотясь на пелагических жертв (Буруковский с соавт., 1982).

***Aristeus semidentatus* Bate, 1881**

Aristeus semidentatus — типично индо-восточно-африканский вид. Он известен из юго-западной части Индийского океана, из вод Мадагаскара и Индонезии, атолла Кермадек и Гавайских о-вов. Встречается на глубинах 329-1479 м, но наиболее обычен в диапазоне 400-700 м (Crosnier, 1978).

Наш материал был собран в рейсе НИС «Витязь» 28.10.1988 г. в районе с координатами 12°19' с.ш., 53°1Гв.д. на глубине 384-390 м. К сожалению, мы имели возможность вскрыть всего 2 желудка, которые принадлежали самкам с длиной 126 и 130 мм и с гонадами во II стадии зрелости. Желудки были наполнены менее чем на половину их объема.

Содержимое желудков в чем-то было типично для аналогичных желудков того же *A. variedness*. В них было много донных фораминифер, присутствовали остатки полихеты, куски хитина, напоминающие обрывки креветочного панциря, осколки раковин (вероятно, двустворчатых моллюсков), а также спикюлы стеклянных губок и песчинки.

Это свидетельствует о том, что *A. semidentatus* питается на дне. Других выводов сделать не представляется возможным.

***Aristeus antennatus* (Risso, 1816)**

Aristeus antennatus известен из Средиземного моря и Восточной Атлантики от Португалии до Мавритании, а также отдельными поселениями у Азорских о-вов, а также о-вов Зеленого Мыса, Гвинеи-Бисау, Конго, Южной Африки. Кроме того, он встречается в Индийском океане в районе Занзибара, Мозамбика (Восточная Африка), у Мадагаскара, Мальдивских о-вов и о-ва Реюньон. Обитает на глубинах 150-1400 м, наиболее обычен в диапазоне 300-900 м (Буруковский, Роменский, 1979; Буруковский, 1989; Lagardere, 1971; Crosnier, 1978; Perez Farfante, Kensley, 1997).

Лагардер (Lagardere, 1977) по результатам исследования небольшого количества желудков указал, что в желудках *A. antennatus* встречаются донные и пелагические жертвы (различные ракообразные и эррантные полихеты), и предполагал, что для этого вида характерна ночная активность. Картес и Сарда (Cartes, Sarda, 1989; Cartes, 1994;) изучали питание *A. antennatus* из вод Каталонии (Северо-Восточная Испания) с глубин от 380 до 2266 м. В этом районе на глубинах до 700 м (Cartes, Sarda, 1989) пищевые объекты *A. antennatus* могут быть разделены на три группы: (1) частично зарывающиеся в грунт и роющие ходы в субстрате {*Calocaris macandrea*, полихеты, двустворчатые и т.п.); (2) эпибентосные животные (амфиподы, изоподы, офиуры, брюхоногие моллюски и т.п.); батипелагические организмы, которые могут обитать какое-то время у дна или в толще воды. К ним авторы, кроме таких креветок, как *Pasiphaea* spp., *Sergestes* s. l., относят и *Processa* spp., которые, по нашему мнению, должны быть причислены к типично донным или даже зарывающимся видам. Кроме того, встречаются зуфаузииды, в том числе *Meganucliphanes norvegica*, и рыбы. Пищевые объекты, встречающиеся редко, относились, как правило, ко 2-й и 3-й категориям. Несмотря на это, Картес в более поздней работе (Cartes et al., 2002) относит *A. antennatus* к потребителям именно инфауны.

Онтогенетическая изменчивость питания выражается в том, что более мелкие особи (самцы, которые, как и у остальных *Aristeidae*, сильно уступают по размерам самкам, а также мелкие самки) предпочитают эпибентосных и пелагических жертв, тогда как более крупные (преимущественно самки) в основном охотятся на зарывающихся животных, в первую очередь на *C. macandrea*.

С глубиной трофическая связь с дном по-прежнему остается достаточно сильной. Более того, роль малоподвижных и неподвижных жертв, по утверждению Картес (Cartes, 1994), возрастает, в том числе, например, фораминифер (*Globigerina* — пелагического происхождения), но в питании *A. antennatus* начинает возрастать роль пелагических, в том числе планктонных, видов. Среди них сифонофора *Chelophyes appendiculata*, облавливаемая на глубинах от 0 до 1300 м, но наиболее обычная на горизонтах 200-10 м (Степаньянц, 1967), батипелагические креветки, амфиподы-гиперииды (*Phrosina semilunata*, *Vibilia armata*) и особенно крылоногие моллюски (Pteropoda), которые встречаются буквально в каждом желудке креветок (Картес их относит к неподвижным жертвам).

Наш материал был собран в рейсе НИС «Витязь» 25-26.11 и 17.12.1988 в районе с координатами 25°05'-25°18' ю.ш., 35°30'-35°24' в.д. на глубине 930-1030 м. В нашем распоряжении имелось 3 желудка, которые принадлежали двум самкам длиной 116 и 166 мм и с гонадами во II стадии зрелости и одному самцу длиной 81 мм. Два желудка были наполнены менее чем на половину их объема, а один почти полон.

В желудках содержались остатки амфипод, морского ежа, полихеты, танаидацеи, раковины гастропод — донных и планктонных (птероподы), фораминиферы (в одном желудке буквально сотни раковин), а также детрит, спиккулы стеклянных губок и песчинки. Это хорошо соответствует вышеприведенному описанию.

Несмотря на некоторую противоречивость описания Картес и Сарды, прослеживаются черты, общие с питанием *A. varidens* в районе Намибии. Возможно, это объясняется тем, что Валенсия характеризуется климатом, приближающимся к аридному (всего 51 дождливый день в году — <http://www.holidaycheck.ru/climate>), имеет мало развитую речную сеть и, следовательно, слабый береговой сток и относительно малое количество выносимого в море детрита.

***Aristaeopsis edwardsiana* (Johnson, 1867)**

(Таксономический статус по Perez Farfante, Kensley, 1997)

Aristaeopsis edwardsiana, как и другие представители семейства Aristeidae, — придонный вид. Соответствующие морфоанатомические особенности, характерные для придонных видов (редукция 4-5-й переопод, гипертрофия плеопод, среди которых особенно выделяется первая пара — Perez Farfante, Kensley, 1997), у него развиты очень хорошо. Он распространен в Атлантическом океане от Ньюфаундленда до Суринама и от Португалии до Южной Африки; в Индийском океане — у берегов Южной и Восточной Африки, Мадагаскара, в Аравийском море, центральной части океана, в Андаманском море, у Суматры, Японии, в Южно-Китайском море, Юго-Восточной Австралии, Океании. Не известен пока из Восточной Пацифики. Обитает на глубинах 274-1850 м, чаще всего на 400-600 м (Crosnier, Forest, 1973; Kensley et al., 1987; Perez Farfante, Kensley, 1997). Размеры — 58-239 мм, ювенильные креветки — до 98 мм, самцы — 71-175, самки — 101-239 мм. Длительность жизни около четырех лет. Большинство самцов и самок созревают на третьем году жизни при размерах 130-140 и 137-140 мм (Буруковский, 1980).

В водах Марокко *A. edwardsiana* питается креветками *Pasiphaea sivado*, *Plesionika martia*, *Aristeus antennatus*, *Sergestes* sp., мелким глубоководным лангустом *Polycheles typhlops* и, в дополнение к этому, рыбой, в меньшей степени более мелкими ракообразными (в том числе *Meganictyphanes norvegica*) и головоногими (Lagardere, 1971, 1977). В водах Северо-Западной Австралии (19.04.1989 и 01.02.1990, 17°16'-16°58' ю.ш., 118°48'-119°42' в.д., на глубине 455-485 м) у него в пищевом комке полностью доминировали ракообразные (к сожалению, не идентифицированные) — 67,2% от объема пищевого комка; 17,9% объема составляли рыбы. Фораминиферы и гастроподы соответственно имели 3,0 и 2,6%, а все остальные пищевые объекты составляли менее 10% от объема пищевого комка (Rainer, 1992).

Наш материал собран в основном в 1973-1976 гг. в рейсах НИС СРТМ 1257 «Лангуст» и РТМ «Фиолент» на материковом склоне Анголы в районе от 7° до 12° ю.ш., на глубинах 400-1000 м. Исследовано содержимое 288 желудков, из которых 178 были полными.

Животные с полными желудками встречаются довольно редко, и даже суммирование креветок с полными и наполовину заполненными желудками дает не более 30% их общего числа в периоды максимумов активности питания. Наиболее активное питание днем и ночью, наименее — в сумерки и утром.

Список жертв *A. edwardsiana* (табл. 29) охватывает 10 типов. В основном это животные, обитающие у дна и на дне. Судя по форме остатков, он — хищник. Форма фрагментов животных в желудках *A. edwardsiana* очень похожа на ту, что наблюдается у *A. varidens*. По обоим показателям в пище доминируют креветки и рыбы. Амфиподы и головоногие моллюски — сопутствующие объекты питания. Все остальные пищевые компоненты относятся к разряду случайной или эпизодической пищи. Таковы, например, Decapoda Reptantia: они изредка даже составляют основу пищевого комка, но лишь у

крупных особей. Как и у предыдущего вида, некоторые объекты питания явно попали в желудок *A. edwardsiana* с желудками его жертв.

В желудках *A. edwardsiana* встречается не менее 15 видов креветок (табл. 30), доминируют *Nematocarcinus africanus* и креветки семейства Pandalidae (*Plesionika*). Значительная часть их — донные формы, их размеры составляют 30-50% размеров *A. edwardsiana*. Меньше доля придонных и батипелагических креветок (*Gennadas* sp., *Benthesicymus bartletti*, Sergestidae). Можно заключить, что, не повторяя написанное выше об *A. varidens*, что *A. edwardsiana* — член той же консорции, что и *A. varidens* (подробнее — ниже, а также Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989а).

Остатки рыб, к сожалению, точно определить не удалось. Лишь в одном случае по отолиту был определен *Merluccius polli* размером 29 мм — примерно 15% длины креветки.

Таблица 29

Состав пищи у креветки *A. edwardsiana*
Food composition in shrimp *A. edwardsiana*

Пищевые объекты	Частота встречаемости в желудке, %	Значение в объеме пищевого комка, %
Ракообразные:		
креветки	84,5	51,8
амфиподы	16,7	5,9
копеподы	10,8	0,1
крабы	5,6	0,9
Аномига	3,5	1,5
эуфаузииды	2,4	1,1
лангусты	1,4	—
омары	0,4	—
танаидацеа	1,0	—
раки-отшельники	0,7	—
изоподы	0,7	—
усоногие раки	0,4	0,1
остракоды	0,4	—
Рыбы	76,0	27,2
Фораминиферы	33,0	—
Моллюски:		
головоногие	13,5	3,9
брюхоногие, двустворчатые	12,8	0,6
крылоногие	0,4	—
Полихеты	13,9	0,6
Щетинкочелюстные	6,2	0,3
Оболочники	1,0	1,4
Иглокожие:		
голотурии	0,4	0,3
офиуры	0,4	0,1
морские ежи	0,4	—
Горгонарии	0,4	—
Неопределенные остатки	4,2	1,7
Детрит	11,2	1,0
Песок	5,2	0,1
Паразитические черви (нематоды, скребни)	2,1	—
Число вскрытых желудков	288	178
Коэффициент Фроермана	2,70	

Поскольку отолиды не определенных до вида рыб из желудков *A. edwardsiana* были примерно таких же размеров, можно считать, что он питается мальками и мелкими видами рыб. Среди головоногих моллюсков — кальмары *Abralia veranyi* и молодь *Шex coindetii*. Амфиподы представлены преимущественно гаммаридами (до 20-24 экземпляров в одном желудке); как правило, они перекушены. Фораминиферы встречаются иногда десятками в каждом желудке, но их доля в пище ничтожна, хотя они встречаются в 6 раз чаще, чем песок.

Онтогенетическая изменчивость питания *A. edwardsiana* (рис. 12, Б) заключается в переходе от потребления преимущественно креветок и амфипод к поеданию рыб и головоногих моллюсков. С возрастом он начинает использовать в пищу более крупных и подвижных жертв, а также таких относительно малоподвижных животных, как раки-отшельники и другие Decapoda Reptantia. Судя по всему, *A. edwardsiana* — хищник-бентофаг, питающийся в основном донными креветками и молодью придонных рыб и лишь изредка нападающий на придонных и пелагических животных, когда они находятся у дна. Как и *A. varidens*, жертв хищник использует не целиком. По отношению к более крупной добыче (креветки, кальмары, рыба) ведет себя как нападающий, а мелкой (например, амфиподы) — как пасующийся хищник. Черты нападающего хищника у него выражены ярче, чем у *A. varidens*, что сказывается на величине коэффициента Фроермана, она меньше (2,70).

Несомненно, что по составу пищи и способу добывания ее *A. edwardsiana* и *A. varidens* очень близки. Все, написанное о втором виде, можно почти полностью адресовать первому.

Таблица 30
Роль креветок в питании *A. edwardsiana* The role of
shrimps in food of *A. edwardsiana*

Надсемейство, семейство	В%от всех видов креветок	Виды	В % от всех видов креветок
Penaeoidea	10,2		
Penaeidae	5,1	<i>Aristeus varidens</i>	0,8
		<i>Benthescymus bartletti</i>	0,8
		<i>Gennadas</i> sp.	0,8
		<i>Hympenopenaeus chacei</i>	0,8
		Прочие	1,9
Sergestidae	5,1	<i>Sergestes robustus</i>	0,8
		<i>Sergestes</i> sp.	3,4
		Прочие	0,9
Caridea	89,8		
Oplophoridae	5,9	<i>Acanthephyra</i> sp.	2,5
		<i>Systellaspis</i> sp.	0,8
		Прочие	2,6
Pasiphaeidae		<i>Pasiphaea</i> sp.	0,8
		<i>Psathyrocaris infirma</i>	0,8
Pandalidae	33,9	<i>Parapandalus brevipes?</i>	0,8
		<i>Plesionika carinata</i>	0,5
		<i>Plesionika</i> sp.	12,7
		Прочие	11,9
Nematocarcinidae	37,3	<i>Nematocarcinus africanus</i>	37,3
Crangonidae	1,7		
Прочие	9,4		11

***Aristeomorpha foliacea* Wood Mason 1891**

Aristeomorpha foliacea — космополитический вид, известный в западной части Атлантического океана от Массачусетса до Флориды, в Мексиканском заливе, Карибском море до Венесуэлы. В восточной части Атлантики встречается от Бискайского залива и Марокко до Западной Сахары, у Мадейры, Азорских и Канарских о-вов, в Средиземном море. Найден в южноафриканских водах, у Мозамбика, в водах Восточной Африки, Мадагаскара, о-ва Реюньон, Мальдивских о-вов, Шри-Ланки, в водах Индонезии и Филиппин, а также у берегов Тайваня и Японии. Известен в водах Западной и Юго-Восточной Австралии, Новой Каледонии, Новой Зеландии, о-вов Уэллис и Фугуна, на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес. Обитатель материкового склона на глубинах 61-1300, преимущественно 400-850 м. Диапазон батиметрического распределения сильно варьирует от района к району (Yokoуа, 1933; Lagardere, 1971; Crosnier, Forest, 1973; Crosnier, 1978; Kensley et al., 1987; Буруковский, 1990; Perez Farfante, Kensley, 1997).

В западноафриканских водах и в Средиземном море *A. foliacea* питается преимущественно ракообразными, среди которых такие крупные, как креветки *Plesionika martia*, *Parapenaeus longirostris*, рыбой из *Gadiformis*, фораминиферами. Кроме этого в желудках *A. foliacea* обнаружены многочисленные бентосные беспозвоночные (Maurin, Carries, 1968; Lagardere, 1971). В водах Северо-Западной Австралии (27.10.1989, 17°07' ю.ш., 120°06' в.д., на глубине 390 м) среди ее жертв преобладают ракообразные (40% от объема пищевого комка), фораминиферы (15%), рыба (8,1%), сифонофоры (6,7%), кальмары (4,7%) и гастроподы (3,6%). Неопределенные остатки занимают 16,6% объема пищевого комка, а прочие компоненты пищевого комка играют в нем буквально ничтожную роль (Rainer, 1992). К сожалению, более подробная информация о таксономическом составе ракообразных в питании *A. foliacea* не указывается.

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Витязь» в юго-западной части Индийского океана (02.12.1988-15.12.1988 г., 21°13'-25°28' ю.ш., 35°08'-44°04' в.д., на глубинах 480-795 м) и в рейсе НИС «Профессор Штокман» в юго-восточной части Тихого океана, в районе подводного хребта Сала-и-Гомес (03.-04.1987, 25°04' ю.ш., 97°26' в.д., на глубине 330-326 м). Нами было исследовано 24 желудка, в 18 из которых была пища, а 4 были полными. Размеры креветок были 101-160 мм (из них 3 самца длиной 101-135 мм). Самки с длиной тела до 90 мм были неполовозрелыми. Подавляющее большинство более крупных особей имели гонады во II стадии зрелости. Самые продвинутые в развитии гонады находились в III стадии зрелости. Самки имели гонады преимущественно во II и III стадиях зрелости, но одна из них имела преднерестовую гонаду в V стадии зрелости.

Таблица 31

**Состав пищи у креветки *L. foliacea*
Food composition in shrimp *A. foliacea***

Объекты питания	Частота встречаемости, %
1	2
Фораминиферы	77,8
Рыба	72,2
Креветки	33,3
Гастроподы	33,3
Детрит	22,2
Полихеты	16,7
Головоногие	16,7
Крабы	16,7
Морские ежи	ИЛ
Икринки	5,5

1	2
Книдарии	5,5
Амфиподы	5,5
Копеподы	5,5
<i>Polycheles</i> sp.	5,5
Спикулы губок	16,7
Песок	33,3
Всего желудков	18
Коэффициент Фроермана	3,28

По частоте встречаемости (табл. 31) в желудках *A. foliacea* доминируют донные фораминиферы и остатки молодежи или мелких (длина отолита 0,4 мм) рыб (соответственно 77,8 и 72,8%). Креветки и брюхоногие моллюски находились на третьем-четвертом местах с частотой встречаемости 33,3%. Среди креветок были встречены представители трех семейств: Penaeidae, Orlphoridae (*Systellaspis* sp.) и Pandalidae (*Heterocarpus* sp.). Именно они полностью доминировали в двух из четырех полных желудков, составляя 80-100% объема пищевого комка. Общая длина тела исследованных креветок была 49-150 мм (у 7 самцов она была равна 49-87 мм). Питание этого вида описывается впервые.

В еще одном полном желудке 100% объема занимали остатки маленького глубоководного лангуста (*Polycheles* sp.), а в четвертом примерно в равных долях были представлены остатки рыбы и амфиподы. Прочие пищевые объекты встречены лишь по одному-два раза. Наличие в каждом третьем желудке песчинок (частота встречаемости 33,3%), а также находки детрита (22,2%) и спикул губок (16,7%) подчеркивают связь *A. foliacea* с субстратом, а высокая по сравнению с ними частота встречаемости фораминифер говорит о том, что они — объект питания креветки.

Коэффициент Фроермана (3,28), свидетельствующий о том, что *A. foliacea* по способу добывания пищи ближе к хищникам-собираателям, несомненно, несколько завышен из-за малого количества полных желудков.

Даже такой скудный материал позволяет сделать вывод, что *A. foliacea* и в юго-западной части Индийского, и в юго-восточной части Тихого океана, также как у Северо-Западной Африки и Северо-Западной Австралии, в первую очередь предпочитает креветок и других ракообразных. Несомненно, это придонная креветка, о чем говорят тонкие 4-5-я переоподы, гипертрофированные плеоподы, она явно демонстрирует связь с дном, не пренебрегая и пелагическими объектами питания. Это сочетание хорошо просматривается в составе ее пищи.

В питании рыб этот вид был нами встречен единственный раз. Ювенильная особь попала в желудке скумбрии (*Scomber colias*).

Austropenaeus nitidus (Risso 1827)

(Таксономическое положение — по Perez Farfante, Kensley, 1997) *Austropenaeus nitidus* — обитатель нотальной зоны Южного полушария, где он встречается в Юго-Восточной Атлантике на банке Вальдивия, на материковом склоне Южной Африки от Намибии (24°39' ю.ш.) до мыса Доброй Надежды и далее в юго-западной части Индийского океана до Наталя, а также на банке Уолтере, у о-вов Сен-Поль и Амстердам, и Бассовом проливе между Австралией и Тасманией. Обитает на глубинах 500-1500 м (Буруковский, 1992; Perez Farfante, Kensley, 1997).

Состав пищи у креветки *A. nitidus*
Food composition in shrimp *A. nitidus*

Объекты питания	Частота встречаемости, %
Фораминиферы	83,3
Амфиподы	37,5
Креветки	35,7
Рыба	28,6
Гастроподы	26,8
Птероподы (Каринарии)	21,4
Щетинкочелюстные	14,3
Копеподы	12,5
Полихеты	12,5
Эуфаузииды	8,9
Книдарии	7,1
Морские ежи	7Д
Студенистые шары	7,1
Кальмары	5,4
Яйца беспозвоночных	3,6
Крабы	3,6
Офиуры	3,6
Остракоды	3,6
Радиолярии	1,8
Танаидацеа	1,8
Изоподы	1,8
Перидинеи	1,8
Кладка моллюска	1,8
Паразитический червь	1,8
Неопределенные остатки	35,7
Спикулы губок	25,0
Песчинки	1,8
Всего желудков	56
Коэффициент Фроермана	3,30

Наши материалы собраны в рейсе БМРТ «Эврика» в водах Намибии (Юго-Восточная Атлантика, 28.10-10.12.1975 г., 24°39' ю.ш., 06°26' в.д., глубины 940-1180 м) и в рейсе НИС «Витязь» на банке Уолтере (юго-западная часть Индийского океана, 09.12.1988 г., 32°51'-34°01' ю.ш., 44°57'-45°12' в.д., глубины 630-1310 м). Исследовано 64 желудка, в 56 была обнаружена пища, и лишь один из них был полным.

Пищевые комки *A. nitidus* выглядят очень типично для хищной креветки с поправкой на то, что нам лишь один раз попала особь с полным желудком. У относительно немногочисленных креветок с баллом наполнения желудка 2 (то есть пища занимает примерно половину объема желудка) остатки отдельных жертв занимали до 80% объема пищевого комка. Особенно выделялись обрывки тел амфипод и креветок, оперкулумы гастропод (0,5 и 1,5 мм), большое количество фораминифер, число которых в некоторых желудках достигало сотен, а мелких фораминифер — многих сотен экземпляров. Среди них абсолютно преобладали донные виды. Глобигерины, обитающие в планктоне, встречены лишь однажды. Среди прочих обращали на себя внимание куски слизи, обрывки студенистой консистенции, студенистые шары, которые мы не смогли идентифицировать. Предположительно, часть их относится к книдариям, а часть, возможно, обрывки тела крылоногого

моллюска *Carinaria*. Книдоцисты первых и радулярные зубы вторых встречались в желудках *A. nitidus* среди прочих пищевых компонентов. Попадались в желудках и обрывки хитина, однако они не имели того обтрепанного, частично мацерированного облика, который обычен для остатков мертвых животных. Большая часть их не поддавалась идентификации, однако один раз мы встретили обрывки с текстурой, характерной для панциря глубоководных лангустов из Polychelidae. Среди останков креветок были найдены принадлежащие представителям Penaeidae, Pasiphaeidae (*Pasiphaea* sp.), Oplophoridae (*Oplophorus* sp.?), Pandalidae (*Plesionika* sp., возможно, *P. martia*). Амфиподы представлены Gammarida. Среди копепод один раз попала *Oncaea* sp.

Среди жертв имелись как донные (фораминиферы, амфиподы, полихеты, брюхоногие, офиуры, некоторые креветки и некот. др.), так и пелагические объекты питания (часть креветок, крылоногий моллюск, копеподы), но донные объекты, несомненно, преобладали.

По частоте встречаемости (табл. 32) среди всех прочих компонентов пищевого комка полностью доминируют фораминиферы, встречаясь практически в каждом желудке (частота встречаемости 83,3%). Огромные их количества в желудках свидетельствуют о том, что фораминиферы представляют собой объект специального внимания креветки, а не попадают вместе с несъедобными компонентами пищевого комка наподобие песчинок или спикул губок. Их частота встречаемости в желудках *A. nitidus* значительно меньше (25,0 и 1,8% соответственно), чем фораминифер.

Следующая группа жертв встречается в 2-4 раза реже. Сюда входят креветки, амфиподы, рыба и каринарии. Вероятно, они и представляют собой основные объекты питания, но из-за того, что мы не могли исследовать достаточное количество полных желудков, это остается предположением. По этой же причине, вероятно, завышено значение коэффициента Фроермана (3,3), характерного для хищников-собирателей.

Вероятно, *A. nitidus* сочетает в себе черты хищника-бентофага, который может питаться и планктонными животными, сочетая способы охоты нападающего и пасущегося хищника. Несмотря на недостаток материалов, он демонстрирует сходство в составе пищи с другими креветками семейства, описанными выше.

Сравнительная характеристика питания креветок семейства Aristeidae

Семейство Aristeidae хорошо выделяется среди других пенеоидных креветок своим обликом, который недвусмысленно свидетельствует о пелагическом образе жизни его представителей. Об этом говорят относительно слабо кальцифицированные покровы, заметно редуцированные роstrum (особенно у самцов) и последние две пары переопод. Они настолько утоньшены по сравнению с клешненоносными переоподами, что не оставляют сомнения: на таких переоподах можно опираться на дно, но активно по нему передвигаться — вряд ли. По сравнению с другими креветками выглядит несколько редуцированным абдомен и, следовательно, мускулатура, управляющая работой уропод. Напротив, у всех аристеидных креветок гипертрофированы плеоподы. Степень и особенности этой гипертрофии варьируют от рода к роду. У креветок рода *Aristeus*, например, они заметно увеличены, но все примерно равномерно. А у родов *Austropenaeus* и *Aristeopsis* некоторые плеоподы достигают размеров самых длинных ходильных, но у первого рода — плеоподы 2 и 3, у второго — плеоподы 1 (Perez Farfante, Kensley, 1997).

Имеются, хоть и немногочисленные, прямые доказательства. Например, Гори (Gore, 1985) сообщает, что *Hemipenaeus carpenteri*, с одной стороны, попадались в донный трал вместе с типично донными галатеидами *Munidopsis* spp. и полихелидными лангустами *Willemesia* spp., с другой — один самец был обнаружен в улове пелагического трала, устье которого замыкалось на глубине не менее чем 500 м от дна. В том же улове находился са-

мец *Neptomadus tener*. Гори была представлена глубоководная цветная фотография, на которой видна крупная особь *Plesiopenaeus armatus*, плавающая непосредственно над дном.

Некоторые авторы считают аристеид донными животными (Roberts, Pequegnat, 1970; Crosnier, 1978). И действительно, промысловый вид Средиземного моря *Aristeus antennatus* ловят донными тралами, но их настраивают так, чтобы нижняя подбора трала шла не по дну, а на некотором расстоянии от него. Это одно из условий достижения максимальных уловов и максимальной сохранности выловленных креветок (устное сообщение К.Г. Кухаренко). Это и позволило нам отнести представителей семейства Aristeidae к жизненной форме придонных креветок материкового склона и абиссали, то есть креветок, способных, максимум, стоять на дне и охотящихся там же, но обитающих в придонных слоях воды (Буруковский, 1981).

Отрывочные сведения по питанию еще некоторых представителей семейства имеются в работе Гори (Gore, 1985). Им были исследованы желудки трех видов креветок, пойманных на абиссальных глубинах в так называемом Венесуэльском бассейне Карибского моря.

У четырех экземпляров креветок *Nemipenaeus carpenteri*, пойманных на глубине 3957-5046 м, полные желудки содержали в основном аморфный светло-желтый материал, представляющий собой остатки губок с длинными обломками спикул (стеклянные губки?) и детрита. В этой смеси встречались многочисленные и разнообразные фораминиферы. У одной особи попадались маленькие овальные или неправильно закругленные темные частицы, напоминающие шарики из дегтя. Это свидетельствует, что креветка питалась непосредственно на дне.

У креветки *Neptomadus tener* с глубины 3411-5055 м бесформенная часть содержимого желудков была, скорее, гранулированной, нежели хлопьевидной, как у предыдущего вида. В одном из четырех исследованных желудков обнаружены остатки полихет, трубки погонофор (?), фораминиферы, обрывки хитина и куски клешненосных ног каких-то крабов (возможно, из семейства Xanthidae или Goneplacidae). В желудках других исследованных креветок найдены остатки ракообразных (куски карапакса и обрывки хитина), заключенные в аморфную массу. У всех креветок в пищевом комке содержались спикулы губок, но явных признаков самих губок не обнаружено. Несомненно, креветка питалась на дне.

У трех исследованных экземпляров *Plesiopenaeus armatus* с глубины 3411-4013 м желудки были заполнены илом и детритом, а также неопределимыми остатками ракообразных и гранулированным материалом с заключенными в нем фораминиферами. В желудке одной особи найдены почерневшие остатки мелководных растений, напоминающих морскую траву (*ISyringodium*) с обрывками ризомов и листовых пластинок. Креветки, несомненно, питались на дне.

Итак, мы имеем данные о содержимом желудков девяти видов креветок семи родов из девяти. Это примерно треть видов, входящих в семейство Aristeidae. Создается впечатление о значительно более тесной связи креветок семейства Aristeidae с дном, чем нам представлялось ранее, и это вызывает необходимость возвратиться к нашим наблюдениям и выводам, сделанным почти 30 лет назад (Буруковский, 1978, 1978а, 1980; Буруковский, Роменский, 1976; Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989), для сопоставления их с материалом, появившимся в течение прошедших со времени их формулирования лет.

Наши выводы сделаны в первую очередь по результатам исследований питания и биологии креветок *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsianus* из западноафриканских вод в районе Анголы и их трофических связей с креветкой *Nematocarcinus africanus* (см. также ниже, в соотв. разделе).

Нами было обнаружено, что в верхней части материкового склона Анголы (Юго-Восточная Атлантика, 5-12° ю.ш.), в водах промежуточной структурной зоны (Степанов,

1974), на глубинах 380-1100 м обитает таксоцен креветок, характеризующийся высоким видовым разнообразием (10-12 видов) и высокой совместной встречаемостью, по крайней мере десяти видов, семь из которых постоянно доминируют в данной батиметрической группировке по частоте встречаемости (Буруковский, 1978). В состав этого таксоцена на ведущих ролях входят все упомянутые выше три вида. О существовании некой связи между ними свидетельствует уже тот факт, что для них характерна не только высокая частота встречаемости на глубинах 400-600 м, где они попадаются почти в каждом улове, но сходная динамика изменения частоты встречаемости по глубинам. *N. africanus* — эпибентосный вид, который использует в пищу детрит, образующийся при разложении остатков рыб и ракообразных, или полуразложившиеся останки тех же ракообразных.

Состав пищи *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsianus* очень сходен (ср. табл. 25 и 27, а также табл. 26 и 28). Различия выражаются лишь в некотором увеличении доли полихет у первого из них и в онтогенетических изменениях спектра питания. Главное, что сближает трофические характеристики обоих видов то, что среди прочих объектов питания одно из ведущих мест и по частоте встречаемости, и по доле в виртуальном пищевом комке занимает *N. africanus*.

Можно констатировать, что между детритофагом *N. Africanus*, с одной стороны, *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsianus* — с другой, существуют типичные «вертикальные» взаимоотношения, которые, вероятно, обуславливают и сопряженность многих аспектов их биологии. О сходных изменениях их частоты встречаемости с глубиной упоминалось выше. Хорошо согласованы и суточные ритмики питания. У *N. africanus* и *N. africanus* они повторяют друг друга, различие лишь в количестве сытых креветок и в небольшом расхождении времени максимума и минимума питания. У *Aristeopsis edwardsianus* доля сытых креветок находится примерно на том же уровне, что у *Aristeus varidens*, но этот вид имеет противоположную ритмику питания. Это — типичный механизм, снижающий противоречие между двумя хищниками, использующими одну и ту же кормовую базу. Бросается в глаза, что эти трофические взаимоотношения между тремя видами креветок, из которых одна — детритофаг, а две другие — хищники, ею питающиеся (во всяком случае, на данных глубинах), преобладают над связями обоих хищников с другими членами таксоцена, а также с донными, придонными и пелагическими животными, которые играют в их питании значительно меньшую роль.

Креветочный таксоцен верхней части материкового склона Юго-Восточной Атлантики состоит из 10-12 видов, которые с высокой степенью постоянства встречаются совместно друг с другом. На глубинах 400-600 м биомасса *N. africanus* составляет 54-95%, в среднем 80%, всей биомассы креветок этих глубин. Два других вида значительно уступают ему по численности и по биомассе, но это самые крупные креветки в таксоцене. Три вида вместе составляют в среднем 90% биомассы таксоцена, а остальные 10% приходятся на долю 7-9 других видов креветок и лангуста *Stereomastis sculpta*. Такой таксоцен можно с полным правом назвать «островерхим», *N. africanus* окажется его видом-эдификатором, а питающиеся им два крупных хищника — *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsianus* — основными регуляторами численности. Налицо типичная консорция, в которой *N. africanus* формирует свою биомассу за счет продуктов разложения биомассы всего сообщества (см. также рис. 61), а *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsianus* выступают в роли его основных потребителей. Эта часть таксоцена креветок самой верхней части материкового склона (400-600 м) представляет собой не искусственное собрание видов этого таксона, приуроченных к данной глубинной зоне, а сообщество в определении Миллса (Mills, 1969): группу организмов, обитающих в одном биотопе и связанных трофически. Как отмечал Лагардер (Lagardere, 1972, 1976, 1977), большинство видов батипелагических и донных десятиногих раков, обитающих на мягких грунтах материкового склона Северо-Восточной Атлантики (Бискайский залив, Марокко), образуют плотные поселения. С его точки зрения, это несовместимо со

скудостью бентосных беспозвоночных. Лагардер полагает, что между креветками этих районов и бентосом нет трофической связи, так как ни у одного из проанализированных им 25 видов креветок он не обнаружил «точной взаимозависимости с бентосными организмами» (Lagardere, 1977, с. 401), кроме зарывающейся в грунт *Pontophilus spinosus* по отношению к полихетам семейства Sabellidae. По мнению Лагардера, здесь преобладают связи с пелагиалью.

По нашим данным (Буруковский, 1980), таксоцен материкового склона Марокко состоит из девяти видов креветок, среди которых четыре доминируют по частоте встречаемости в уловах. На глубинах около 500 м руководящим по частоте встречаемости и доле в биомассе таксоцена оказался *Plesionika martia*, которому в первую очередь сопутствуют *Aristeus antennatus* (викариат *Aristeus varidens*) и близкая ему таксономически и морфологически *Aristeomorpha foliacea*. Принципиальное сходство между таксоценами Юго-Восточной Атлантики и Марокко видно с первого взгляда, только вместо *N. africanus* у Марокко большая часть биомассы приходится на долю *Plesionika martia*. В отличие от *N. africanus* детрит, встречающийся в ее желудках с частотой 66,7-81,8%, составляет не более половины объема виртуального пищевого комка (Буруковский, 1993б, а также ниже, соотв. раздел). Кстати, в первом таксоцене присутствует *P. carinata*, доля которой в биомассе креветок в среднем составляет 7%, но в питании двух ключевых видов — соответственно 24 и 20% всех креветок (см. табл. 26 и 28). Это свидетельствует о явной избирательности по отношению к этому виду со стороны *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsianus*. Способность *P. martia* питаться детритом делает ее экологическим викариатом *N. africanus* на материковом склоне Марокко. Лагардер (1972) указывает, что в пище у *Aristeopsis edwardsianus* и *Aristeomorpha foliacea* именно этот вид доминирует по частоте встречаемости среди креветок. Встречается она в питании и *Aristeus antennatus*, но реже. Поэтому мы предположили, что и у Марокко мы имеем дело с консорцией, в которой видо-эдификатором служит детритофаг и некрофаг *Plesionika martia*.

Лагардер (1972) отмечает, что для креветок материкового склона характерна связь с пелагическими ракообразными, днем мигрирующими в придонные слои воды. Вероятно, это зависит от особенностей батиметрического распределения креветок у Марокко и в Юго-Восточной Атлантике. И там, и там виды-эдификаторы, доминирующие по биомассе в районе глубин 500 м, на глубинах более 600-700 м уступают первенство бывшим видам-консортам, что обуславливает пространственную ограниченность консорции. Она заключена между верхней границей промежуточной структурной зоны вод (300-330 м у Анголы, 500-550 м у Марокко — Буруковский, 1978а) и глубинами 600-800 м. Последние, с одной стороны, граница между мезо- и батипелагиалью, с другой — горизонт, глубже которого число видов креветок в одном улове начинает уменьшаться (Буруковский, 1981). Далее вниз по склону до глубин примерно 1000 м состав таксоцена меняется слабо, но изменяются соотношения его членов: исчезает вид-эдификатор, а бывшие виды-консорты начинают составлять большую часть биомассы таксопена. Соответственно этому консорция перестает существовать, а связь креветок с дном — без посредника, в роли которого выступал вид-эдификатор, — резко ослабляется. Зато, как это отмечал и Лагардер (1977), чем глубже обитает хищная креветка, тем заметнее ее связь с пелагическими ракообразными.

Консорция, описанная нами, — часть биоценоза материкового склона, в которой связь входящих в нее видов с остальными членами донного, придонного и батипелагического комплексов (Головань, 1978) в значительной степени опосредуется через *N. africanus* (рис. 61), то есть через детритную пищевую цепь. Вероятно, из совокупности таких сопряженных друг с другом звеньев и состоит весь биоценоз. Пример этому — существование сопряженных между собой креветочной консорции, видо-эдификатором которой служит *N. africanus*, и совокупности креветок больших глубин (700-1000 м), замыкающихся непосредственно на пелагиаль и связанных с консорцией *N. africanus* посредством

Aristeus varidens. Несмотря на все различия между двумя креветочными таксоценами материкового склона в двух соседних зоогеографических областях (Средиземноморско-Лузитанской и Западноафриканской тропической), их принципиальное сходство не вызывает сомнений. На этом основании мы предположили, что возникновение консорции на базе креветочного таксоцена верхней части материкового склона — явление, закономерное для данной глубинной зоны в условиях хорошо выраженного терригенного седиментогенеза, характерного для зон с гумидным климатом (Буруковский, 1989а).

В водах Намибии (см. выше, соотв. раздел), в условиях аридного климата и преимущественно биогенного седиментогенеза, *N. africanus* (вид-эдификатор) не образует плотные поселения, поскольку исчезают условия для возникновения консорции. В результате частота встречаемости креветок в пище *A. varidens* уменьшается почти в три раза. Заметно возрастает трофическая связь *A. varidens* с субстратом: по частоте встречаемости на первом месте находятся полихеты, и они же занимают второе место в виртуальном пищевом комке. Резко возрастает частота встречаемости иглокожих, брюхоногих, песчинок.

Вероятно, этим и можно объяснить отличия в питании *Aristeus antennatus* из Каталанского моря (Cartes, Sarda, 1989; Cartes, 1994) и из вод Марокко. Это же объясняет и присутствие детрита, донных фораминифер и донных объектов питания у всех видов, чье питание было описано выше. Это в целом позволяет считать креветок семейства придонными хищниками материкового склона и абиссали, охотящимися преимущественно у дна и на дне.

Семейство Benthescymidae *Gennadas valens* (Smith, 1884)

Gennadas valens обитает в Атлантическом океане от 51° с.ш. до 37° ю.ш., встречается в Мексиканском заливе и в западной части Средиземного моря (Burkenroad, 1936; Crosnier, Forest, 1973). Омори (Omori, 1974) относит этот вид к типичным мезопелагическим видам, которые ночью держатся на глубине 200-400 м, а днем спускаются до 750-950 м. Данные других авторов (Heffernan, Hopkins, 1981; Hargreaves, 1985) и наши (Burukovsky, 1996; Буруковский, 2003а) не противоречат этому.

G. valens, как и другие представители рода *Gennadas*, — достаточно обычны для мезопелагиали, однако их питание изучено очень слабо. Исследуемый вид в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции входит в группу фоновых, то есть наиболее часто встречающихся видов, попадаясь в каждом втором улове (частота встречаемости 51,2%: Burukovsky, 1996). Несмотря на это, его питание нельзя считать изученным в достаточной степени. Существуют лишь работы Фокстона, Рое (Foxton, Roe, 1975), где приводится характеристика состава пищи *G. valens* в ночное время примерно в том же районе, где собирали материал и мы, по результатам исследования 26 желудков. Кроме того, имеются данные о питании этого вида в восточной части Мексиканского залива (Heffernan, Hopkins, 1981).

Материал был собран в период со 2.08 по 14.08.1984 г. в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции (45°43'8"-36°27'с.ш., 22°37'-15°00'1" з.д.). Траления выполнялись промысловым пелагическим тралом с мелкочейной вставкой в кутце в ночное время (19-00 ч) на горизонтах 480-840 м, в основном около 500 м. Исследовано 235 желудков, 193 из которых содержали пищу, а 65 были полными. Размеры креветок (общая длина, измеренная с точностью до 1 мм от орбит до заднего конца тельсона) варьировали от 33 до 47 мм, в основном около 40 мм.

В западноафриканских водах встречался в питании мезопелагических рыб *Argyropelecus cultratus* (семейство Sternoptychidae) и *Ceratoscopelus warmingi* (семейство Myctophidae).

Фокстон и Рое (1975), также изучавшие питание этого вида в ночное время, обнаружили в желудках *G. valens* мелких копепод (в том числе *Pleuromamma* spp., *Oncaea* sp. и другие виды), но в 75% желудков находилась оливково-зеленая «цитоплазма», часто вместе с частичками фораминифер, а иногда и целых радиолярий. Авторы считают, что это псевдоподиальная цитоплазма фораминифер и радиолярий.

Довольно близок к описанному выше состав пищи *G. valens* в Мексиканском заливе (Heffernan, Hopkins, 1981). Авторы отмечают очень широкий размерный диапазон жертв: от мелких тинтиннид до эуфаузиид и щетинкочелюстных. Наиболее часто встречаются здесь калаяноидные копеподы из сем. Candaciidae, а общий список веслоногих раков, в который входят представители и Calanida, и Cyclopida, и Harpacticida, насчитывает более 30 видов. Они тоже отмечают наличие в желудках зеленовато-коричневой зернистой массы, содержащей остатки фораминифер, радиолярий, тинтиннид, динофлагеллят и силикофлагеллят. Одновременно они констатируют, что выраженной онтогенетической изменчивости питания у *G. valens* не наблюдается, хотя размер жертв возрастает с увеличением длины тела креветки.

Использованные в данной книге материалы были ранее уже опубликованы в виде статьи (Буруковский, 2003а).

Нам при исследовании содержимого желудков бросилось в глаза, что у большей части креветок пищевые комки выглядели так, как у типичных хищников. Они были составлены из обрывков конечностей и мягких тканей только что съеденных эуфаузиид с абсолютным преобладанием *Meganicthyphanes norvegica*, длина которой варьировала от 25 до 44 мм (Ломакина, 1978), то есть в предельном случае немногим уступала длине *G. valens* (см. выше). Кроме них попадались скелетные остатки рыб (диаметр хрусталиков 0,1-0,2 мм, целых чешуек около 1 мм, отолитов 0,2 мм, то есть это были очень мелкие особи, сравнимые по длине с *G. valens*). Встречались обрывки кальмаров. Судить по ним, был ли съеден он креветкой до поимки, или же этот фрагмент оторван креветкой уже в трале, было затруднительно. Последнее вероятней. Попадались в желудке почти целые и разрушенные копеподы, среди которых поддавались определению *Pleuromamma* sp. (чаще всего), а также *Candacia* sp. и *Oncaea* sp. Щетинкочелюстные, как правило, так же, как и у других креветок, были представлены лишь челюстными щетинками. Их длина варьировала от 0,2 до 0,35 мм, что соответствует длине тела не более 10 мм, или 25-33% от длины тела съевшей ее креветки. В желудках попадались также остракоды, остатки мизид, креветок и амфипод.

У части креветок пищевой комок состоял из упоминавшейся в работе Фокстона и Рое (1975) зеленовато-оливковой массы, в которую были заключены чаще всего тинтинноидеи и фораминиферы, а также книдоцисты Cnidaria, радиолярии — целые и их обломки, динофлагелляты, кокколитофориды — микропланктонные организмы. Эту бесструктурную массу мы условно обозначили, как «детрит» (см. табл. 33).

Характерно то, что никогда в состав этой массы не входил один какой-либо из микропланктонных компонентов. Это всегда была смесь разнородных скелетных остатков или целых скелетов, объединенных общей массой «детрита». Но тинтинноидеи, радиолярии и фораминиферы — наиболее часто встречавшиеся представители этой группы пищевых объектов — встречались и по отдельности как в полупустых, так и в полных желудках. Они, вероятно, захватывались креветкой попутно, при питании другими объектами («транзитная пища» — (Нигматуллин, Топорова, 1982)).

Любопытным курьезом является находка в нескольких желудках *G. valens* зерен пыльцы растений.

Чаще всего в питании встречаются рыба (67,5%) и эуфаузииды (53,5%). Следующие за ними жертвы встречаются в два-четыре раза реже (см. табл. 33: 12,9-29%). Это фораминиферы, копеподы, крылоногие моллюски, тинтиноидеи, щетинкочелюстные, книдарии, радиолярии и амфиподы. Их можно назвать второстепенными объектами питания. Все прочие (в том числе — в качестве исключения — и икринки неизвестной принадлежности, встречающиеся с частотой 5,2%), частота которых не превышает 1,6%, вероятно, случайные объекты питания *G. valens*.

В виртуальном пищевом комке эуфаузиида и рыба меняются местами. Доля первых составляет 38,5%, а рыбы — 20,5% объема пищевого комка. Вместе эти объекты занимают почти 60% объема желудка. На третьем и четвертом местах находятся

Таблица 33

Состав пищи у креветки *G. valens*
Food composition in shrimp *G. valens*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном п ищевом комке, %	Доля абсолютного доминирования в пищевом комке, %
Рыба	67,5	20,5	7,7
Эуфаузииды	53,5	38,5	29,2
Фораминиферы	29,0	—	—
Тинтиноидея	22,3	—	—
Копеподы	20,2	12,0	6,1
Крылоногие моллюски	17,6	3,1	—
Щетинкочелюстные	15,5	2,5	—
Cnidaria	12,9	4,3	—
Radiolaria	12,9	1,9	—
Amphipoda	9,8	9,7	6,1
Икринки	5,2	—	—
Кальмары	1,6	0,6	—
Креветки	1,6	1,0	—
Динофлагелляты	1,0	—	—
Сальпы	0,5	1,5	1,5
Ostracoda	0,5	—	—
Mysida	0,5	—	—
Coccolytophorida	0,5	—	—
Пыльцевые зерна растений	1,6	—	—
Детрит	6,8	4,9	1,5
Неопределенные остатки	10,4	—	—
Всего исследовано желудков	193	65	65

соответственно копеподы (12,0%) и амфиподы (9,7%). Эти четыре объекта питания составляют почти 80% объема виртуального пищевого комка.

Роль эуфаузиид в питании *G. valens* еще более контрастна при оценке того, как часто встречаются креветки, в чьих полных желудках они абсолютно доминируют, то есть составляют 90-100% его объема. Для эуфаузиид частота встречаемости абсолютного доминирования составляет 29,2%, что в четыре и более раз чаще, чем остальных компонентов в виртуальном пищевом комке. Судя по тому, что длина тела эуфаузиид не многим уступает длине тела креветки, можно полагать, что при охоте на нее *G. valens*

ведет себя как нападающий хищник. Вероятно, так же ведет себя *G. valens* и при охоте на амфипод и сальп.

По отношению к копеподам, чья длина не превышает 3-4 мм (*Pleuromamma spp.*, например), он, возможно, тоже выступает в качестве нападающего хищника. Как правило, в желудке встречаются остатки одного рачка. Это подтверждается наблюдениями Фокстон и Рое (1974). По их данным именно копеподы не менее чем 27 видов доминировали в питании этого вида.

Лишь у одной особи желудок был целиком заполнен зеленоватой массой с заключенными в ней микропланктонными организмами. Чаще всего их доля в полных желудках составляла от 20 до 50% объема пищевого комка.

Что касается всей совокупности таких мелких объектов питания, как фораминиферы, радиолярии и другие, которые, разрушаясь желудочной мельницей кардиальной части желудка, образуют бесформенную зеленоватую массу, по отношению к ним, вероятно, креветка ведет себя как пасущийся хищник или хищник-собиратель. Близость способа охоты *G. valens* к таковому хищника-собирателя подтверждается величиной коэффициента Фрермана. У нападающих хищников он близок к единице и, как правило, не превышает 1,5-2, а у хищников-собирателей, напротив, больше трех. У *G. valens* он равен 2,8.

Сравнение наших данных с материалами других исследователей (Foxton, Roe, 1974; Neffernan, Hopkins, 1981) обнаруживает большую степень сходства питания *G. valens* в разных частях его ареала и в разное время года. Меняется лишь преобладающая группа в составе пищи. По нашим данным, креветка предпочитала, скорее, макропланктонных жертв, тогда как вышеуказанные исследователи отмечали доминирование веслоногих раков и микропланктонных организмов. Возможно, на оценке сказалась разница в методике, так как мы, в дополнение к подсчету частоты встречаемости, использовали определение доли каждой жертвы в виртуальном пищевом комке, а они лишь подсчитывали количество жертв.

Несмотря на это, можно заключить, что *G. valens* относится к хищникам-макро- и планктофагам, питающимся преимущественно эуфаузидами, копеподами, рыбой и микропланктонными организмами. По отношению к крупным жертвам он ведет себя как нападающий хищник, а к мелким и очень мелким — как хищник-собиратель.

***Gennadas brevirostris* Bouvier 1905**

Gennadas brevirostris — Атлантический вид, в западной части океана встречающийся в районе Антильских о-вов, в восточной Атлантике был найден в Кадисском заливе (юг Испании) и у западноафриканского побережья от берегов Сьерра Леоне до Южной Африки.

По данным Кронье и Фореста (Crosnier, Forest, 1973), исключительно пелагический вид, встречающийся ночью на глубинах от 70 (единственная поимка) до 130 (300) м, а днем на глубинах более 700 м. Предварительно можно полагать, что, как и *G. valens*, *G. brevirostris* — мезопелагический вид.

Нам удалось исследовать полный желудок единственного экземпляра, взрослого самца с общей длиной тела 36 мм, пойманного в рейсе НИС «Фиолент» в водах Анголы (26.02.1976 г., время 08.05-09.05; 09°30' ю.ш., 12°34' в.д., глубина 791-795 м).

Остатки рыбы (одного экземпляра) занимали 90% объема желудка, 10% — одна копепода. Кроме них в желудке присутствовали щетинки *Chaetognatha* и чешуйки с головогрудного панциря пандалидных креветок. Последние, правда, могли попасть в желудок *G. brevirostris* в трале. Это характерно для нападающих хищников.

***Benthescymus investigatoris* Alcock et Anderson, 1899**

Benthescymus investigatoris встречается в Аденском заливе, у побережья Сомали, к северо-западу от Мадагаскара, над банкой Сая-де-Малья, у о-ва Реюньон, между Индией и

Шри-Ланка, в Андаманском море, у Японии, Филиппин, Индонезии и Восточной Австралии, вблизи о-вов Кермадек, Фиджи и Гавайских, над подводным хребтом Сала-и-Гомес. Известен с глубины 600-1650 м (Буруковский, 1990; Crosnier, 1978; Kensley et al., 1987; Perez Farfante, Kensley, 1997).

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Профессор Штокман» над восточной (полигон XVI, 03-04.05.1987 г., 25°04' ю.ш., 97°26' з.д., глубина 218-800 м) и западной (полигоны XIII-XIV, 29.04-01.05.1987 г., 24°58'-25°33' ю.ш., 88°31'-89°12' з.д., глубины 510-1500 м) частями подводного хребта Сала-и-Гомес. Креветки были пойманы в донные ловушки, что свидетельствует о придонном образе жизни этого вида. Объем исследованного материала — 13 желудков с пищей, из которых лишь два были полными.

Общая длина креветок (от конца рострума до конца тельсона) колебалась от 42 до 74 мм. Длина единственного самца 66 мм. Среди самок представлены примерно в равных соотношениях особи с гонадами на I-V стадиях зрелости.

В 10 желудках встречена рыба (частота встречаемости 77%). Она составила 100% объема пищевого комка в полных желудках. В одном из них остатки рыбы можно было идентифицировать как принадлежащие к семейству Gonostomiidae. На втором месте были фораминиферы (частота встречаемости 53,8%), затем гастроподы (23,1%) и остатки кальмаров (15,4%). По одному разу встречены остатки моллюска *Carinaria* sp. (хетеропода), эуфаузиид и кишечнополостных.

Находки в желудках фораминифер и гастропод подтверждают, что *B. investigator* is охотится в основном на рыбу у самого дна и может ловить свою добычу прямо на дне.

***Benthescymus iridescens* Bate 1881**

Benthescymus iridescens в Атлантическом океане встречается в Мексиканском заливе, у Багамских о-вов, в северо-восточной части Атлантики между Азорскими о-вами и Мадейрой, у о-ва Тристан-да-Кунья. В Индийском океане известен из его центральной части. Кроме того, найден в водах о-вов Фиджи, Соломоновых о-вов и в северо-западной части Тихого океана (Gore, 1985; Perez Farfante, Kensley, 1997). Считается придонным или даже донным (абиссобентическим — Gore, 1985) видом, обитающим на материковом склоне и верхней абиссали.

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции (17.09 и 22.09.1984 г., 42°39'-45°22' с.ш., 25°59'-28°46' з.д., глубины 850-1200 м). Орудие лова — пелагический трал.

Исследованы 4 экземпляра, неполовозрелые самки с общей длиной тела 63-91 мм.

В трех желудках обнаружены остатки рыбы. В единственном полном желудке она составляла 70% его объема. Длина рыбы примерно 20-25 мм. Остальную часть пищевого комка занимали остатки мизиды. В одном желудке были найдены несколько икринок и книдоцисты каких-то Cnidaria, в одном — фораминифера (не глобигерина). Это позволяет предположить, что данный вид мог охотиться у дна. Даже по таким скудным материалам можно предполагать, что *B. iridescens* — хищная креветка, возможно, нападающий хищник.

***Benthescymus bartletti* Smith 1882**

Широко распространенный вид. В Индо-Вестпацифике известен из Бенгальского залива, из вод Филиппин. Найден в северной части Тихого океана. *B. bartletti* встречается также у обоих побережий Атлантического океана. На западе от Новой Шотландия (45°53 с.ш.) до Мексиканского залива и Антильских о-вов (Roberts, Requegnat, 1970); на востоке от Азорских о-вов и Марокко до Конго на глубинах 600-1134 м (Zariquiey Alvarez, 1968; Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978).

Как и для других представителей семейства *Benthescymidae*, для этого вида характерно почти полное отсутствие роострума, очень тонкие покровы тела, видоизмененные 4-5-я пары переопод. Однако целый ряд авторов считает *B. bartletti* чуть ли не бентосным видом на том основании, что он не попадает в пелагические орудия лова (Roberts, Pequegnat, 1970; Crosnier, Forest, 1973). Вероятно, что *B. bartletti* обитает непосредственно над грунтом. По этой причине мы отнесли его к придонным креветкам.

В нашем распоряжении было содержимое желудка единственного экземпляра этого вида из района Либерии, с глубины 807-835 м. Оно состояло из остатков глубоководной мизиды. Кроме того, в желудке было несколько фораминифер. На основании этого мы предполагаем, что *B. bartletti* — хищник.

Сравнительная характеристика состава пищи у креветок семейства *Benthescymidae*

Креветки семейства сочетают некоторые признаки примитивности (в частности, достаточно просто устроенные по сравнению с другими пенеидными креветками совокупительные органы (исключение — наиболее специализированный в этом отношении род *Gennadas*)) с признаками хорошо выраженной специализации к пелагическому образу жизни. Это редукция роострума, утоньшение покровов и намечающаяся редукция ходильных ног, особенно у *Benthonectes filipes*. Рода *Gennadas*, *Benthonectes* и *Bentheogennema* пелагические (первые два мезо-, третий бати- и даже абиссопелагический, хотя не исключено, что тяготеющий к придонным слоям), а род *Benthescymus*, скорее, придонный, чем бентопелагический, так как его представители регулярно попадают в донных ловушках.

Питание представителей этого семейства, да и биологию нельзя считать достаточно изученными, чтобы делать сколько-нибудь уверенные выводы. Поэтому мы вынуждены ограничиться в основном констатацией некоторых фактов. Кроме описанных выше видов имеются данные о питании *G. scuttatus*, *G. bouvier*, *G. talismani* и *G. capensis*, а также *Bentheogennema intermedia* (Heffernan, Hopkins, 1981) Часть их приводилась нами выше в разделе, посвященном *G. valens*. Обращает на себя внимание сходство в составе пищи у всех видов рода *Gennadas*. Все они питаются широким спектром жертв. Диапазон их — от мелких тинтинид (меньше 0,5 мм) до копепод (1-2 мм) или щетинкочелюстных (примерно 10 мм) и зуфаузиид (22-44 мм). Вероятно, все бентесцимиды, как и *G. valens* (и, судя даже по единственному желудку, *G. brevirostris*), относятся к хищникам-макропланктофагам и планктофагам, питающимся преимущественно зуфаузидами, копеподами, рыбой и микропланктонными организмами. По отношению к крупным жертвам они, вероятно, как и *G. valens*, ведут себя как нападающие хищники, а к мелким и очень мелким — как хищники-собиратели.

Отмечается у них, как и у представителей рода *Farfantopenaeus*, обитающих в одном районе, расхождение по разным глубинам во избежание конкуренции из-за пищи. У мезопелагических креветок из рода *Gennadas*, совершающих суточные миграции почти от эпипелагиали до границ между бати- и мезопелагиалью, это выражается в том, что ядро населения каждого вида предпочитает свой собственный горизонт обитания, хотя амплитуда миграций отличается у этих видов несущественно (Heffernan, Hopkins, 1981).

Имеются данные по питанию трех видов из рода *Bentheogennema*: *B. intermedia* из Мексиканского залива (Heffernan, Hopkins, 1981), а также *B. burkenroadi* (Nishida et al, 1988) и *B. borealis* из Восточной Пацифики (Чиндонова, 1959 — под именем *G. borealis*; Nishida et al, 1988). Таксономически они очень близки к роду *Gennadas* (Crosnier, 1978). Экологически они тоже ближе к этому роду, чем к придонным *Benthescymus*, хотя и тяготеют к батипелагиали (Omori, 1974). Состав пищи *B. intermedia* в Мексиканском заливе тоже очень близок к таковому у пяти видов *Gennadas* из этого же региона (Heffernan, Нор-

kins, 1981). Отличия сводились к отсутствию эуфаузиид и большому количеству амфипод. Как и у *Gennadas*, в пищевых комках преобладала зеленовато-коричневая масса, содержащая остатки тинтиннид, крылоногих, радиолярий, остракод и различных представителей фитопланктона. У *B. burkenroadi* и *B. borealis* из Восточной Пацифики (Nishida et al, 1988) при таком же в общем наборе жертв по частоте встречаемости доминируют Cnidaria, макропланктонные ракообразные (десятиногие раки, мизиды или эуфаузииды). Интересно, что и те, и другие авторы не обнаруживают в желудках креветок остатков рыбы, не считая чешуек, тогда как, по нашим данным, рыба занимает достаточно важное место в диете исследованных нами представителей семейства.

Можно заключить, что креветки семейства Benthescymidae делятся на две крупные экологические группы. Первая (*Gennadas* spp., *Bentheogennema* spp.), освоившая мезо-, бати- и верхние горизонты абиссопелагиали, состоит из микро- и макропланктофагов, а также микронектонных хищников, сочетающих, в зависимости от типа жертв, способы охоты нападающего и пасущегося хищников. Вторая группа (*Benthscymus* spp.) состоит из придонных или бентопелагических креветок, которые, скорее, микронектонные хищники, способные охотиться у дна и на дне.

Семейство Sicyoniidae *Sicyonia galeata* Holthuis 1952

Sicyonia galeata — типичный зарывающийся вид. Об этом свидетельствует форма тела (почти треугольное в поперечнике), укороченные крепкие переоподы, маленькие плеоподы, очень короткий рострум. Это подтверждается и нашими наблюдениями за его поведением в аквариуме на борту судна. Креветка с легкостью зарывается даже в песчаный грунт.

5". *galeata* — эндемик тропической Западной Африки, встречается от Западной Сахары до Анголы (Холыхойс, 1951; Ribeiro, 1970, Perez Farfante, Kensley, 1997; Буруковский, 1982), обитает в верхней части шельфа на глубинах не более 50 м.

Материал был собран в рейсах СРТМ 1246 «Прогноз» в водах Гвинеи-Бисау (30.03.1977 г., координаты и глубина места отсутствуют) и РТМ «Белогорск» в водах Либерии (16.01.1981 г., 6°48'с.ш., 11°27'з.д., на глубине 26 м). Размеры креветок (длина тела) колебались от 18 до 62 мм, самцы — 25-49 мм. В нашем распоряжении было 60 желудков этого вида, среди которых оказалось лишь 10 полных.

Компоненты пищи в основном были представлены скелетными остатками. Только ракообразные присутствовали в желудках в виде кусочков панциря и конечностей. Это чрезвычайно затруднило идентификацию состава пищи (табл.34), Учет количества гастропод облегчался тем, что в желудках попадались их оперкулюмы (крышечки раковины). Форма оперкулюмов позволяла установить, что они принадлежали моллюскам из семейств Bursidae и Naticidae. Последние абсолютно преобладали по числу видов (один вид из Bursidae, 4-5 — из Naticidae), но количественно преобладали первые. Число оперкулюмов в пищевом комке варьировало от одного до 15. Их размеры были равны 0,5-0,9 мм, то есть креветка питалась ювенильными особями. Полихеты были представлены преимущественно обрывками эррантных форм. Их количество варьировало от одного до восьми экземпляров, судя по количеству челюстных пластинок этих животных. Измерить полихет не удалось, так как это были обрывки. Остракоды встречались как отдельными экземплярами, так и по несколько рачков (до 10 экземпляров), длина их 0,3-1,1 мм.

В желудках *S. galeata* по встречаемости (табл. 34) на первом месте стоят полихеты, брюхоногие и двустворчатые моллюски (соответственно 48,3; 46,7 и 45,0%), Чаще всего встречающиеся песчинки и вместе с ними иглы морских ежей (71,7 и 51,7% соответственно) мы не отнесли к пищевым объектам. На четвертом месте находятся амфиподы (28,3%). Их количество достигало иногда до 20 экземпляров.

Значение отдельных пищевых объектов в виртуальном пищевом комке оценить трудно из-за малого количества исследованных полных желудков. Это относится и к оценке уровня доминирования каких-либо жертв в пищевых комках. Можно лишь констатировать, что основные пищевые объекты *S. galeata* — бентосные животные. Среди второстепенных объектов питания также полностью преобладают бентосные организмы. Несколько раз полные желудки содержали остатки очень мелкого рачка (видимо, постличинку) из неполнохвостых раков (Calianassidae) — не просто бентосного, а довольно

Таблица 34

Состав пищи у креветки *Sicyonia galeata*
Food composition in shrimp *Sicyonia galeata*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в пищевом комке, %	Частота доминирования, %
Полихеты	48,3	8,0	—
Брюхоногие моллюски	46,7	16,0	—
Двустворчатые моллюски	45,0	5,0	—
Амфиподы	28,3	7,0	—
Детрит	21,7	2,0	—
Фораминиферы	20,0	—	—
Крабы	18,3	21,0	20,0
Рыба	18,3	—	—
Креветки	15,0	6,0	10,0
Офиуры	15,0	2,0	—
Копеподы	13,3	6,0	10,0
Калианассы	13,3	—	—
Щетинкочелюстные	10,0	—	—
Остракоды	10,0	—	—
Раки-отшельники	8,3	4,0	—
Нематоды	6,7	—	—
Гидроидные полипы	3,3	—	—
Растительные остатки	3,3	8,0	10,0
Пикногониды	1,7	—	—
Лопатоногие моллюски	1,7	—	—
Неопределенные остатки	8,3	5,0	—
Иглы морского ежа	51,7	1,0	—
Песчинки	71,7	9,0	—
Всего желудков	60	10	
Коэффициент Фроермана	3,55	Частота доминирования	50,0

глубоко зарывающегося норного ракообразного. К зарывающимся формам относятся и съеденные креветки из семейства Crangonidae (*Pontophilus bidens*) длиной примерно 5-7 мм, чьи остатки попадают в желудках. Следовательно, *S. galeata* — бентофаг, питающийся в основном мелкими полихетами и молодью моллюсков, а также других бентосных животных. По способу добывания пищи это, видимо, хищник-собиратель (об этом говорит величина Кф, равная 3,55) и отчасти пасущийся хищник. Последнее подтверждается довольно большим количеством однородных жертв в одном пищевом комке.

Сама креветка встречалась в питании донной рыбы *Dactylopterus volytans* (Dactylopteridae).

***Sycionia nasica* Burukovsky 1990**

Sycionia nasica известна пока лишь с подводных возвышенностей Сала-и-Гомес (юго-восточная часть Тихого океана), где она обитает на глубинах 200-500 м.

Материалы собраны в 18-м рейсе НИС «Профессор Штокман» 03-04.05.1987 г. (25°04' ю.ш., 97°26' в.д.), глубина 218-800 м. Нами было исследовано содержимое 12 желудков, которые принадлежали креветкам длиной 3,4-28 мм (самцы 3,7-23 мм).

В девяти из исследованных желудков были найдены полихеты, причем в трех полных их доля составляла от 20 до 100% (в двух желудках) объема пищевого комка. Кроме них в желудках встречены кости рыб, скелетные остатки иглокожих, щетинки щетинкочелюстных, фораминиферы, детрит и один раз копепода (харпактицида?).

Креветка, несомненно, бентофаг, предпочитающий полихет.

Семейство *Oplophoridae* *Systellaspis debilis* (A. Milne-Edwards 1881)

Креветка *Systellaspis debilis* относится к наиболее распространенным представителям пелагического семейства Oplophoridae. Она играет важную роль в трофических сетях пелагиали, будучи и промежуточным хозяином некоторых паразитов (Буруковский, Гаевская, 1983) и объектом питания придонной склоновой *Aphanopus carbo* (Figueira, 1957), шельфовой *Dentex macrophtalmus*, а также рыб материкового склона и подводных возвышенностей, среди которых *Beryx splendens* (Berycidae), *Coriphaenoides rupestris* (Macrouridae), *Hoplostethus atlanticus* (Trachichthyidae), *Centrophorus granulosus*, *Merluccius capensis* (Merlucciidae). Помимо этого данным видом питаются дельфин *Stenella plagiodon*, кальмары *Sthenoteuthis pteropus*, *Ommastrephes bartrami*, глубоководные креветки *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana*.

Мы несколько раз возвращались к описанию состава пищи и некоторых аспектов изменчивости питания этого вида (Буруковский, 1985, 1988; Буруковский, Гаевская, 1983).

S. debilis встречается от Южной Гренландии и Фарерских о-вов до Багамских о-вов и Мексиканского залива на западе и до Южной Африки (35°39' ю.ш.), на востоке Атлантики. В Индийском океане на юге достигает 21°30' ю.ш. Известна также из вод Малайского архипелага, Гавайских о-вов, на глубинах 50-4594 м (Bals, 1925; Chacef 1940, 1947; Barnard, 1950; Figueira, 1957; Hayashi, Miyake, 1969; Le Gall, L'Herroux, 1972; Crosnier, Forest, 1973; Abbes, Casanova, 1973).

Чейс (Chace, 1940) у Бермудских о-вов (в точке 32°12' с.ш., 64°36' з.д.) встречал этот вид на глубинах 180-2200 м в дневное время. Максимальная численность креветок наблюдалась на горизонте 910-1100 м, что позволяет считать *S. debilis* преимущественно батипелагическим видом.

В районе Северно-Атлантической субтропической конвергенции, где была собрана большая часть наших материалов (46-37° с.ш., 15-30° з.д.), *S. debilis* встречался на глубинах 85-1200 м (предельная доступная нам глубина), но в ночное время (20-24 ч) он составлял наибольшую часть улова (по биомассе) на горизонте 100-300 м, будучи субдоминантным на горизонтах 50-100 и 300-500 м. Анализ изменения состава уловов в течение суток на горизонте 500-700 м показал, что *S. debilis* начинает абсолютно преобладать здесь днем с 8 до 20 ч, тогда как наибольшее количество сытых креветок (с полными пищевыми желудками) встречаются как раз ночью — с 20 до 8 ч (рис. 13). Это свидетельствует о том, что *S. debilis* может совершать пищевые миграции в пределах мезопелагиали.

По данным Омори (Omori, 1974), в северо-западной части Тихого океана этот вид ночью также держится на глубинах 100-300 м, а днем — 500-700 м. На этом основании Омори считает его нижним мезопелагическим видом.

В Юго-Восточной Атлантике, в тропической зоне *S. debilis* встречается в уловах донных и пелагических тралов над верхней частью материкового склона, начиная с изобат 450-500 м, попадаясь как в толще воды (ночью — от горизонта 11-16 м), так и у дна.

Следовательно, это типичный интерзональный вид, приуроченность которого к определенным горизонтам эпи-, мезо- и батипелагиали в каждом районе, видимо, обусловлена какими-то конкретными причинами.

Материалы по питанию *S. debilis* были собраны в районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции в августе-сентябре 1984 г (1717 желудков, в том числе 1582 — с пищей, а 347 были полными), в районе Западной Сахары в октябре 1980 г. (144 желудка с пищей, из которых 24 были полными); в Юго-Восточной Атлантике в октябре 1983 г. (269 желудков, из которых 51 были полными).

Состав пищи. Питание этого вида ранее исследовалось неоднократно, но недостаточно, каждый раз на небольшом материале. Чейс (Chase, 1940) в районе Бермудских о-вов отмечал наличие в желудках этого вида фораминифер, копепоид, десятиногих раков и рыб. Фокстон и Рое (Foxton Roe, 1974), исследовавшие состав пищи 20 экз. *S. debilis*, собранных в ночное время к юго-востоку от Азорских о-вов, указывают, что в питании доминируют фрагменты щетинкочелюстных, эуфаузиид, рыб. Остатки остракод и копепоид,

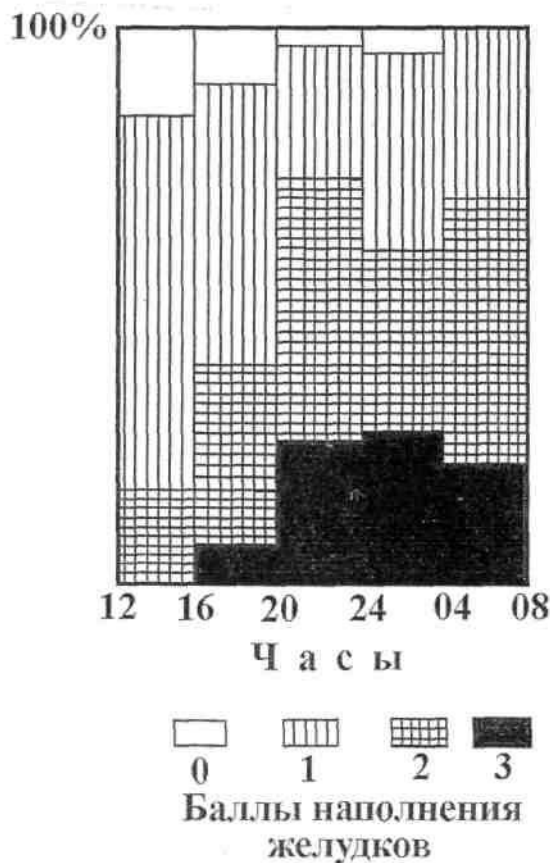


Рис. 13. Суточная ритмика питания креветки *Systettaspis debilis* в районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции

Fig. 13. Diurnal variability of feeding rhythm in shrimps *Systettaspis debilis* in the area of the North-Atlantic subtropical convergence

**Состав пищи у креветки *Systellaspis debilis*
из района Северо-Атлантической субтропической конвергенции
Food composition in shrimp *Systellaspis debilis*
in the area of the North-Atlantic subtropical convergence**

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Эуфаузииды	65,2	44,4	49,0
Рыба	54,4	19,7	10,8
Копеподы	33,2	7,8	5,7
Щетинкочелюстные	29,8	1,0	0,5
Крылоногие моллюски	17,1	1,1	1,1
Книдарии (сифонофоры?)	16,9	9,2	6,0
Амфиподы	10,6	8,8	9,2
Кальмары	5,8	3,9	1,3
Яйца	2,9	0,9	—
Изоподы (Vopiridae)	1,8	0,1	—
Остракоды	1,2	0,3	0,3
Креветки	1,2	2,1	1,1
Мизиды	0,9	0,2	—
Радиолярии	1,6	→	—
Фораминиферы	1,0	—	—
Тинтиноидеа	0,4	—	—
Полихеты	0,2	+	0,3
Личинки декапод	0,1	—	—
Изоподы	+	—	—
Эмбриональные раковины гастропод	+	—	—
Неопределенные остатки	0,9	0,5	—
Всего желудков	1582	347	
Коэффициент Фроермана	2,45	Частота доминирования	85,6

найденные там же, они считают попавшими из желудков жертв *S. debilis* ("вторичная" пища или "загрязнение диеты").

Обработка большого количества желудков, которую мы произвели, показала, что форма остатков, находимых там, позволяет реконструировать характер питания вида.

Рыба в желудках креветки представлена лучами плавников, кусками мышц и других мягких тканей, чешуей, хрусталиками глаз. Ее остатки довольно редко занимают весь объем пищевого комка. Из-за их фрагментарности далеко не всегда удается определить ее таксономическую принадлежность. Однако по чешуе и челюстным костям можно было судить, что съеденная рыба относится к семействам Mucrophidae, Gonostomiidae и Macrouridae (один случай). Среди Mucrophidae по отолиту определен *Ceratoscopelus maderensis*, а однажды в желудке среди других отолитов, принадлежащих 4 видам рыб, был найден отолит *Merluccius polli* (размеры прочих отолитов 0,35-0,65 мм, а отолита *M. polli*

1,5 мм). Диаметр хрусталиков глаз рыб из желудков *S. debilis* — 0,1-1,4 мм. Несомненно, что креветка, нападая на молодь или мелкие виды батипелагических и придонных рыб, далеко не всегда может одолеть целую особь, довольствуется оборванными кусочками плавников (видимо, у экземпляров с более крупными размерами). Возможно, мы имели дело и с результатами «тралового питания», но находки полупереваренных остатков рыбы прева-лировали.

Креветки в желудках *S. debilis* представлены кусками мягких тканей, а также обрывками плеопод, антенн и других придатков. Жертвами служат представители семейства Sergestidae (молодь и взрослые, судя по находимым в желудке полностью сформированным петазмам) и самого *S. debilis*.

Сравнение остатков *S. debilis* из желудков с аналогичными частями тела анализируемых креветок позволяет утверждать, что они принадлежат взрослым особям. Остатки сергестид попадают значительно чаще и в значительно больших количествах. Обычно в желудках встречаются отдельные обрывки головогрудных придатков 5*. *debilis* и никогда не попадают мягкие ткани. Вероятно, жертвами креветки становятся или линялые особи, или креветки нападают друг на друга уже в трале. Чейс (1940) отмечал случаи нападения *S. debilis* в аквариуме на мертвых особей своего вида.

Кальмары в желудках *S. debilis* представлены обрывками щупалец длиной 3-20 мм, чаще всего 5-6 мм, а также роговыми чехлами от присосок и клювов. Они принадлежали обычно эноплотевтидным кальмарам *Abralia* (у берегов Африки) и *Abraliopsis hoylei pfefferi*, один раз — молоди кальмаров *Ctenopteryx siculus* и *Histioteuthis sp.* Попадались также руки пелагического осьминога и целый малёк кальмара с длиной тела 4-5 мм (10% от длины съевшей его креветки).

Регулярные находки клювов кальмаров в желудках *S. debilis* говорят о том, что она не только обрывает придатки, но может овладевать и целой особью. Судя по размерам клювов (0,5-2 мм), это молодь на ранних этапах онтогенеза.

Среди зуфаузиид, съеденных креветкой, преобладает *Meganicth-phanes norvegica*, реже встречается *Nematoscelis megalops*. Размеры зуфаузиид 20-25 мм, что составляет 40-50% длины тела хищника.

Веслоногие раки, как правило, очень быстро разрушаются в желудке, что затрудняет их идентификацию. Удалось определить лишь *Calanus gracilis*, *C. clausi*, *Oncaea sp.* (однажды *O. conifera*), *Candacia sp.*, *Scafoalanus sp.*, *Pareuchaeta sp.* Но наиболее массовые представители копепод в пище *S. debilis* — *Pleuromamma spp.* Каждая пятая из встреченных копепод относилась к этому роду.

Размеры рачков составляли 0,5-4 мм. Чаще всего (особенно у взрослых креветок) в желудке попадались 1-3, реже от 3-4 до 15 экземпляров. Однажды у креветки с размерами тела 44 мм в желудке было найдено не менее 50 копепод.

Брюхоногие моллюски обычно были представлены крышечками (0,6-0,9 мм). Двустворчатые моллюски встречались несколько реже, но всегда целиком. Это эмбриональные раковины размерами 1,1-1,2 мм.

От щетинкочелюстных остаются в желудках, как правило, лишь челюстные щетинки. Очень редко попадают полупереваренные особи размерами 10-20 мм (20-35% длины тела хищника). Сопоставляя ротовые щетинки этих особей с максимальными, найденными в желудках (1,6 мм), можно предположить, что соотношение размеров щетинкочелюстных и 5* *debilis* может достигать 40%. Как правило, в желудке присутствуют остатки одного, но встречались и до трех экземпляров.

Довольно богато представлены в пище *S. debilis* крылоногие моллюски. Наиболее обычна *Carinaria sp.* хорошо определяемая по радулярным зубам. Кроме нее встречаются *Cuvieria sp.*, *Lymacina sp.* (до 4-5 экземпляров), *Cavolinia sp.*

Остракоды, попадающие в желудках, относятся к роду *Conchaecia* (*C. borealis* ?). Они имеют размеры 0,35-2,5 мм, как правило, 1-1,5 мм. Встречаются обычно поодиночке, но однажды попало 7 экз.

Труднее всего определить квидарий. Обычно в желудках попадают квидоцисты, реже — целые клубки шупалец, усаженных квидоцистами, принадлежность которых установить невозможно. Но наличие в желудках остатков кроющихся пластинок сифонофор позволяет предположить, что именно они служат преобладающим объектом питания *S. debilis* среди квидарий.

Из других объектов питания необходимо отметить находку в одном желудке целой кладки брюхоногого моллюска. Яйца имели форму пилули диаметром 1 мм и толщиной 0,5 мм. Они образовали цепочки-столбики длиной до 20 мм. Количество яиц достигало 150 экз. Кроме того, в одном желудке было обнаружено около 30 яиц ракообразных размерами 1,5x0,4 мм.

Можно заключить, что *S. debilis* — хищник, охотящийся на мелких рыб, креветок, эуфаузиид, щетинкочелюстных, кальмаров или их молодь, имеющую размеры (если экстраполировать по размерам отдельных частей их тела, находимых в желудках) не более 20-30 мм. Часто они не могут съесть свою добычу целиком. Возможно, имеет место групповое нападение на относительно крупных жертв. Это характеризует ее как нападающего хищника. Присущи для *S. debilis* и некоторые черты хищника-собирателя и пасущегося хищника. Это подтверждается относительно большим для нападающего хищника коэффициентом Фроермана (2,45-2,85), но эти способы охоты используются *S. debilis* время от времени, в зависимости от доступности того или иного вида жертв.

Состав пищи у *S. debilis* очень сильно варьирует от района к району. Поэтому мы будем его описывать отдельно для района Северо-Атлантической субтропической конвергенции и вод Западной Африки.

В желудках креветок, обитающих в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции (табл. 35), чаще всего встречаются эуфаузииды (65,2%), которые составляют в среднем почти половину объема пищевого комка (44,4%). Это, несомненно, главный объект питания *S. debilis* в данном районе. Рыба, которая обнаружена в каждом втором желудке (54,4%), составляет лишь 19,7% объема пищевого комка.

Второстепенными пищевыми объектами служат тоже копеподы (частота встречаемости 33,2% и значение в объеме пищевого комка 7,8%), квидарий (соответственно 16,9 и 9,2%), амфиподы (соответственно 10,6 и 8,8%) и кальмары (соответственно 5,8 и 3,9%). Сюда же относятся и щетинкочелюстные, частота встречаемости которых составляет 29,8%, а роль в пище, вероятно, занижена из-за быстрой разрушаемости.

Все остальные объекты питания (в том числе и креветок) можно считать случайными.

Молодь питается преимущественно копеподами, которые составляют почти 90% объема пищевого комка (рис. 14), и рыбой. Им сопутствуют эуфаузииды и щетинкочелюстные (по частоте встречаемости), но роль их в питании невелика.

С увеличением длины тела роль копепод падает, и они все реже встречаются в желудках креветок. Рыба же, напротив, встречается чаще, хотя в объеме пищевого комка ее значение уменьшается. Следовательно, поведение взрослых *S. debilis* начинает меняться: они не съедают рыбу целиком, а нападают, обрывая части придатков их тела (лучи плавников).

По достижении *S. debilis* примерно 40 мм они переходят преимущественно на питание эуфаузидами. Лишь у наиболее крупных особей в питании несущественное значение имеют креветки.

Однако эуфаузииды доминируют в пище *S. debilis* не везде. Они преобладают в восточной части исследованного района, где в некоторых пробах составляют 97-100% пище-

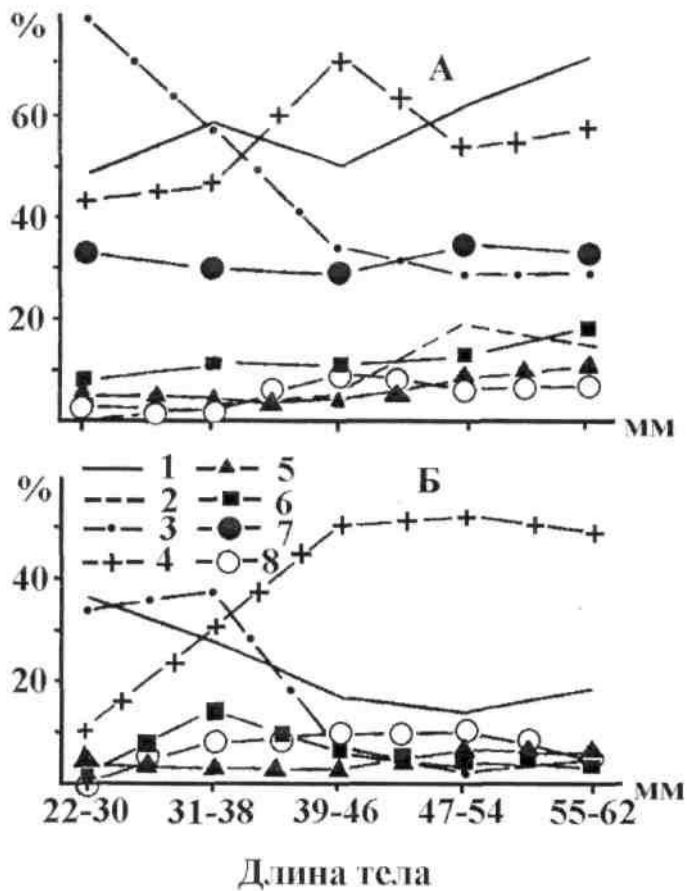


Рис. 14. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Systellaspis debilis* в районе Геверо-Атлантической субтропической конвергенции: А - частота встречаемости в желудке; Б - доля в объеме виртуального пищевого комка; 1 — рыба; 2 — креветка; 3 — копепода; 4 — эуфаузида; 5 — кальмар; 6 — кишечнополостные; 7 — щетинкочелюстные; 8 — амфипода

Fig. 14. Ontogenetic variability of food spectrum in shrimp *Systellaspis debilis* in the area of the North-Atlantic subtropical convergence. А - frequency of occurrence; Б - share in the volume of virtual food lump; 1 — teleost fishes; 2 - shrimps; 3 - copepods; 4 - euphausiids; 5 - squids; 6 - cnidarians; 7 - chaetognaths; 8 - amphipods

вого комка. К западу от 20° з.д. их роль в питании резко падает, уступая рыбе или книдариям.

Первое, что бросается в глаза при исследовании креветок из западноафриканских вод, — это наличие в желудках характерных обломков карбонатного состава. Это позволяет предположить, что *S. debilis* в данном районе мог охотиться около дна и со дна захватывать добычу. Материалы были отчасти собраны донными тралами и, вероятно, некоторая доля креветок была действительно выловлена около дна.

По частоте встречаемости в желудках у *S. debilis*, обитающей у берегов Западной Африки (табл. 36), преобладает рыба (70,3%), затем следуют копеподы (44,2%) и креветки (39,2%), а также остатки щетинкочелюстных (32,3%) и эуфаузиид (28,3%). Все остальные гидробионты, встреченные в желудках *S. debilis*, уступают перечисленным выше объектам питания.

По значению в объеме пищевого комка первое место занимают рыба и креветки, играющие почти одинаковую роль (29,4 и 20,7% соответственно). На третьем месте оказывается кальмар (13,6%), который значительно уступает прочим указанным выше жертвам по частоте встречаемости в желудках.

Если рыба и креветки, без всякого сомнения, могут быть отнесены к главным объектам питания *S. debilis*, то роль других (кальмары, эуфаузииды, копеподы и пр.) требует специального обсуждения. Наши материалы собраны в двух разных районах, разделены несколькими годами, хотя по сезону и совпадают (октябрь). В каждом из конкретных районов спектры питания *S. debilis* своеобразны, хотя и не проявляют в своих вариациях никаких закономерностей от места к месту. Однако при анализе изменения состава пищи с глубиной поимки креветок (рис. 15) обнаруживается, что рыба абсолютно преобладает в пище на малых глубинах, а дополнительными и по частоте встречаемости, и по значению в объеме пищевого комка являются копеподы и кальмары. С глубиной их роль и частота встречаемости падает и на первое место выходит креветка.

Таблица 36 Состав
пищи у креветки *S. debilis* из западноафриканских вод Food
composition in shrimp *S. debilis* in the Western Africa waters

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %
1	2	3
Рыба	70,3	29,4
Копеподы	44,2	6,0
Креветки	39,2	20,7
Щетинкочелюстные	32,3	4,0
Эуфаузииды	28,3	4,6
Фораминиферы	17,8	1,6
Книдарии (сифонофоры)	14,0	6,2
Кальмары	10,3	13,6
Моллюски:	5,7	—
брюхоногие		
двустворчатые	4,6	0,1
крылоногие	3,6	1,6
Яйца	4,6	0,9
Детрит	1,9	0,1
Амфиподы	1,9	3,3

1	2	3
Радиолярии	1,3	—
Личинка губки	1,0	—
Мизиды	0,8	2,5
Остракоды	0,3	—
Гидроидный полип	0,3	—
Кладки гастропод	0,3	0,9
Неопределенные остатки	5,9	4,3
Игла морского ежа	0,5	—
Обломки карбонатного происхождения	11,1	0,2
Песок	4,6	—
Всего желудков	413	75
Коэффициент Фроермана	2,86	

Сравнение размерного состава *S. debilis* в этих пробах показывает возрастание доли крупных особей с увеличением глубины (рис. 16) и, следовательно, возможность влияния на изменение спектра питания от пробы к пробе онтогенетической изменчивости питания.

Действительно (рис. 17) у самых мелких креветок, относящихся к неполовозрелой части населения вида, в желудках преобладают по частоте встречаемости копеподы и щетинкочелюстные. Первые полностью доминируют и в объеме пищевого комка. Этого нельзя сказать о щетинкочелюстных, но они известны лишь по находкам их челюстных щетинок, и поэтому достаточно показательна в данном случае частота встречаемости. Именно эти два объекта — главные, рыба и зуфаузида — дополнительные, а остальные — случайные объекты питания у неполовозрелых креветок.

У среднеразмерной группы в питании начинает полностью доминировать рыба. Зуфаузииды, сагитты и копеподы — дополнительные объекты, к ним присоединяется кальмар. Спектр питания обогащается, а размеры жертв увеличиваются. Так, например, у ракообразных на смену копеподам, максимальные размеры которых не превышали 3-3,5 мм, приходят зуфаузииды размерами 10-15 мм. Забегая вперед, можно отметить, что в дальнейшем зуфаузииды будут заменены креветками, имеющими большие размеры, чем их предшественники. Именно креветки выходят на первое место в объеме пищевого комка у крупных особей *S. debilis*, хотя по частоте встречаемости продолжает доминировать рыба.

Необходимо отметить, что западноафриканские зуфаузииды мельче, чем *Meganystiphanes norvegica*, служившая основным объектом питания *S. debilis* в предыдущем районе, и они значительно уступают этому виду по массовости (Ломакина, 1978; Трусова, 2002). Поэтому кажется вполне закономерным, что в западноафриканских водах на смену *M. norvegica* пришли такие пелагические креветки, как представители семейства Sergestidae, и морфологически, и экологически близкие зуфаузидам.

Картину дополняет онтогенетическая изменчивость интегральных характеристик питания креветки (частота доминирования, количество доминирующих в полных желудках видов и коэффициент Фроермана (рис. 18)).

Амплитуды колебаний частоты доминирования и числа доминант в онтогенезе очень заметны. Первая варьирует от примерно 65 до 95%, а второе — от одной до девяти доминант. Их изменения на всем протяжении изученного нами отрезка онтогенеза почти

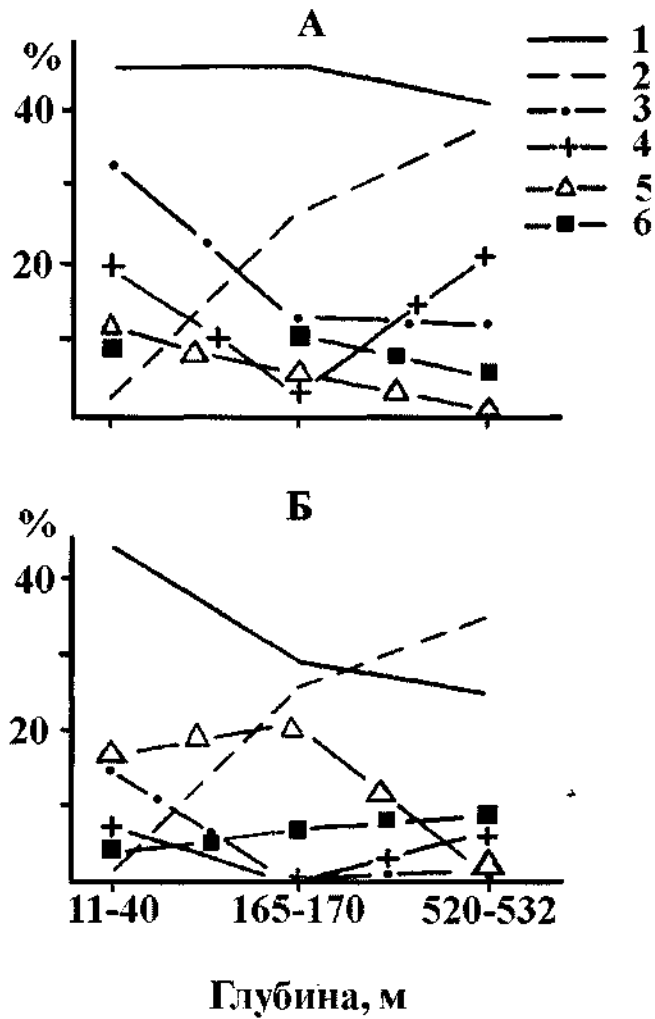


Рис. 15. Изменение состава пищи креветки *Systellaspis debilis* с глубиной в западноафриканских водах (обозначения как на рис. 13): А - частота встречаемости в желудке; Б - доля в объеме виртуального пищевого комка

Fig. 15. Food composition variability with depth in shrimp *Systellaspis debilis* in the West Africa coast (symbols are same as in fig. 13)* А - frequency of occurrence; Б - share in the volume of virtual food lump

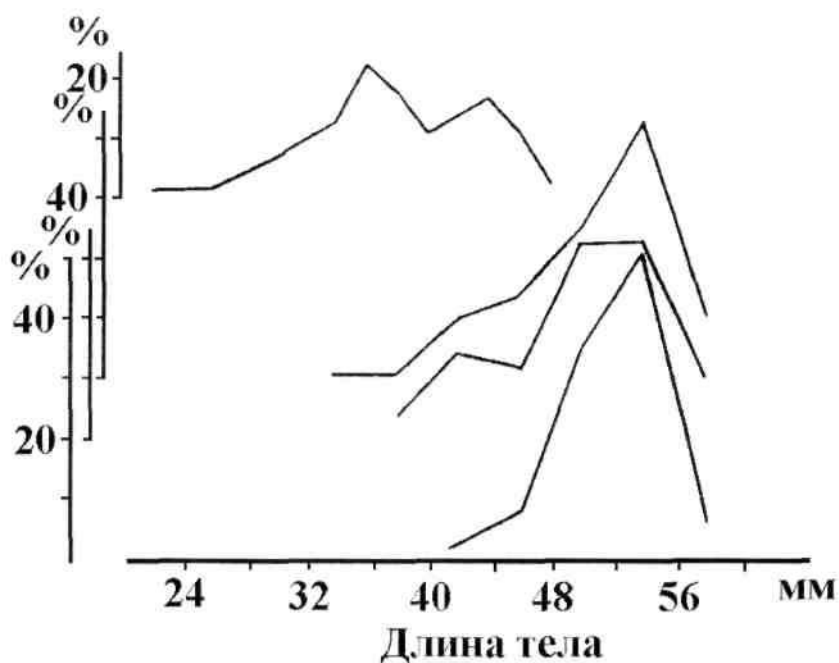


Рис. 16. Размерный состав креветки *Systellaspis debilis* в западно-африканских водах на разных глубинах (сверху вниз, соответственно, горизонты, м: 11-16, 165-170, 365, 520-528)

Fig. 16. Size composition of shrimp *Systellaspis debilis* in the different depths of the West Africa coast (from top to down depths of 11-16, 165-170, 365, 520-528 m accordingly)

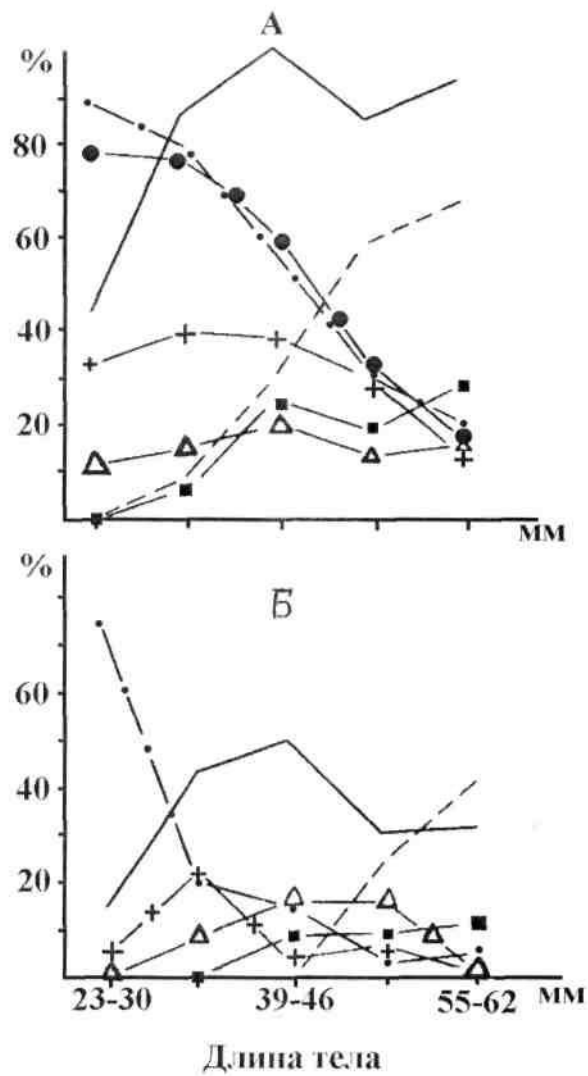


Рис. 17. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Systellaspis debilis* в западноафриканских водах (обозначения, как на рис. 13): А - доля в объеме виртуального пищевого комка; Б - частота встречаемости в желудке

Fig. 17. Ontogenetic variability of food spectrum in shrimp *Systellaspis debilis* in the West Africa coast (symbols are same as in fig. 13) А - share in the volume of virtual food lump; Б - frequency of occurrence

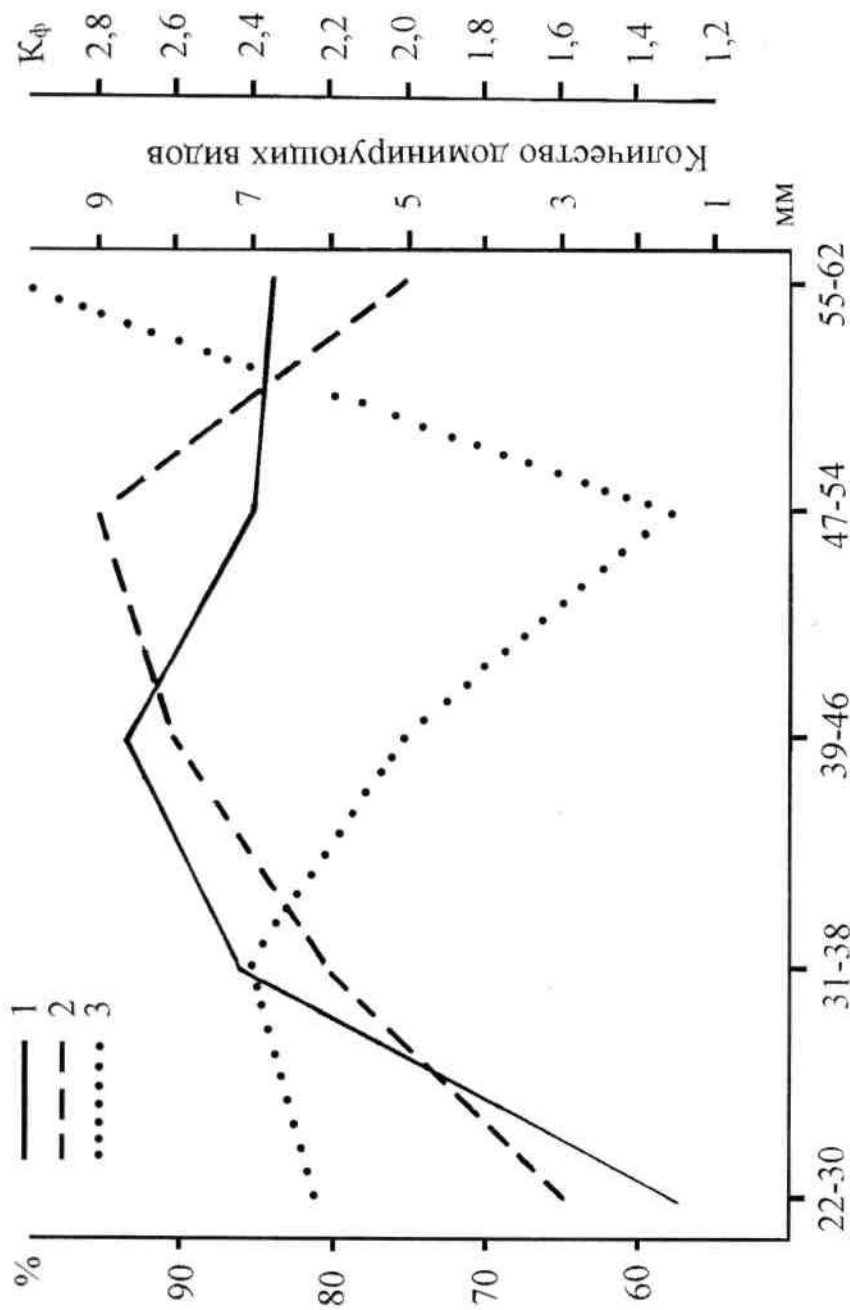


Рис. 18. Интегральные характеристики питания *Systellaspis debilis* и их онтогенетическая изменчивость: 1 — частота доминирования; 2 — число доминирующих объектов питания в полных желудках; 3 — коэффициент Фроермана

Fig. 18. Integral characteristics of *Systellaspis debilis* feeding and their ontogenetic variability: 1 - frequency of occurrence; 2 - number of dominant food groups in the full stomachs; 3 - Froer's index

параллельны (рис. 18, 1 и 2). У ювенильных особей они минимальны: одна доминанта (копеподы) и примерно 65% частота доминирования (примерно в каждом 2-м полном желудке более 60% его объема занимают копеподы). К длине тела 39-46 мм количество доминант возрастает в 9 раз, а частота доминирования — почти в 2 раза. Коэффициент Фроермана тоже подвержен резким колебаниям — от примерно полутора до трех. Только у молоди вектор его изменения совпадает с таковым у предыдущих параметров, затем он меняется в противофазе: при возрастании частоты доминирования и количества доминант Кф резко уменьшается, а при уменьшении — резко возрастает.

Эти изменения можно интерпретировать следующим образом. У молоди среди доминант присутствуют лишь копеподы, по отношению к которым креветка ведет себя как пасущийся хищник (величины Кф около 2 — следствие этого). Затем доступность других жертв, в первую очередь эуфаузиид, быстро возрастает, креветка переходит к образу жизни нападающего хищника, что опять-таки сопровождается резким падением Кф почти до единицы. И, наконец, некоторое уменьшение частоты доминирования и количества доминант в два раза сопровождается резким увеличением коэффициента Фроермана до величины, характерной для хищников-собираателей.

Итак, можно заключить, что в обоих исследованных районах *S. debilis* — в общем, нападающий хищник, в пище которого могут доминировать молодь и мелкие виды рыб, эуфаузииды и пелагические креветки. Об этом говорит и то, что в ее пищевом комке частота доминирования становится менее 60%, а количество доминирующих объектов падает до трех лишь у самой мелкой молоди, и причина этого, вероятно, недостаток материала. У креветок модальной группировки (47-54 мм) коэффициент Фроермана падает до 1,32, что характерно для нападающих хищников, а частота доминирования, напротив, превышает 80%. На разных этапах онтогенеза в ее пище, как правило, доминирует небольшой круг жертв. С увеличением размеров происходит не столько смена одних объектов питания другими, сколько изменение их роли и увеличение размеров. В течение половозрелой фазы существенную часть питания креветки составляет молодь рыб. Это позволяет отнести *S. debilis* к видам-регуляторам численности рыб пелагиали, особенно в тех районах, где ей относительно мало доступны другие массовые объекты питания (например, эуфаузииды).

Можно полностью отвергнуть мнение Фокстона и Рое (1974) о том, что копеподы для *S. debilis* служат лишь "вторичными" жертвами, "засоряющими диету". Возможно, это имеет место у самых крупных креветок, но в целом можно констатировать, что веслоногие раки — важный объект питания на ранних этапах онтогенеза.

И, наконец, интересной особенностью питания *S. debilis* оказывается то, что, хотя с возрастом ей становятся доступными все более и более крупные жертвы, она продолжает нападать и на мелких, которые были доступны собственной молоди.

***Systellaspis pellucida* (Filhol 1885)**

Systellaspis pellucida морфологически близок к предыдущему виду. Широко распространен, но менее обычен, чем *S. debilis*. Обитает в тропических и субтропических водах Северного полушария и в Атлантическом, и в Индийском, и в западной части Тихого океанов. Диапазон глубин обитания этого вида 291-3292 м, в основном 300-600 м. Чейс (1947) у Багамских о-вов встречал его на глубинах 122-735 м. Кальман (Caiman, 1939) у Занзибара находил его на глубинах 421-457 м, а в водах Вост-Индии (Карибское море) — 289 м. У Марокко он попадался нам на глубинах 500-900, в основном 500-700, а в районе Либерии — 295-300 м. Вероятно, это мезопелагический вид. Кронье и Форест (Crosnier, Forest, 1973) вообще считают *S. pellucida* бентосной креветкой.

Наш материал был собран в двух рейсах НИС «Белогорск»: в водах Марокко (в мае 1978 г., координаты не сохранились, глубины см. выше) и Либерии (20.01.1981, 05°35' с.ш., 10°19'5 з.д., глубины 295-307 м).

Питание вида ранее не изучалось. В нашем распоряжении имелось всего 13 желудков, из них один полный. Размеры креветок (ОД) 52-68 мм (самцы 52-61 мм). Самки в преднерестовом состоянии или с развивающимися гонадами и яйцами на плеоподах.

Судя по форме остатков, очень похожих на те, что описаны у предыдущего вида, *S. pellucida* — хищник, в питании которого преобладают остатки рыб (кости, хрусталики глаз, чешуя), куски мышц, обрывки щупалец длиной до 15-20 мм кальмара из семейства *Opuchoteuthidae*, крышечки гастропод и целые раковины высотой 2,5 мм, щетинки сагитт, обрывки кишечнополостных с книдоцистами. Попадаются обломки копепод. Наряду с этими фрагментами, которые могут быть квалифицированы как остатки пелагических животных, в желудках были найдены песчинки, спиккулы губок. Это указывает на связь креветок с дном.

Следовательно, *S. Pellucida*, также как и *S. debilis*, — батипелагический хищник, который может охотиться непосредственно рядом с дном.

***Acanthephyra purpurea* A. Milne-Edwards 1881**

Acanthephyra purpurea — североатлантический вид, довольно обычный в пелагиали Северной Атлантики. Обитает в бореальной и субтропической зоне, а также обнаружен в северной части тропической зоны (Chase, 1940; Crosnier, Forest, 1973; Foxton, 1970; Буруковский, 1998). Наши материалы собраны в центральной части его ареала и позволяют охарактеризовать питание этого вида в водах Северо-Атлантической субтропической конвергенции.

У северных границ ареала (район скалы Роккол и банки Поркьюпайн — 58-50° с.ш.) *A. purpurea* относится к нечасто встречающимся видам (Hargreaves, 1984); она многочисленна на траверзе мыса Финистерре — примерно 44 с.ш. (Le Gall, L'Herroux, 1972). В районе 46-37° с.ш. и 15-30° з.д. в диапазоне доступной нам части ее батиметрического распределения *A. purpurea* встречалась почти в каждом тралении (частота встречаемости 86,2%), составляя по численности 22,5%, а по биомассе 33,6% от всех выловленных здесь креветок. К югу от 43° с.ш. частота встречаемости достигает 100%, а к северу она несколько меньше (90,9%).

Батиметрическое распределение. Чейс (Chase, 1940) в районе Бермудских о-вов (32° 12' с.ш., 64° 66' з.д.), то есть значительно юго-западнее нашего места работы, в дневное время обнаружил креветок на глубинах 530-1830 м. Молодь тяготела к меньшим глубинам, чем взрослые.

Фокстон (Foxton, 1970), исследовавший батиметрическое распределение глубоководных креветок вдоль меридиана 20° з.д., показал, что *A. purpurea* встречается здесь днем на глубинах от 600 до 1500 м. Наибольшие уловы в это время приурочены к слоям 600-900 м. Ночью верхняя граница повышенной биомассы креветок смещается на меньшие глубины (100-1000 м). Самые плотные скопления оказываются в диапазоне 300-500 м. Глубже всего креветка опускается днем на широте 40° с.ш., хотя, напротив, наибольшие уловы здесь приурочены к меньшим глубинам, чем в других районах. Есть аналогичные не принципиальные особенности батиметрического распределения креветки и на других широтах. Возможно, они связаны с какими-то конкретными особенностями среды обитания в каждом данном месте.

Доманский (Domanski, 1986) исследовал батиметрическое распределение нашего вида к юго-западу от Азорских о-вов в зоне южной возвратной ветви Гольфстрима (30-35° с.ш., 29° 50'-33° 30' з.д.). В дневное время креветка держалась на глубинах 700-1500 м, создавая наибольшую численность на глубинах 800-1000 м. Ночью она распределялась между 100-1000 м, а центр обилия приходился на 300-700 м.

Наши материалы были собраны в основном в ночное время на глубине не более 1200 м. Они позволяют утверждать, что в период с 20 до 4 ч утра *A. purpurea* в наиболь-

ших количествах встречалась на глубинах 500-700 м, составляя здесь до половины улова всех креветок. В предполуденное время она исчезает из уловов, опускаясь глубже 700 м.

Можно заключить, что *A. purpurea* — интерзональный вид, ночью поднимающийся в мезопелагиаль, а днем держащийся в верхних слоях батипелагиали (Буруковский, 1998).

Изменения размерного состава с глубиной выражены слабо. Видимо, практически все население креветок независимо от стадии онтогенеза совершает суточные миграции примерно в одном темпе (Буруковский, 1998).

Биологическая характеристика креветок (по Буруковский, 1998). Размеры креветок, обитающих в водах Северо-Атлантической субтропической конвергенции, колеблются от 19 до 87 мм. Ювенильные особи (лишены визуально определяемых признаков пола) имеют размеры 19-57 мм, самцы — 35-87 мм. Модальные размеры ювенильных особей равны 42 мм. И самцы, и самки представлены двумя модальными группировками. У самцов это 52 и 77 мм, а у самок — 58 и 72 мм. Следовательно, в целом для *A. purpurea* характерны три размерных группировки: одна — ювенильных и две взрослых креветок. Каждая из них, видимо, соответствует определенному возрастному классу. Вероятно, креветки живут около трех лет.

Материал по питанию собран в рейсе НИС "Профессор Седлецкий" в районе, ограниченном координатами 46-37° с.ш., 15-30° з.д., в августе-сентябре 1984 г. (103 лова разноглубинным тралом, в 25 из которых были встречены 1282 экземпляра *A. purpurea*).

У 1282 экземпляров исследовано содержимое желудков. В 968 из них обнаружена пища, а 314 желудков были полными.

Ранее питание этого вида было исследовано неудовлетворительно. Описан лишь состав пищи у 30 экземпляров *A. purpurea* (Foxton, Roe, 1974). В желудках этих креветок были обнаружены остатки рыбы, эуфаузиид, щетинкочелюстных, десятиногих раков, 5 видов копепод (*Pleuromamma* sp., *Candacia* sp., *Oncaea* sp., *Euchaeta acuta*).

В период наших наблюдений креветка активнее всего питалась в ночное время (с 20 до 8 ч — рис. 19, А). Судя по форме пищевых остатков, которые мы находили в желудках (крупные куски рыбы, эуфаузиид, креветок и других животных), *A. purpurea* — хищник. Нередко это фрагменты животных съеденных целиком или почти целиком.

Рыба, как правило, относится к семейству *Myctophyidae* (по отолиту удалось определить лишь *Ceratoscopelus maderensis*). Судя по хрусталикам глаз (диаметром от 0,1 до 0,75 мм), размеры жертв не превышают 20-30 мм, то есть это мальки или молодь. Их длина составляет не более 35% от длины тела креветки. Как правило, попадаются остатки одной особи, но однажды у креветки с длиной тела 58 мм в желудке были найдены отолиты (длиной 0,1-0,3 мм) и хрусталики (диаметром 0,1-0,2 мм) не менее чем 40 экземпляров рыб. Это говорит о том, что *A. purpurea* может вести себя как пасущийся хищник (Буруковский, 1985) и, возможно, оказывает весьма существенное влияние на численность молоди миктофид.

Фрагменты, из которых сформирован, как правило, пищевой комок, представляют собой не только медленнее усваиваемые или неусваиваемые остатки (части скелета рыб или мандибулы эуфаузиид, явно оставшиеся от предыдущего акта питания), но и свежие съеденные части тела: лучи плавников с сохранившимся эпителием — от рыб; конечности, жабры — эуфаузиид. Последние представлены, прежде всего, *Meganictyphanes norvegica*, который в некоторых пробах составлял 53-3% от объема пищевого комка у креветок. Реже встречались *Nematosceles megalops*, *Thysanopoda* sp. и однажды *Euphausia khroni*. В желудке обычно попадались остатки одного рачка.

Сказанное об эуфаузиидах можно отнести и к креветкам, которые представлены в желудках *A. purpurea* остатками *Gennadas* sp. (*G. valens?*), *Stylopandalus richardi*, креветками семейства *Sergestidae* и *Oplophoridae* (среди последних однажды и *A. purpurea*).

Из 18 случаев находок кальмаров, в том числе, когда они составляли 80-90% объема пищевого комка, всегда это были обрывки щупалец или рук. Чаще всего они принадле-

жали кальмарам из семейства Euploteuthidae (а из них, как правило, *Abraliopsis hoylei pfefferi*). По одному разу попались представители Chiroteuthidae и Histiototeuthidae. Судя по размерам, это молодь длиной не более 20-30 мм. Видимо, креветка не в силах овладеть целиком или догнать даже такого мелкого кальмара, что и заставляет ограничиваться его конечностями.

Щетинкочелюстные, как и в желудках у большинства других исследованных нами видов креветок, представлены челюстными щетинками. Их размеры варьируют от 0,25 до 1,75 мм даже у одноразмерных креветок (в пересчете на длину тела жертвы это 7 до 70 мм — наши данные).

Обнаружены, по крайней мере, 4 вида пелагических моллюсков, из которых чаще всего встречается *Carinaria* sp. (мягкие ткани, радулярные зубы). Попадают также *Cuvieria* sp. и *Limacina* sp.

Часть жертв (фораминиферы, радиолярии, тинтиноидеи, самые мелкие щетинкочелюстные), вероятно, попали в желудки креветок вместе со съевшими их животными. Это особенно выражено у крупных особей *A. purpurea*. Следовательно, их можно отнести к так называемым транзитным пищевым организмам (Нигматуллин, Топорова, 1982).

Копеподы, обычно занимающие ничтожную часть объема пищевого комка (особенно у крупных креветок), съедаются целиком. Это, кстати, позволяет утверждать, что большая часть их не относится к транзитным пищевым объектам. Среди них преобладает *Pleurotamma* spp. (прежде всего *P. abdominalis*). Характерная для этого рода черная папилла хорошо сохраняется в желудках, благодаря чему роль этих копепод в питании всех пелагических креветок, видимо, завышается. Кроме них встречены *Oncaea venusta* (обычно несколько — до десятка экземпляров), *Undeuchaetaplumosa*, *Acartia* sp., *Candacia* sp.

O. venusta, как известно, — хищник, способ нападения которого на добычу и поедания ее близок к эктопаразитизму. Она прикрепляется к телу жертвы (часто значительно превышающей размеры хищника) и высасывает ее содержимое. В число жертв входят копеподы, щетинкочелюстные, личинки рыб. Исходя из этого, можно предположить, что *O. venusta* тоже служит транзитным объектом питания. Сюда же нужно отнести рачка из семейства *Vopyridae* (*Isopoda*), паразитирующего на *Meganctyphanes norvegica* и регулярно встречающегося вместе с ней в пищевом комке *A. purpurea*.

Судя по распределению частот встречаемости разных порций компонентов пищевого комка в полных желудках *A. purpurea* (рис. 19 Б, В, а также см. Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985 и более подробно — в соответствующем разделе ниже, с. 489), этот вид отличается по способу охоты как от хищников-собирателей, так и от нападающих хищников. Об этом говорит сочетание большей частоты встречаемости крупных порций, принадлежащих конкретным компонентам пищевого комка, что характерно для нападающих хищников, и относительно большой частоты встречаемости мелких порций тех же пищевых компонентов. Особенно ярко это выражено по отношению к копеподам, которые чаще всего встречаются в небольших количествах, и пелагическим моллюскам, демонстрирующим противоположный вариант. Копеподы всегда встречаются по несколько экземпляров, особенно когда они доминируют в пищевых комках, что тоже наблюдается. В таком случае можно предположить, что креветка словно пасется, отлавливая копепод одну за другой. Поэтому мы назвали этот способ питания хищников пастьбой и таких креветок отнесли в разряд пасущихся хищников (Буруковский, 1985).

Можно полагать, что характерная почти симметричная кривая распределения частот встречаемости порций пищи в полных желудках типична именно для пасущихся хищников. Вероятно, в чистом виде среди креветок такие хищники, если и встречаются, то очень редко. Та же *A. purpurea* прежде всего — нападающий хищник (Буруковский, 1985), несмотря на то, что распределение частот встречаемости различных порций пищи (рис. 19, Б, В) отличается от типичного для нападающего хищника (Буруковский, Фроерман, 1974). Форма и размеры остатков различных жертв показывают, что во всех случаях, кроме ко-

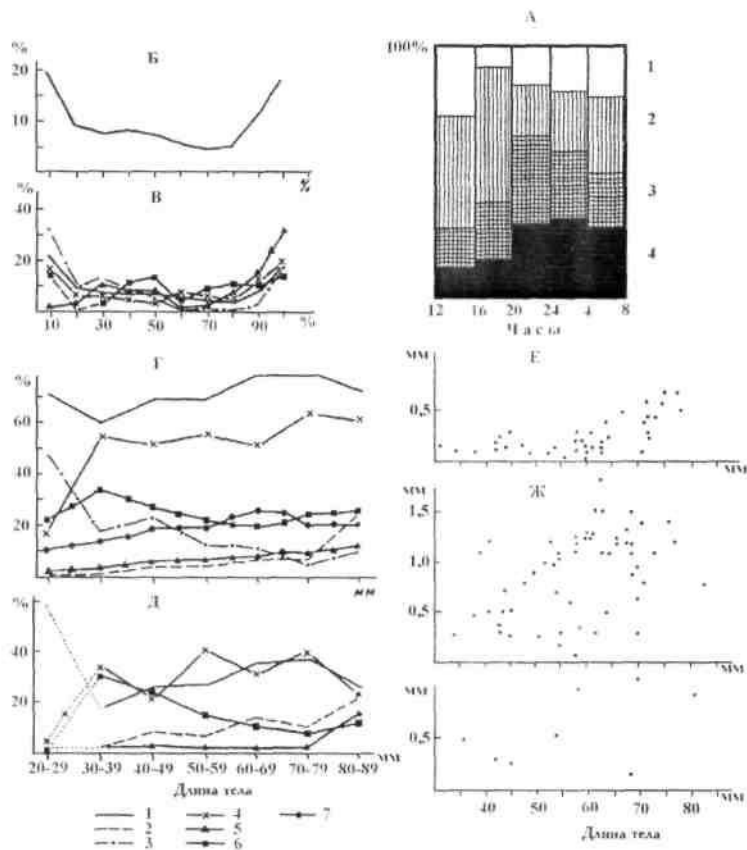


Рис. 19. Некоторые аспекты питания *Acantheephyra purpurea*: А — суточная ритмика питания. 1 — желудки пустые; 2 — следы пищи; 3 — желудки наполовину заполнены пищей; 4 — полные желудки.;

Б, В — распределение частот встречаемости различных «порций» пищи в желудках креветок (по оси абсцисс — частота встречаемости, по оси ординат — порция пищи, выраженная в % к объему реального пищевого комка) (Б — суммарное; В — по отдельным объектам);

Г, Д — онтогенетическая изменчивость питания. Г — изменения частоты встречаемости различных объектов питания; Д — изменение состава виртуального пищевого комка (в % от его объема). 1 — рыба; 2 — креветки; 3 — копеподы; 4 — эуфаузииды; 5 — пелагические моллюски; 6 — кишечнополостные; 7 — щетинкочелюстные; Е, Ж, 3 — изменения доступности некоторых жертв креветке *A. purpurea* в процессе онтогенеза. Е — диаметр хрусталиков глаз рыб; Ж — длина челюстных щетинок щетинкочелюстных; 3 — длина радулярных зубцов каринарий

Fig. 19. Some aspects of feeding *Acantheephyra purpurea*:

A — daily rhythm of feeding. 1 — empty stomachs; 2 — traces of food; 3 — half filled stomachs; 4 — full stomachs* Б, В - distribution of frequency of occurrence of different food "portions" in shrimp stomachs (on abscissa — frequency of occurrence, on ordinate axis — food portion in % of volume of real food lump) (Б — total; В — by different groups); Г, Д - ontogenetic variation of feeding. Г — variability of different food groups frequency; Д — changes of virtual food lump composition (in % of its total volume). 1 — teleost fishes; 2 -shrimps; 3 - copepods; 4 - euphausiids; 5 -- pelagic mollusks; 6 - cnidarians; 7 - chaetognathes^ E, Ж, 3 —accessibility variability of some preys for shrimp *A. purpurea* in the ontogenesis. E — fish eye lens diameter; Ж — length of chaetae of chaetognaths; 3 — length of radular teeth of Carinaria

пепод, креветки нападали на добычу достаточно крупных размеров. Об этом говорит и то, что частота доминирования главных объектов питания (табл. 37) ненамного уступает их доле в виртуальном пищевом комке, и то, что суммарная частота доминирования составляет почти 90% (87,2%). Правда, непонятно, почему хищник не всегда (а в отношении кальмаров всегда не) может овладеть добычей целиком. Возможно, это объясняется особенностями охотничьего поведения отдельных хищников или их ансамблей. По наблюдениям М.Е. Виноградова из обитаемого подводного аппарата (устное сообщение), акантефиры способны долгое время неподвижно висеть в толще воды, раскинув в разные стороны антенны и антеннулы. При соприкосновении потенциальной жертвы с ними креветка делает рывок, нападая на нее. Следовательно, она себя ведет как своеобразный нападающий хищник-засадчик.

Чаще всего (табл. 37) в желудках встречаются остатки рыб (73,7%) и эуфаузиид (54,7%). Они же доминируют и по своему значению в пище (34,5 и 28,9% соответственно), составляя более половины, а в ряде проб — до 70-80 и даже 99% пищевого комка.

Среди других объектов питания выделяются, хотя существенно уступая первым двум, книдарии (частота встречаемости 20,9%) и щетинкочелюстные (19,1%). Первые в среднем составляют 15,5% объема пищевого комка, в некоторых пробах достигая 30-40%. Вторые же никогда не встречаются в больших количествах по тем же, видимо, причинам, что и у других креветок (Буруковский, 1992 б). И те, и другие служат второстепенной пищей.

К второстепенным объектам относятся и копеподы (частота встречаемости 13,9%), в среднем составляющие 4,0% в объеме пищевого комка, пелагические моллюски (10,0%, но в некоторых пробах до 30% и более), и креветки с амфиподами, которые встречаются не так часто (4,4 и 6,7% соответственно), но в среднем составляют 5-7% объема пищевого комка. Все прочие объекты питания можно отнести к случайным.

Судя по составу пищи, *A. purpurea* в районе исследований никакой связи с дном не поддерживает. Единственное кварцевое зернышко, обнаруженное в одном из желудков, не может служить опровержением этому выводу.

Таблица 37

Сводная таблица состава пищи креветки *A. purpurea*

Summary table on food composition in shrimp *A. purpurea*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в пищевом комке, %	Частота доминирования, %
1	2	3	4
Рыбы	73,7	34,5	26,8
Эуфаузииды	54,7	28,9	29,2
Книдарии	20,9	15,3	14,0
Щетинкочелюстные	19,1	0,5	0,3
Копеподы	13,9	4,0	1,2
Пелагические моллюски	10,0	1,6	2,1
Амфиподы	6,7	5,3	5,1
Кальмары	5,4	0,7	0,3
Креветки	4,4	6,9	5,4
Мизиды	1,0	0,7	1,2
Икра	1,1	—	—
Фораминиферы	0,6	+	—
Радиолярии	0,4	0,2	—

1	2	3	4
Эмбриональные раковины бивальвии	0,3	—	—
Мегалопа крабов	0,3	0,2	—
Изоподы-Бопириды	0,2	—	—
Тинтиноидеа	ол	—	—
Остракоды	0,1	—	—
Полихеты	+	—	—
Кварцевое зерно	0,2	—	—
Неопределенные остатки	0,9	1,1	0,9
Всего желудков	968	314	
Коэффициент Фроермана	2,14	Частота доминирования	87,2

Рыбы и зуфаузииды остаются основными жертвами на всей исследованной акватории *A. purpurea*. Однако в восточной и северо-восточной ее частях в пищевом комке заметно доминируют зуфаузииды (прежде всего *M. norvegica*), а рыбы преобладают в пище креветки на юге, юго-западе и западе района. Второстепенные объекты питания на некоторых участках акватории могут приобретать повышенное значение для *A. purpurea*. Так, амфиподы играют заметную роль на юго-востоке, креветки — на юге, а книдарии — в нескольких локальных районах. Вероятнее всего, это объясняется особенностями распределения объектов питания и, следовательно, их роль (особенно второстепенных) обусловлена степенью их доступности хищнику.

Онтогенетическая изменчивость питания у *A. purpurea* несколько отлична от того, что мы наблюдали у других видов. Обычно у креветок очень хорошо выражены переход на питание более подвижными жертвами и общее расширение спектра питания. Это наблюдается и у описываемого вида, но наряду с этим рыба по частоте встречаемости доминирует среди всех других жертв у всех размерно-возрастных групп (рис. 19, Г, Д). Лишь у самых мелких особей на второе место в питании выходят копеподы. Но уже при длине креветок 30 мм второе место в пище прочно занимают зуфаузииды. А копеподы встречаются тем реже, чем крупнее креветка. То же самое наблюдается при оценке роли отдельных объектов питания (то есть их доли в виртуальном пищевом комке). Лишь у креветок с размерами тела от 30 до 40 мм доминируют книдарии, но начиная с 50 мм рыба и зуфаузииды преобладают. Не исключено, что это связано с особенностями вертикальной миграции креветок в течение суток, отмеченными выше: более или менее синхронными перемещениями всего населения вида, независимо от размеров и физиологического состояния отдельных особей.

Небольшие изменения состава пищи с увеличением размеров тела креветки выглядят контрастно по сравнению с соответствующими изменениями размеров тела жертв. Судя по скелетным остаткам, которые мы измеряли (хрусталики глаз рыб, челюстные щетинки сагитты, радулярные зубы каринарий), размеры жертв меняются очень сильно (рис. 19, Е, Ж, З). Например, диаметр хрусталика глаза рыб примерно от 0,12-0,25 до 0,75 мм (в 3-6 раз), щетинки сагитт — от 0,25 до 1,75 (то есть в 7 раз), а радулярные зубы каринарий — от 0,3 до 1,1 мм (то есть более чем в 3 раза).

Это позволяет сделать попытку оценки возрастной изменчивости одного из параметров доступности креветкам некоторых их жертв, в данном случае — в зависимости от размеров жертвы (рис. 19, Е, Ж, З). Вплоть до достижения размера 70 мм *A. purpurea* доступны особи рыб с диаметром хрусталика 0,1 мм и лишь у более крупных креветок они не встречены. В то же время креветке размером до 60 мм, видимо, не доступны рыбы с диа-

метром хрусталика больше 0,3 мм. Лишь у более крупных креветок в желудках начинают попадаться все более крупные особи.

Другая картина наблюдается по отношению к щетинкочелюстным. Доступность все более крупных жертв растет непрерывно, вплоть до достижения креветкой 63 мм. Затем намечается тенденция к уменьшению доступности крупных сагитт. Нечто аналогичное наблюдается и в изменении доступности для *A. purpurea* каринарии. Нижняя граница размеров сагитт, доступных креветке, не меняется. Возможно, здесь сказывается влияние тех мелких сагитт, что служат для креветки транзитными объектами питания.

A. purpurea — планктофаг, который с возрастом быстро становится макропланктофагом и даже микронектонным хищником, питаясь в первую очередь молодью и мелкими видами мезо- и батипелагических рыб, а также хищными эуфаузидами.

По способу охоты — это хищник, нападающий даже и на такую добычу, которой целиком овладеть он не может. Большинство его жертв, вероятнее всего, тоже планктофаги.

***Acanthephyra pelagica* (Risso 1816)**

A. pelagica встречается в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах. Ее ареал состоит из двух неравных по размерам частей — северной и южной. Северная часть ареала ограничена лишь Атлантическим океаном. В его западной части *A. pelagica* встречается от Девисова пролива до Бермудских о-вов (Chase, 1940; 1947), то есть примерно от 60° до 30° с.ш. В районе 20-25° з.д. этот вид обнаружен между 60° и 18° с.ш. (Foxton, 1972), а восточнее его самая северная находка известна из района Роккол (54°30' с.ш.: Hargreavs, 1984). В Восточной Атлантике самая северная находка *A. pelagica* — Бискайский залив (47°24' с.ш.: Abbes, Casanova, 1973). Кроме этого она встречается в Средиземном море (Zariquiey Alvarez, 1968; d'Udekem d Acoz, 1999). Далее на юг она не была нами встречена в водах Марокко (Буруковский, 1980), хотя Лагардер (Lagardere, 1971), ссылаясь, правда, на других авторов, указывает на ее находки в этом районе. Но она довольно обычна в водах Западной Сахары (24-21° с.ш.: Буруковский, 1982) и Мавритании (Буруковский, Роменский, 1995), Сенегала (Crosnier, Forest, 1973), Гвинеи-Бисау и Сьерра Леоне, где она и достигает своей южной границы распространения в Северном полушарии (10° с.ш.— Буруковский, 1989). Креветка (неполовозрелая молодь) была поймана здесь в февралемарте 1981 г., характеризующихся аномально мощными затоками холодных вод Канарского течения (Буруковский, 1989).

В северной части Тихого океана *A. pelagica* до сих пор не обнаружена, хотя видовой состав пелагических креветок этого района изучен довольно хорошо (Hanamura, 1979; Krygier, Pearcy, 1981; Kikuchi, Omori, 1985; Hendrickx, Estrada Navarrete, 1996).

В Южном полушарии креветка известна во всех трех океанах. В восточной части Южной Атлантики она обитает в районе от 16° до 34° ю.ш. (Буруковский, Роменский, 1982, 1985). В открытых частях океана (8°24'-01°10' з.д.) *A. pelagica* достигает 48°02' ю.ш. (Буруковский, Роменский, 1982), а в западной части — моря Скотия (примерно 50° ю.ш.).

В Индийском океане *A. pelagica* встречается как в его западной части, так и в собственно Индо-Вестпацифике. В западной части Индийского океана она распространена от 8° ю.ш. (наши неопубликованные данные), а также к северо-западу от Мадагаскара (13°22' ю.ш.: Crosnier, 1987) (то есть от тропиков) до Южной Африки (Barnard, 1950). Самая северная находка этого вида в Индо-Вестпацифике известна из моря Банда (Bate, 1888), которое все целиком лежит севернее 8° ю.ш. В Тихом океане *A. pelagica* широко распространена от Чили до Новой Зеландии (74°36'-162° з.д. — Barchatov, 1983; Wasmer, 1986), а также южнее Австралии (Iwasaki, Nemoto, 1987). Здесь она обитает от субтропиков (33° ю.ш.) до Субантарктики (66° ю.ш.) (Wasmer, 1986; Iwasaki, Nemoto, 1987).

A. pelagica встречается на глубинах 200-2000 м, преимущественно 700-1800 м (см. цитированных выше авторов) и ее можно отнести к интерзональным видам, обитающим в батипелагиали, но совершающим миграции в мезопелагиаль.

В районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции, который можно считать центром атлантической части ареала вида, материал был собран в рейсе польского НИС "Профессор Седлецкий" в районе к северу и востоку от Азорских о-вов, ограниченном координатами 55-30° с. ш., 2-35° з. д., в августе-сентябре 1984 г (103 лова разноглубинным тралом для облова светящихся анчоусов и других мелких батипелагических гидробионтов; исследовано 766 экземпляров *A. pelagica*). Пища обнаружена в 623 желудках, 181 из них был полным.

В водах Северо-Западной Африки материал был собран в нескольких рейсах научно-исследовательских и научно-поисковых судов Запрыбпромразведки. В рейсе НИС «Белогорек» — в водах Западной Сахары (31.10-11.11.1980 г., 23°35'-2Г03' с. ш., 17°47'-17'00' з.д., на глубинах 365-780 м); в рейсе НПС «Стрельня» — в водах Мавритании зимой 1984 г.; в рейсе НПС «Бахчисарай» — в водах Гвинеи-Бисау (20.03.1985 г, 10°07' с.ш., 17°03' з.д., глубина 606-605 м). Исследовано 265 желудков, из них 206 содержало пищу, 54 были полными.

Биологическую характеристику креветок мы даем по данным, собранным в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции, поскольку она получена на значительно большем материале.

Размеры креветок колеблются от 25 до 104 мм. Ювенильные (особи, лишенные визуально определимых признаков пола) имеют размеры 25-57 мм, самцы 55-99 мм, самки 55-104 мм. Модальные размеры ювенильных особей равны 35-39 и 50-54 мм, самцов — 60-64 и самок — 60-64 и 85-89. Следовательно, в целом для *A. pelagica* характерны три размерных группировки; одна — ювенильных и две — взрослых креветок. Каждая из них, видимо, соответствует определенному возрастному классу.

В августе, когда мы собирали материал, происходил нерест креветок. Пополнение популяции приходится на сентябрь. Вылупление личинок происходит на глубинах более 1000 м, затем, по мере роста и дифференциации по полу, они поднимаются на глубины 700-800 м, где самки и самцы представлены одноразмерными особями. В дальнейшем самки обгоняют в росте самцов, а самцы, в свою очередь, сразу уходят на глубину более 1000 м. Разноразмерные и разновозрастные креветки совершают вертикальные онтогенетические миграции по отдельности.

Часть материалов по питанию *A. pelagica* — из вод Северо-Западной Африки было нами опубликовано ранее (Буруковский, Гаевская, 1983), но нашей целью в той работе было не столько охарактеризовать питание креветок, сколько выяснить экологические причины заражения *A. pelagica* личинками нематоды *Ascarophis* sp. Роэ (Roe, 1984 — цит. по Cartes, 1993) описал состав пищи этого вида в Северо-Восточной Атлантике, а Картес (Cartes, 1993) — из Западного Средиземноморья.

В водах Северо-Атлантической субтропической конвергенции в период наших исследований креветка активно питалась в ночные часы. В промежуток времени с 20 до 0 ч, за который имеется наиболее представительный материал для сравнения, наполнение желудков у креветок с глубин 500-700 и 800-1000 м отличалось незначительно. В водах Северо-Западной Африки траления велись преимущественно в дневное время, чем и обусловлено значительно меньшее количество полных желудков в нашем материале из этого района.

A. pelagica ведет себя, как типичный хищник. Об этом свидетельствует форма фрагментов жертв, обнаруживаемых в полных желудках. Это, как правило, довольно крупные фрагменты тел. У ракообразных присутствуют не только обрывки панциря, но и мягкие ткани. Мягкими тканями представлены пелагические моллюски и туникаты. Величина коэффициента Фроермана близка к двум (1,86), что несколько больше, чем у ярко выражен-

ных нападающих хищников (Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985). Однако если взять только полные желудки, то в 116 из них (или 64%) 90-100% объема были заполнены единственным объектом питания.

Среди жертв встречены рыбы из семейств *Mycrophidae* и *Gonostomiidae*, диаметры хрусталиков глаз которых составляли 0,1-0,8 мм, преимущественно 0,4-0,6 мм, отолиты имеют длину 0,3-0,9 мм, диаметр чешуи 0,9-2,2 мм. В желудках, как правило, присутствовали остатки одной особи, лишь один раз — двух. Среди них, в частности, были определены до вида по отолитам *Diogenichthys atlanticus* длиной 14-16 мм, что составило примерно 16% длины тела съевшей ее креветки, и *Sternoptyx diaphana* с длиной тела примерно 29 мм или около 30% от длины тела хищника. Креветки представлены видами из семейств *Sergestidae* (*Sergestes* sp.), *Benthescymidae* (*Gennadas* sp.), *Oplophoridae* (*Acanthephyra* sp., *Oplophorus spinosus*) и *Pandalidae* (*Stylopandalus richardi*). В пищевом комке встречались фрагменты одной особи. Из эуфаузиевых найдены *Thysanopoda* sp., *Nematoscelis* sp. и *Meganyciphanes norvegica*. Последний вид доминировал в пищевом комке *A. pelagica* на наименьших глубинах, где была встречена эта креветка (около 500 м). Найденные в питании мизиды относились к семейству *Eucopiidae* (*Eucopia* sp.). И те, и другие ракообразные были представлены в желудках также единичными экземплярами.

Среди веслоногих рачков в желудках *A. pelagica* преобладали *Oncaea* (*O. venusta*) и *Pleuromamma* sp. Длина рачков примерно 1 мм. Их количество варьировало от одной до двадцати особей (единственный раз). Остатки кальмаров, поддающиеся определению, принадлежали представителям семейства *Euplotheuthidae*. Чаще всего в желудках встречались целые клювы или их фрагменты, а однажды был найден хрусталик глаза (диаметром 0,45 мм). Это говорит о том, что головоногие действительно служат объектами питания *A. pelagica*, а не засоряют ее спектр питания, будучи пойманными уже в трале. Среди прочих пелагических моллюсков нужно отметить *Heteropoda* (*Carinaria* sp.), которые характеризуются своеобразными радулярными зубцами, длина которых варьировала от 0,2 до 0,7 мм.

Chaetognatha, лишенные скелетных образований, обнаруживались по своим челюстным щетинкам. Их длина варьировала от 0,25 до 1,7 мм (преимущественно 1-1,3 мм), то есть целые черви могли варьировать от 20 до 70 мм (по результатам наших промеров щетинкочелюстных из планктонных ловов).

Находки остальных жертв (см. табл. 38) не настолько выразительны. Но и перечисленного выше достаточно, чтобы охарактеризовать *A. pelagica* как преимущественно нападающего хищника-планктофага (классификация способов охоты креветок — Буруковский, 1985).

По частоте встречаемости все жертвы, найденные в желудках *A. pelagica*, можно разбить на следующие группы (рис. 20, табл. 38). Главный объект питания — рыбы, встречающиеся почти в каждом желудке (частота встречаемости 80%). Следующая группа — эуфаузииды — значительно уступает им (32%). *Chaetognatha*, *Copepoda*, креветки и *Siphonophora*, имеющие частоту встречаемости 8,2-18,1%, могут быть отнесены к второстепенным объектам питания. Большинство остальных (см. табл. 38) являются, вероятно, случайной пищей. Что касается эктопаразитических *Isopoda*, то они попали в питание вместе с *Meganyciphanes norvegica*, на абдомене которых мы их неоднократно обнаруживали. Вероятно, их, фораминиферы, а также *O. venusta* (*Crustacea*, *Copepoda*), которая по своему способу питания фактически является эктопаразитом и, возможно, попала в желудок креветки вместе со своими временными хозяевами (например, рыбой), можно отнести к транзитным объектам питания (Нигматуллин, Топорова, 1982).

Находка единственной песчинки не дает основания утверждать, что *A. pelagica* в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции хотя бы нерегулярно питается у дна.

В реконструированном (виртуальном) пищевом комке рыба составляет 49,8%, то есть половину его объема. Эуфаузииды и здесь занимают второе место (22,1%), а креветки —

Таблица 38

Состав пищи у креветки *A. pelagica*
Food composition in shrimp

Объекты питания	Спектр питания					
	Частота встречаемости, %		Виртуальный пищевой комок, %		Частота доминирования, с /о	
	САКС	САЗ	САКС	САЗ	САКС	САЗ
Рыба	80,0	77,2	49,8	40,6	50,9	38,9
Эуфаузиида	32,3	13,1	22,1	4,6	18,2	3,7
Щетинкочелюстные	18,1	15,0	0,6	—	0,6	—
Копепода	13,6	16,5	3,6	0,7	3,6	—
Креветки	8,2	31,5	10,8	39,7	12,1	38,9
Сифонофора	8,2	6,3	3,8	3,3	4,2	3,7
Головоногие моллюски	3,8	9,2	0,9	0,9	—	—
Мизида	3,0	2,9	3,8	4,7	3,0	3,7
Гетеропода	3,0	3,4	0,6	—	1,2	—
Крылоногие моллюски	2,1	—	0,7	—	—	—
Амфипода	1,6	2,4	1,4	0,5	1,2	—
Фораминифера	0,5	16,5	—	—	—	—
Сальпы	0,5	—	0,8	—	—	—
Остракода	0,2	—	—	—	—	—
Изопода-Бопирида	0,2	—	—	—	—	—
Икринки	0,2	—	—	—	—	—
Аномура	—	7,3	—	0,9	—	—
Двустворчатые	—	1,5	—	—	—	—
Брюхоногие	—	1,9	—	0,2	—	—
Полихеты	—	0,5	—	0,7	—	—
Детрит	—	1,5	—	1,8	—	1,8
Неопределенные остатки	5,8	11,6	1,1	0,7	—	—
Песчинки	0,2	24,3	—	0,7	—	—
Всего желудков	623	206	181	54		
Коэффициент Фроермана	1,82	2,18			95,3	87,0

Примечание. САКС — зона Северо-Атлантической субтропической конвергенции; САЗ — материковый склон Северо-Западной Африки. Annotation. САКС — the area of the North-Atlantic subtropical convergence; САЗ — continental slope of Northwestern Africa coast.

третье (10,8%). Некоторую роль играют такие гидробионты, как копеподы, сифонофоры, мизиды (3,6-3,8%). Все прочие встреченные в желудках жертвы можно считать случайными объектами питания.

За исключением копепод, все остальные жертвы *A. pelagica* являются макропланктонными или микронектонными животными, в свою очередь питающимися зоопланктоном.

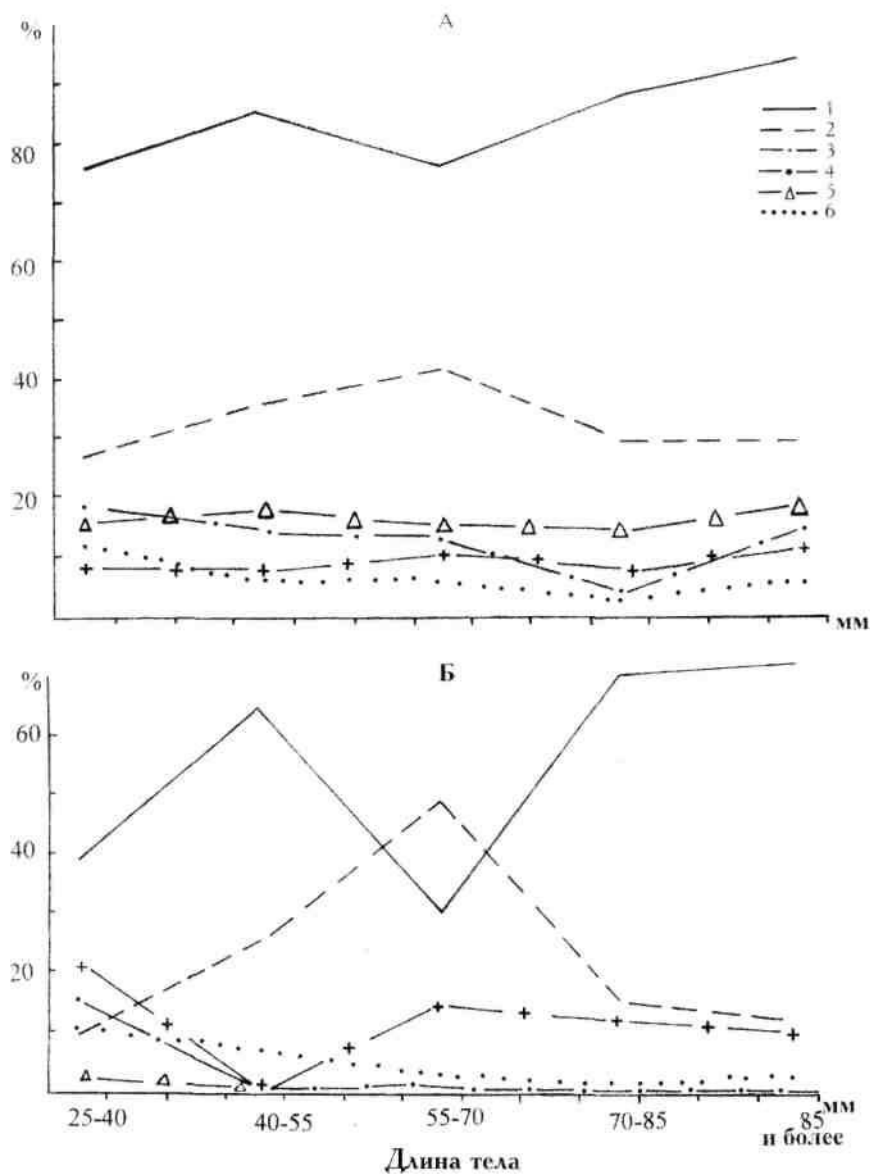


Рис. 20. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *AcanthePHYRA pelagica*.
 А — частота встречаемости различных объектов питания; Б — изменение состава виртуального пищевого комка.
 1 — рыба; 2 — эуфаузида; 3 — копепода; 4 — креветки, мизиды; 5 — щетинкочелюстные; 6 — сифонофора

Fig. 20. Ontogenetic variability of food spectrum in shrimp *AcanthePHYRA pelagica*.
 А - frequency of occurrence; Б - share in the volume of virtual food lump.
 1 — teleost fishes; 2 - euphausiids; 3 - copepods; 4 - shrimps, mysids; 5 - chaetognathes; 6 - siphonophores

Список жертв *A. pelagica* на материковом склоне Западной Африки меняется, но не так уж сильно (табл. 38); в первую очередь, в результате появления в желудках сугубо донных объектов питания (остатки брюхоногих и двустворчатых моллюсков, полихет, Аномига, донных фораминифер), а также песчинок, каких-то обломков карбонатного состава и даже детрита, который у одной креветки заполнял желудок целиком.

. В какой-то степени, вероятно, сменился и видовой состав объектов питания. Это, прежде всего, заметно по креветкам. На смену батипелагической *Stylopandalus richardi* явилась придонная *Plesionika carinata*. Но и у мизид вместо представителей семейства Eucoriidae на материковом склоне стала попадаться *Gnathophausia* sp. Среди эуфаузиид полностью исчезла бореальная *Meganictyphanes norvegica*.

Произошли изменения и в соотношениях между пищевыми объектами, но куда меньшие, чем можно было бы ожидать. Если отвлечься от частных случаев, то при сравнении всех трех параметров (частоты встречаемости, состава виртуального пищевого комка и частоты доминирования), они сведутся к тому, что при несомненном сохранении доминирующей роли рыб в питании *A. pelagica* поменялись местами лишь ракообразные. Частота встречаемости, доля в объеме пищевого комка и частота доминирования эуфаузиид упали соответственно в 2,5, 4,8 и 4,9 раза, а у креветок все наоборот: возросли соответственно в 3,8/3,7 и 3,2 раза. Эти ракообразные поменялись местами, а вот все параметры, характеризующие рыб в питании *A. pelagica*, почти не изменились, лишь слегка снизившись. Изменения между прочими сравнимыми объектами питания очень незначительны (табл. 38). Очень слабо изменились и интегральные характеристики питания — коэффициент Фроермана и число доминирующих в пище объектов.

. *A. pelagica* так и осталась преимущественно потребителем мелких мезопелагических и батипелагических рыб и их молоди из семейств Mucrophidae и Gonostomiidae.

И это хорошо подтверждается при рассмотрении онтогенетической изменчивости питания *A. pelagica* (рис. 20). И частота встречаемости, и состав виртуального пищевого комка, и частота доминирования, и число доминант меняются с увеличением длины тела креветок, но беспорядочно. Вероятнее всего, это связано с малым объемом материала по данным размерным группам креветок. Но на всех доступных нам для изучения этапах онтогенеза в питании *A. pelagica* полностью доминирует рыба. И ей сопутствуют относительно крупные ракообразные (эуфаузииды и креветки). Иногда к ним добавляются мизиды или амфиподы. А на материковом склоне — даже аномуры. Они могут сменять друг друга в зависимости от их доступности *A. pelagica*.

Трудно что-либо сказать о роли щетинкочелюстных, которые очень редко попадают целиком, как правило, лишь в виде следов своего присутствия (околоротовых щетинок). Но, скорее всего, они вместе с сифонофорами и каринарией не могут претендовать более чем на третье место в пищевом спектре *A. pelagica*. Все остальные жертвы — случайны. Вероятнее всего, у ювенильных креветок с размерами тела менее 25 мм несколько большую роль в пищевом комке играют копеподы. Не случайно у среднеразмерных особей (55-70 мм) эуфаузииды начинают чаще доминировать в объеме пищевого комка. Эта размерная группа креветок представлена самыми крупными ювенильными особями, а также неполовозрелыми самками и мелкими самцами, доминирующими в уловах с наименьших глубин. Вероятно, здесь им становится наиболее доступной по сравнению с другими жертвами *Meganictyphanes norvegica*, порой вытесняющая на некоторое время рыбу из диеты креветки. Но и у этой размерной группы около 40% объема желудка занимают рыбы.

Можно заключить, что экологическая «специальность» *A. pelagica* на всех этапах ее онтогенеза (за исключением, возможно, самых ранних) — потребление микронектонных рыб из семейства Mucrophidae и Gonostomiidae.

Подобные же результаты были получены Картеc (Cartes, 1993), исследовавшей 69 полных желудков *A. pelagica* из западной части Средиземного моря. Она использовала в

качестве параметров оценки частоту встречаемости и обилие (количество съеденных) жертв. По обоим параметрам в пище креветки доминирует рыба. Ей сопутствуют креветки и эуфаузииды. Видовой состав креветок в пище отличается. Это *A. pelagica*, *Pasiphaea multidentata*, *Sergestidae*, *Gennadas elegans* и *Aristeus antennatus*.

Для *A. pelagica* характерны относительно маленький коэффициент Фроермана (в пелагиали 1,82, а на материковом склоне 2,18; у разных размерных групп креветок его вариации от 1,63 до 2,04) и, напротив, очень высокая частота доминирования — 87-95%. Последнее говорит о том, что почти в каждом полном желудке *A. pelagica* 60% или более его объема составлял какой-то один объект. Кроме того, он, как правило, был представлен одним-двумя экземплярами. Следовательно, можно полагать, что по способу охоты *A. pelagica* следует отнести к нападающим хищникам, охотящимся преимущественно в толще воды и у дна.

По способу питания этот вид очень близок к предыдущему, о чем говорит характерное распределение частот встречаемости конкретных порций пищи в желудках (см. рис. 46). По отношению к эуфаузиидам *A. pelagica*, вероятно, чаще выступает в роли пасущегося, а к рыбе — нападающего хищника.

Как и *Oplophorus spinosus*, *A. pelagica* встречается в питании следующих видов рыб: придонных склоновых *Aphanopus carbo* (Figueira, 1957) и *Lepidion eques* (Mauchlin, Gordon, 1980), шельфового *Dentex macropthalmus*, а также склоновых *Beryx splendens* (Berycidae), *Coriphaenoides rupestris* (Macrouridae), *Hoplostethus atlanticus* (Trachichthyidae), *Centrophorus granulosus*, *Merluccius capensis* (Merlucciidae). Помимо этого им питаются дельфин *Stenella plagiodon*, кальмары *Sthenoteuthis pteropus*, *Ommastrephes bartrami*, глубоководные креветки *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana*.

Acanthephyra acanthitelsonis Bate 1888

Acanthephyra acanthitelsonis встречается лишь в Атлантическом океане. На западе — от Бермудских (32°24' с.ш.) до Багамских о-вов (24°29' с.ш.) и Мексиканского залива (28°58' с.ш.). На меридиане 20° з.д. она была поймана в районе от 30 до 10° с.ш. (южнее работы не проводились) (Fasham, Foxton 1979). В Восточной Атлантике — примерно от 14°с.ш. до 28°28'ю.ш. (Bate, 1888; Balss, 1925; Chace, 1947; Springer, Bullis, 1956; Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978; 1988). В водах Намибии в уловах донных тралов встречена не была (Буруковский, Роменский, 1985) в противоположность тому, что мы наблюдали в более северных районах (Буруковский, 1978, 1989). В уловах трала Айзекс-Кидда и в те же сезоны, когда проводились донные работы, и в другое время года *A. acanthitelsonis* встречалась достаточно регулярно в районе между 20°05' и 23°17' ю.ш. — в апреле-мае 1985 г. и от 17°37' до 25°09' ю.ш. — в январе 1986 г. Частота встречаемости и доля в улове в летнее время (в январе) были заметно выше.

По литературным данным, *A. acanthitelsonis* известна из уловов незамыкающихся орудий лова с глубин от 4000 м до поверхности (Bate, 1888; Balss, 1925; Crosnier, Forest, 1973). Нами этот вид был встречен в донных тралах в районе 12-14°с.ш. с глубин 500-800 м, в Юго-Восточной Атлантике — 500-1200 м (Буруковский, 1978, 1989).

В водах Намибии ловился в пелагиали, на горизонтах 20-750 м над глубинами от 690 до 2780 м, то есть на очень большом удалении от дна. Можно предположить, что в тропических водах этот вид более тесно связан с придонными слоями воды и поднимается на несколько меньшие глубины. Иначе нельзя объяснить, почему одни и те же орудия лова (донные тралы) регулярно приносят (с частотой около 50%: Буруковский, 1978, 1989) этот вид в тропиках и не облавливают в водах Намибии (Буруковский, Роменский 1985).

В водах Намибии частота встречаемости вида резко возрастает с глубиной, достигая 100% с глубины 500 м—и осенью, и летом, тогда как доля в уловах, также возрастая с глубиной, в осеннее время значительно выше (более 40% с горизонта 500 м).

Горизонтальное распределение *A. acanthitelsonis* характеризуется возрастанием частоты встречаемости с удалением от берега. Летом она попадает чаще, чем осенью, но в то же время летом доля в улове этого вида, максимальная над глубинами 1000-2000 м, падает резко и над меньшими, и над большими глубинами, тогда как осенью она тем многочисленнее, чем дальше от берега.

Считается (Fasham, Foxton, 1979), что это нижнемезопелагический вид. Наши данные не противоречат этому.

Основная часть материала была собрана в рейсах: НИС "Профессор Штокман", ст. 1554, 21.04.1985, 01.45-02.45, 20°05' ю.ш., 11°27' в.д., глубина места (ГМ) 870-820 м, горизонт лова (ГЛ) 500 м, 11 самцов, 16 самок; ст. 1556, 21.04.1985, 15.30-18.30, 20°09' ю.ш., 10°54' в.д., глубина места лова (ГМ) 1360-1500 м, ГЛ 50-500-0 м, 12 самцов, 6 самок; ст. 1560, 22.04.1985, 01.22-02.22, ГМ 1500 м, ГЛ 200 м, один самец, одна самка; ст. 1562, 22.04.1985, 05.13-06.23, 20°25' ю.ш., 11°05' в.д., ГМ 1360-1210 м, ГЛ 750 м, 4 самца, 13 самок; ст. 1566, 24.04.1985 21.51-22.51, 23°4Г ю.ш., 11°57' в.д., ГМ 2750-2780, ГЛ 200 м, 2 самки; ст. 1628, 04.05.1985, 03.28-04.28, ГМ 1080-940, ГЛ 200 м, 2 самки; ст. 1635, 05.05.1985, 03.28-04.28, 23°13' ю.ш., 1Г49' в.д., ГМ 2800-2660 м, ГЛ 500 м, 4 самца, 10 самок; ст. 1636, 05.05.1985, 05.39-06.39, 23°15' ю.ш., 11°56' в.д., ГМ 2660-2500 м, ГЛ 750 м, 3 самца, 9 самок; НИС "Академик Курчатов", ст. 4924, 17.01.1986, 23.20-00.20, 25°09' ю.ш., 13°09' в.д., ГМ 1745-1690 м, ГЛ 200 м, один самец, 2 самки; 18.01.1986, 01.15-02.15, 25°0Г ю.ш., 13°13' в.д., ГМ 1590-1410 м, ГЛ 500 м, один самец, одна самка; ст. 4936, 23.01.1986, 21.35-22.35, 20°5Г ю.ш., 12°1Г в.д., ГМ 715-690 м, ГЛ 200 м, один самец; 19.20-20.20, 20°52' ю.ш., 12°08' в.д., 730-732 м, ГЛ 2 самца; ст. 4941, 26.01.1986, 01.40-02.12, 21°59' ю.ш., 12°14' в.д., ГМ 1540-1550 м, ГЛ 50 м, 5 самцов, 3 самки; 03.08-04.14, 22°04' ю.ш., 12°22' в.д., ГМ 1540-1550 м, ГЛ 750 м, 4 самца, 5 самок; ст. 4952, 30.01.1986, 19.55-20.55, 17°37' ю.ш., 10°55' в.д., ГМ 2330 м, ГЛ 200 м, 3 самки; ГЛ 500 м, 4 самки.

В водах Намибии размеры креветки колебались от 24 до 90 мм. Размеры ювенильных особей — от 24 до 55 мм (мода 37 мм), у самцов — от 42 до 88 мм, а у самок — от 52 до 90 мм. Модальные размеры самцов (67 мм) несколько уступают самкам (77 мм). Общее количество пойманных креветок в летний период было заметно меньше, чем в осенний, что не позволяет построить размерные кривые, но дает возможность отметить: размеры ювенильных особей очень сходны с таковыми в осенний период, а размеры взрослых — и самцов, и самок — несколько меньше.

Соотношение полов в осенний период характеризуется заметным преобладанием самок (почти 64%). Осенью их доля несколько уменьшается — до 56,3%.

Биологическое состояние креветок (если судить по самкам и учитывать, что среди ювенильных особей их, как минимум, 50%) заметно отличается в разные сезоны. В осенний период доля ювенильных особей была относительно невелика (около 30% — рис. 19 Г), а летом достигла 60%. Среди половозрелых особей и осенью, и летом преобладают самки с гонадами во II стадии, но из них осенью 30% несут на плеоподах яйца, а летом — лишь 5,5% (это единственный экземпляр).

Истолковать такую картину можно, лишь предположив, что *A. acanthitelsonis* приносится в воды Намибии из более северных районов с Ангольским течением и за лето накапливается здесь, вблизи южной границы своего ареала. Это объясняет, почему летом, в январе, абсолютно преобладают ювенильные особи, при общей более низкой доле вида в уловах креветок. К осени возрастает и доля креветок в уловах, и доля особей с гонадами во II стадии, и отнерестившихся самок. Если это так, Намибия служит зоной экспатриации для этого вида.

Девятнадцать самок несли на плеоподах яйца, у шестнадцати (более 80%) они были на первых двух стадиях эмбрионального развития, то есть это недавно отнерестившиеся креветки. Яйца имели размеры 0,7-0,9x0,9-1,2 мм. Их количество на плеоподах

колебалось от 250-300 у особей с длиной тела 67 мм до 1539-1913 у самок с длиной тела 85-90 мм.

Таблица 39

Состав пищи у *A. acanthitelsonis*
Food composition in shrimp *A. acanthitelsonis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %
Рыба	92,1	48,2
Креветки	46,1	41,8
Щетинкочелюстные	26,9	1,2
Кальмары	23,1	5,9
Эуфаузииды	7,7	1,7
Копеподы	11,6	0,6
Крылоногие	3,8	—
Гастроподы	3,8	—
Мегалопа краба	3,8	-
Водоросли	15,4	-
Неопределенные	7,7	0,6
остатки		
Всего желудков	26	17
Коэффициент Фроермана	2,34	

Из вод Намибии исследовано 26 желудков *A. acanthitelsonis*, 17 из них было полными (табл. 39). Судя по виду пищевых остатков (обрывки частей тела различных гидробионтов) *A. acanthitelsonis* — хищник. В ее питании по частоте встречаемости и по значению в объеме пищевого комка доминируют рыба (92,1 и 48,2% соответственно) и креветка (46,1 и 41,8 соответственно). Все остальные компоненты пищевого комка значительно уступают этим двум группам жертв. Лишь кальмары могут играть роль дополнительного объекта питания. Планктонные инфузории *Pyrocystis lunula* (Tintinnidae), встречавшиеся в желудках довольно часто, вряд ли могли быть объектом питания и, видимо, служили транзитной пищей (Нигматуллин, Топорова, 1982), попадая из желудков жертв *A. acanthitelsonis*.

Рыба в желудках, вероятно, мальки или молодь мелких рыб, судя по размерам чешуи (0,5-1,7 мм), тел позвонков (0,8-1,5 мм) и хрусталиков глаз (0,15-0,5 мм). Они относятся к семействам Mucrophiidae и Cheliodipteridae — рыбам пелагиали и придонно-пелагического ихтиоценоза. Креветки в питании *A. acanthitelsonis* также, скорее всего, молодь креветок из семейства Sergestidae, Oplophoridae [*Acanthephyra kingsleyi*, *Acanthephyra* sp.], Pandalidae (*Parapandalus brevipes*). Это тоже пелагические или придонные (как последний) виды. Кальмары из желудков *A. acanthitelsonis* относятся к пелагическому семейству Euplotheuthidae.

Следовательно, *A. acanthitelsonis* — пелагический хищник, она, судя по тому, что часто в ее желудках присутствует лишь одна какая-то жертва, по способу охоты должна быть отнесена к нападающим хищникам. В отличие от *A. pelagica*, которая на материковом склоне Западной Африки может питаться на дне, *A. acanthitelsonis*, вероятно, этого делать не может, о чем говорит то, что в желудках креветок этого вида, пойманных донным тралом, не были встречены песчинки, донные фораминиферы и другие компоненты, свидетельствующие о контактах с дном.

***Acanthephyra kingsleyi* Bate, 1888**

Acanthephyra kingsleyi встречается в Восточной Атлантике от 17°с.ш. до 18° ю.ш., то есть она относится к эндемикам Западно-Африканской тропической зоогеографической области. У Намибии выходит за ее пределы (17°36' - 20°5Г ю.ш.), следовательно, часть наших материалов по питанию вида собрана на периферии ареала этого вида. Сведения о глубинах обитания противоречивы. По литературным данным, *A. kingsleyi* встречается на глубинах 200-4600 м (Bate, 1888; Barnard 1960; Crosnier, Forest, 1973). В тропической зоне мы ловили ее на глубинах 400-1200 м, наиболее часто — 600-800 м. Почти постоянный спутник *A. acanthitelsonis*, но встречается чаще, и его доля в уловах выше на меньших глубинах, чем у *A. acanthitelsonis*. В водах Намибии, где сбор материала проводился тралом Айзекса-Кидда; *A. kingsleyi* попадалась над глубинами 690-2835 м, на горизонтах 100, 200 и 500 м:

Материал в основном был собран в рейсе НИС "Академик Курчатов", ст. 4936, 23.01.1986, 21.35-22.35, 20°51' ю.ш., 12°11' в.д., ГМ 715-690 м, ГЛ 200 м, 2 самки 36 и 40 мм; ст. 4952, 30.01.1986, 17.10-18.10, ГЛ 500 м, 2 самка ДТ 62 и 60 мм, одна самка ДТ 63 мм; 19.55-20.55, 17°37' ю.ш., 10°55' в.д., ГМ 2330 м, ГЛ 200 м, 11 самцов ДТ 42-68 мм, 5 самок ДТ 44-57 мм ; 21.50-22.50, 17°36' ю.ш., 11°02' в.д., ГМ 2835-2080 м, ГЛ 100 м, 4 самца 56-61 мм, одна самка 61 мм.

Из этого района было исследовано содержимое желудков у 22 креветок, 16 из них они были полными. Кроме этого было изучено содержимое 42 желудков креветок (31 из них был полным), собранных донным тралом в водах Либерии (НИС «Белогорск», 27.01.1981 г., 04°26'8 с.ш., 12°1Г8 з.д., глубина 807-835 м).

Размеры креветок колебались от 36 до 68 мм; у самцов от 42 до 68 мм, а у самок от 36 до 63 мм. Самки с длиной тела до 57 мм имели неразвитые, а 2 особи 61 и 63 мм — преднерестовые гонады.

В желудках встречались крупные куски эуфаузиид (*Nematoscelis megalops*, половозрелые особи, некоторые самки с яйцами), молодь креветок (*Sergestes* sp. — по 2-3 экземпляра, *Gennadas* sp., *Plesionika carinata*, *Parapandalus brevipes* — пелагические или придонные виды), кальмара из семейства Euploteuthidae, копепод (*Pleuromamma* sp., *Oncaea* sp.), рыбы. Судя по диаметрам позвонков (0,8 мм) и хрусталиков глаз (0,5 мм), это мальки или молодь. Все это свидетельствует о том, что *A. kingsleyi* — хищник, питающийся пелагическими или придонными животными, а также их молодью.

В водах Намибии (табл. 40) в желудках *A. kingsleyi* полностью доминировали эуфаузииды: 90,9% — частота встречаемости и 91,9% — доля в объеме пищевого комка. На втором месте находилась рыба (40,9%), но она составляла лишь 3,7% объема пищевого комка. Фактически все остальные жертвы выступали в роли случайных объектов питания. Это, конечно, следствие небольшого объема материала, анализ которого дает представление о некой точечной ситуации: например, о стае *A. kingsleyi*, напавшей на скопление эуфаузиид. С другой стороны, это напоминает картину, которую мы наблюдали при анализе содержимого желудков креветок нескольких видов (см. выше) из района Северо-Атлантической субтропической конвергенции, где все они обязательно питаются *Meganctiphanes norvegica*.

Таблица 40 Состав
пищи у *A. kingsleyi* в водах Намибии Food composition in shrimp *A.*
***kingsleyi* in the waters of Namibia coast**

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %	Частота доминирования, %
Эуфаузииды,	90,9	91,9	94,1
в том числе:			
<i>Nematoscelis megalops</i>	50,0	51,9	
Рыба	40,9	3,7	
Копеподы	31,8	0,6	
Щетинкочелюстные	22,7	-	
Креветки,	13,6,	2,5	
в том числе			
<i>Plesionika carinata</i>	4,5		
<i>Sergia robusta</i>	4,5	2,3	
Сифонофоры	9Д	1,3	
Кальмары	9Д		
Всего желудков	22	16	
Коэффициент	2,18		
Фроермана			

Это впечатление подкрепляется материалами из вод Либерии. В этом районе (табл. 41) в пищевых комках чаще всего встречаются остатки рыбы и креветок. Они представлены пелагическими или придонно-пелагическими видами. Среди креветок это *Parapandalus brevipes* и *Sergestes* sp., среди рыб остатки каких-то Mустophidae. Им сопутствуют остатки эноплотевтидных кальмаров. Эуфаузииды оказались среди случайных объектов питания, зато в желудках появились фораминиферы, нематоды и брюхоногие моллюски. Это недвусмысленно говорит о том, что *A. kingsleyi* способна охотиться у дна и на дне.

Таблица 41 Состав
пищи *A. kingsleyi* в водах Либерии Food composition in shrimp *A.*
***kingsleyi* in the waters of Liberia coast**

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %	Частота доминирования, %
1	2	3	4
Рыба	76,2	40,0	16,1
Креветки	76,2	39,1	25,8
Кальмары	38,1	18,0	6,4

1	2	3	4
Щетинки сагитт	19,1	—	—
Эуфаузииды	4,8	2,9	6,4
Мизиды	2,4	—	—
Брюхоногие моллюски	2,4	—	—
Фораминиферы	2,4	—	—
Нематоды	4,8	—	—
Всего желудков	42	31	
Коэффициент Фроермана	2,22	Частота доминирования	54,7

Коэффициент Фроермана при этом практически не изменился, зато уменьшилась суммарная частота доминирования и расширилось количество доминирующих в пищевом комке жертв.

В целом и *A. kingsleyi*, вероятно, можно отнести к макропланктофагам и считать микронектонным нападающим хищником.

***Acanthephyra eximia* Smith 1884**

Acanthephyra eximia широко распространена во всех трех океанах. В Индийском — от Южной и Восточной Африки до Малайского архипелага. В Тихом океане — от Филиппин и Японии до Гавайских о-вов (самые восточные находки — подводная гора Ербен в 650 милях от Калифорнии и подводный хребет Сала-и-Гомес). В Атлантике — на западе от 35°09' с.ш. до 10°46' ю.ш., на востоке в Средиземном море и от Бискайского залива до Южной Африки (Спасе, 1940, 1947, 1986; Barnard, 1950; Figueira, 1957; Bullis, Thompson, 1956; Crosnier, Forest 1973; Crosnier, 1976). Известен на глубинах 200-4700 м. Мы не встречали его на глубинах мельче 600 м (молодь). Взрослые появляются на глубинах около 1000 м.

В нашем распоряжении было всего 33 желудка, из которых 20 были собраны поодиночке в течение более чем 10 лет из уловов донными тралами судов, работавших в западноафриканских водах. Остальные 13 креветок были собраны в рейсе НИС «Профессор Штокман» из донных ловов, выполненных на подводных горах Сала-и-Гомес и Наска (Тихий океан). Пища была обнаружена в 27 желудках, и среди них не было ни одного полного. Размеры пойманных креветок 12-101 мм. Самцы 62-87 мм, самки 42-61 мм (неполовозрелые), и одна особь длиной 101 мм с гонадой во II стадии зрелости.

В желудках *A. eximia* (табл. 42) по частоте встречаемости доминируют рыбы (в каждом 2-м) и креветки (в каждом 3-м). Из 9 желудков, в которых были найдены креветки, в четырех (почти в половине) это были какие-то представители семейства Pandalidae). На 3-м месте находятся фораминиферы (донные; в каждом 4-м желудке) и книдарии (в каждом 5-м). Прочие объекты питания можно считать случайными, а тинтиноидеи и перидинеи, вероятнее всего, можно отнести к транзитным объектам питания (Нигматуллин, Топорова, 1982).

По этим данным трудно составить достаточно достоверное представление о трофическом облике данного вида. Бросается в глаза явная связь этого вида с дном.

Наши данные в общих чертах совпадают с результатами, полученными Картес (Cartes, 1993), которая исследовала содержимое 244 полных желудков этого вида, собранных в Каталанском море (Западное Средиземноморье) на глубинах 700-800 м. Как уже

упоминалось выше, она оценивала в процентах лишь частоту встречаемости и обилие (количество съеденных экземпляров) данной жертвы.

Таблица 42

Состав пищи у креветки *A. eximia*
Food composition in shrimp *A. eximia*

Объекты питания	Частота встречаемости, %
Рыба	48,1
Креветки	33,3
Фораминиферы	25,9
Книдарии	18,5
Гетеропода (Каринарии)	7,4
Щетинкочелюстные	3,7
Мизиды	3,7
Перидинеи	3,7
Тинтиноидеа	3,7
Неопределенные остатки	14,8
Количество желудков	27
Коэффициент Фроермана	1,61

На первом месте (табл. 42) по обоим этим показателям находится рыба, встречающаяся почти в каждом желудке. На втором — креветки, среди которых, кроме упоминавшихся при описании питания вида, *Pasiphaea multidentata*, *A. pelagica*, Sergestidae, *Gennadas elegans* и *Aristeus antennatus*, встречаются эпибентосная *Plesionika* sp., зарывающиеся и живущие в укрытиях *Alpheus glaber* (определение сомнительно, так как *A. glaber* шельфовый вид; см. соотв. раздел книги — Р.Б.), Crangonidae, а также заведомо донные *Calocaris macandreae* и глубоководные лангусты из сем. Polychelidae. Попадают в желудках иглокожие. В целом питание *A. eximia* базируется на рыбах, бентопелагических и донных десятиногих раках и малоподвижных донных животных (Cartes, 1993). Анализируя состояние остатков рыб и крупных видов креветок, их таксономический состав, Картес (Cartes, 1993) приходит к выводу, что *A. eximia* могла их съесть в мертвом состоянии. На этом основании она относит данный вид креветок, особенно его мелких особей, к «мусорщикам» (scavenger). Крупные креветки демонстрируют способность к нападению на таких активных нападающих хищников, как *Pasiphaea multidentata*. Но способность к хищничеству падает с глубиной и в нижней части склона[^], *eximia* начинает употреблять в пищу больше детрита, остатки птеропод и фораминифер. В этой части склона держатся преимущественно мелкие и среднеразмерные особи. Крупные, склонные к активному хищничеству креветки держатся в верхней части среднего отдела материкового склона, то есть несколько выше. На основании всего вышесказанного Картес в конце концов даже склоняется к тому, что для *A. edimea* характерна оппортунистическая стратегия питания (Cartes, 1993).

Сочетание остатков пелагических (каринарии, книдарии) и донных (фораминиферы) остатков в желудках довольно типично для представителей рода, пойманных на материковом склоне. По столь скудным данным трудно сделать сколько-нибудь уверенные выводы. Вероятно, все же *A. eximia* по способам добывания пищи довольно близка к другим описанным выше представителям ее рода. Это подтверждает коэффициент Фроермана (1,61), который, даже если на его величине сказался малый объем материала, характерен для нападающих хищников.

***Acanthephyra fimbriata* Alcock and Anderson 1894**

Acanthephyra fimbriata имеет типичное индо-восточно-тихоокеанское распространение. Она встречается в Индийском океане от Аденского залива, в Лаккадивском море, Бенгальском заливе, Андаманском море и у Филиппин. Считается видом, тяготеющим к бентосному образу жизни. Известна с глубин 412-1785 м (Chace, 1985).

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Витязь» 25.11.-03.12.1988 в районе с координатами 20°45'-25°05' ю.ш., 35°36'-43°01' в.д. на глубинах 900-1000 м. Было вскрыто 9 желудков, в 6 из которых находилась пища, а 3 из них были полными. Размеры креветок: общая длина (ОД) 108-154 мм (две самки с гонадами во II стадии зрелости имели длину 107 и 123 мм).

В двух полных желудках абсолютно доминировала рыба, в одном из них это были остатки 3 рыбок длиной примерно по 25 мм. В третьем находилась коричневая бесструктурная масса с заключенными в ней обломками фораминифер. Вероятнее всего, детрит. В остальных желудках были найдены щетинки щетинкочелюстных, фораминиферы, кости рыбы и песчинки.

Можно заключить, что предположение Чейса (Chace, 1986) справедливо: *A. fimbriata* действительно имеет тесную связь с дном. По форме остатков рыбы в полных желудках можно также заключить, что она — хищник. Вероятно, нападающий хищник.

***Oplophorus spinosus* (Brulle, 1339)**

Oplophorus spinosus имеет фактически космополитическое распространение, встречается в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах. В Атлантике — от 40°с.ш. до 40° ю.ш., а Тихом — до Субантарктики. В Индийском океане самые южные находки были сделаны на широте 3Г49' ю.ш (Lenz, StruncK, 1914; Balss, 1925; Chace, 1940; 1947; Figueira, 1957; Hayashi, Miyake, 1969; Crosnier, Forest, 1973; Abbes, Casanova, 1973; Aizawa 1974; Hanamura 1983; Crosnier, 1987).

Исходя из цитированной выше литературы, можно прийти к выводу, что *O. spinosus* обитает на глубинах до 2400 м, причем ночью может подниматься почти до поверхности.

У Намибии (наши данные по материалам рейса НИС «Профессор Штокман», 1985 г.) ночью этот вид встречался на горизонтах 100-750 м, а самый большой улов был получен на горизонте 100 м.

По нашим наблюдениям в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» (Burukovsky, 1996), в районе Северо-Атлантической конвергенции (46-37°с.ш., 15-30°з.д.), *O. spinosus* встречается от 30-50 м (единственный раз в ночное время) до 1000 м, но наибольшее значение играет в уловах на горизонтах 100-300 м. В тралах, поднятых с больших глубин, возможно, попадает при выборке трала на приповерхностных горизонтах.

По Омори (Omori, 1974), этот вид сочетает черты эпипелагического и мезопелагического видов. По нашему мнению, с учетом вышесказанного, *O. spinosus* можно считать интерзональным видом, совершающим вертикальные миграции в пределах эпи- и мезопелагиали.

Размеры креветки 16-48 мм, в основном 29-43 мм; самцов 29-48 мм, самок — 32-38 мм. Размеры 16 мм имела ювенильная особь. Модальные размеры у самцов и самок совпадают (32,5 мм). Подавляющее большинство самок (15 из 21) имело гонады во II стадии, 2 особи — преднерестовые гонады и одна — только что отложенные на плеоподы яйца. Она имела размеры 38 мм и несла на плеоподах 8 яиц 2,2x3,3 мм.

Наибольшее количество креветок с полными желудками встречалось в ночное время, но питается креветка, видимо, круглые сутки, так как количество голодных особей не превышало 8%.

Состав пищи у этого вида изучен слабо. Омори (Omori, 1974) просто указывает на наличие в желудках десятиногих раков и рыбы. Мы уже давали предварительное описание

спектра питания этого вида (Буруковский, Гаевская, 1983), но на меньшем материале и с другими целями. В данной работе мы используем сборы из района Северо-Атлантической субтропической конвергенции (226 желудков, из которых 221 — с пищей, а 99 — полных; они собраны в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» в августе-октябре 1984 г. в районе, ограниченном координатами 46-37°с.ш., 15-30°з.д.) и из вод Западной Сахары (НИС «Белогорск», 1971, 1980 и 1981 гг., район ограничен координатами 21°30'-23°55' с.ш., 17°09'-16°50' з.д., глубины 300-532 м, в основном 520-532 м: 161 желудок с пищей, из них 102 полных).

Судя по форме остатков, обнаруживаемых в желудках креветки, она — хищник. Креветки и мизиды представлены относительно крупными обрывками конечностей, антенн, глазами, кусками мышц. Среди них преобладает молодь креветок из семейства Sergestidae, но попадались остатки креветок *Gennadas valens* и *Pasiphaea sivado*.

Рыба была представлена в виде хрусталиков глаз, костей (лучи плавников, ребра, позвонки, черепные кости, в том числе отолиты), чешуей (размерами не более 1-2 мм), кусками мышц. Это, как правило, представители семейства Mucrophidae, среди которых до вида был определен лишь *Ceratoscopelus maderensis*. Кроме этого были встречены остатки *Cyclothone* sp. (Gonostomiidae), которые позволили восстановить длину съеденной рыбы (около 30 мм, то есть это была взрослая особь, близкая к предельным размерам для рыб этого рода). Судя по всему, размеры и других съеденных рыб не превышали 30 мм, то есть примерно 60% длины тела хищника, а в основном, судя по размерам хрусталиков глаз (не более 0,55 мм), они были не крупнее 20 мм (40-55% от размеров хищника) и представляли собой мальков, молодь или взрослых мелких рыб.

Эуфаузииды в желудках креветок легко превращаются в массу, идентифицируемую прежде всего по мандибулам. До вида удалось определить лишь *Meganctiphanes norvegica*. Судя по размерам отростка мандибул, это фуражики, но попадались и взрослые, не превышающие 10-20 мм.

От кальмаров, как правило, в желудках остаются роговые чехлы присосок, крючки, реже — куски щупалец. Мелкие размеры этих остатков заставляют предположить, что это молодь преимущественно семейства Euploteuthidae, а один раз — *Chiroteuthis* sp. (семейство Chiroteuthidae). Несомненно, что креветка может поедать их целиком.

Кроме этого в желудках попадались копеподы, как правило, в виде сплошной массы, идентифицируемой по характерным экзо- и эндоподитам конечностей. Возможно, там же присутствуют зоэа креветок и крабов. Среди попадавшихся целыми: *Pleuromamma* sp., *Euchaeta* sp., *Candacia* sp., *Coricaeus* sp. размерами 1,7-3 мм. В одном желудке могут встречаться до 3-5 экземпляров.

Среди других остатков мы находили также эмбриональные раковины двустворчатых (размер 0,5 мм), брюхоногих (длина оперкулюма 0,6-0,7 мм, то есть сама раковина не более 1,5-2 мм) и фораминиферы (преимущественно *Globigerina* sp.), яйца ракообразных (0,3-0,45 мм).

Все это свидетельствует о том, что *O. spinosus* питается в толще воды. По способу охоты, независимо от района сбора материалов, *O. spinosus* напоминает нападающего хищника. Об этом говорит преобладание желудков, набитых одним объектом питания (особенно это относится к рыбе — см. индексы доминирования в табл. 43 и 44). Но подробный анализ обнаруживает более сложную картину.

Судя по особенностям распределения частот встречаемости различных порций пищи в желудках (см. об этом Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985, а также соотв. раздел в этой книге) в дельных районах, пищевое поведение *O. spinosus* подвержено вариациям.

В водах Западной Сахары *O. spinosus* по отношению к рыбе ведет себя как несомненный нападающий хищник, тогда как по отношению к креветкам и особенно эуфаузиидам — как хищник-собирающий или пасущийся хищник.

В северном районе *O. spinosus* значительно сильнее проявляет черты пасущегося хищника, особенно по отношению к кишечнорастворимым и копеподам. Видимо, такая лабильность — характерная черта этого вида.

Интересно отметить, что слабо меняется доступность жертв: их размеры с увеличением размеров хищника почти не увеличиваются, а размеры щетинок щетинкочелюстных даже уменьшаются.

В связи с тем, что материал по питанию *O. spinosus* собран в двух районах, отстоящих очень далеко друг от друга и относящихся к разным зоогеографическим регионам и климатическим зонам, мы описываем состав питания этого вида по отдельности для каждого района (табл. 43 и 44).

Северо-Атлантическая субтропическая конвергенция

Главным объектом питания служат рыба и эуфаузииды (табл. 41), которые, соответственно, встречаются с частотой 69,6 и 60,2%, составляя 39,7 и 38,8% от объема пищевого комка. Второстепенные объекты питания, в роли которых выступают копеподы, кишечнорастворимые и щетинкочелюстные (по частоте встречаемости), попадают в два раза реже и не превышают 6% от объема пищевого комка. К ним в какой-то степени примыкают кальмары и амфиподы (частота встречаемости соответственно 9,0 и 6,3%, доля от объема пищевого комка 2 к 4,1%), Все остальные объекты питания относятся к разряду случайных.

Онтогенетическая изменчивость, как ни странно, выражена слабо (рис. 21). Несомненно, конечно, что заметно уменьшается роль копепод, им на смену приходят эуфаузииды, которые затем, вместе с рыбой, доминируют в пище у всех размерных групп. Заметно повышается с увеличением размеров частота встречаемости кишечнорастворимых, что почти не сказывается на их роли в питании.

Таблица 43 Состав пищи

***O. spinosus* из района Северо-Атлантической субтропической конвергенции**

Food composition in shrimp *O. spinosus* in the area of the North-Atlantic subtropical convergence

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
1	2	3	4
Рыба	69,6	39,7	37,7
Эуфаузииды	60,2	38,8	37,7
Копеподы Книдарии	32,3	6,0	5,1
Щетинкочелюстные	26,6	5,6	3,1
Крылоногие моллюски	24,0	1,6	1,0
Кальмары Амфиподы	13,6	0,4	1,0
Креветки	9,0	2,0	4Д
Мизиды Остракоды	6,3	4,1	
	2,3	0,3	
	1,4	0,5	
	0,9		

1	2	3	4
Яйца	2,7	—	—
Изоподы (Бопириды)	0,9	1,0	—
Радиолярии	1,8	—	—
Тинтиноидеа	0,5	—	—
Неопределенные остатки	1,8	—	—
Всего желудков	221	99	
Коэффициент Фрермана	2,67	Частота доминирования	89,8

Складывается впечатление, что по достижении размеров 25-30 мм креветки попадают в условия, когда почти полностью отсутствует межвозрастная конкуренция из-за пищи благодаря достаточной обеспеченности ею всех размерно-возрастных групп.

Воды Западной Сахары

Здесь в пище по частоте встречаемости полностью доминирует рыба (табл. 42: 88,1%), составляющая почти две трети (72,8%) объема виртуального пищевого комка. Дополнительными объектами питания служат креветки и эуфаузииды (соответственно 35,5 и 46% — частота встречаемости, 9,2 и 8,6% — значение в объеме пищевого комка). Перепад значений очень велик: в восемь раз! Кальмары, вероятно, лишь периодически попадают здесь в пищу креветок (частота встречаемости 10,6 и значение в объеме пищевого комка 3,8%). Роль копепод оценить труднее, так как они могут иметь двойственное значение. С одной стороны, они могут оказаться вторичными, ("загрязняющими диету" по Foxton, Roe 1974 или транзитными по Нигматуллин, Топорова, 1982), с другой — в отличие от эмбриональных раковин моллюсков, щетинкочелюстных, икры ракообразных — случайных объектов питания — копеподы могут оказаться важными дополнительными источниками пищи. Аналогичным образом обстоит дело с фораминиферами, которые встречаются довольно часто (19,3%), но почти всегда в ничтожных количествах. Возможно, они могут служить одним из дополнительных источников кальция.

Диапазон размерного состава креветок в наших материалах из вод Западной Сахары был невелик (30-55 мм). Исследованиями охвачены впервые созревающая молодежь и взрослые креветки, то есть от анализа ускользнули ювенильные особи. Это не позволяет распространить наши выводы на весь онтогенез креветки (рис. 21).

И здесь рыба остается главным объектом питания *O. spinosus* в течение всего взрослого периода жизни, хотя и частота встречаемости, и особенно роль в объеме пищевого комка уменьшаются (в последнем случае почти в два раза: от 85 до 50%). Судьба дополнительных объектов питания различна. Частота встречаемости эуфаузиид, копепод и фораминифер сначала несколько возрастает, подтверждая их роль на определенном этапе жизни креветки в качестве дополнительных объектов питания, а потом падает, и лишь копеподы начинают снова встречаться у самых крупных креветок из исследованных нами. В то же время в объеме пищевого комка роль последних — никогда не превышающая 5% — полностью сходит на нет. Вероятно, у молоди креветок копеподы действительно могут играть роль одного из существенных объектов питания, у взрослых же не исключено, что они переходят на роль лишь транзитных источников энергии (Нигматуллин, Топорова, 1982).

Совсем другая роль у креветок и кальмаров, доля которых в пищевом комке у молоди ничтожна (особенно кальмаров), а у взрослых они вместе занимают около 40% объема

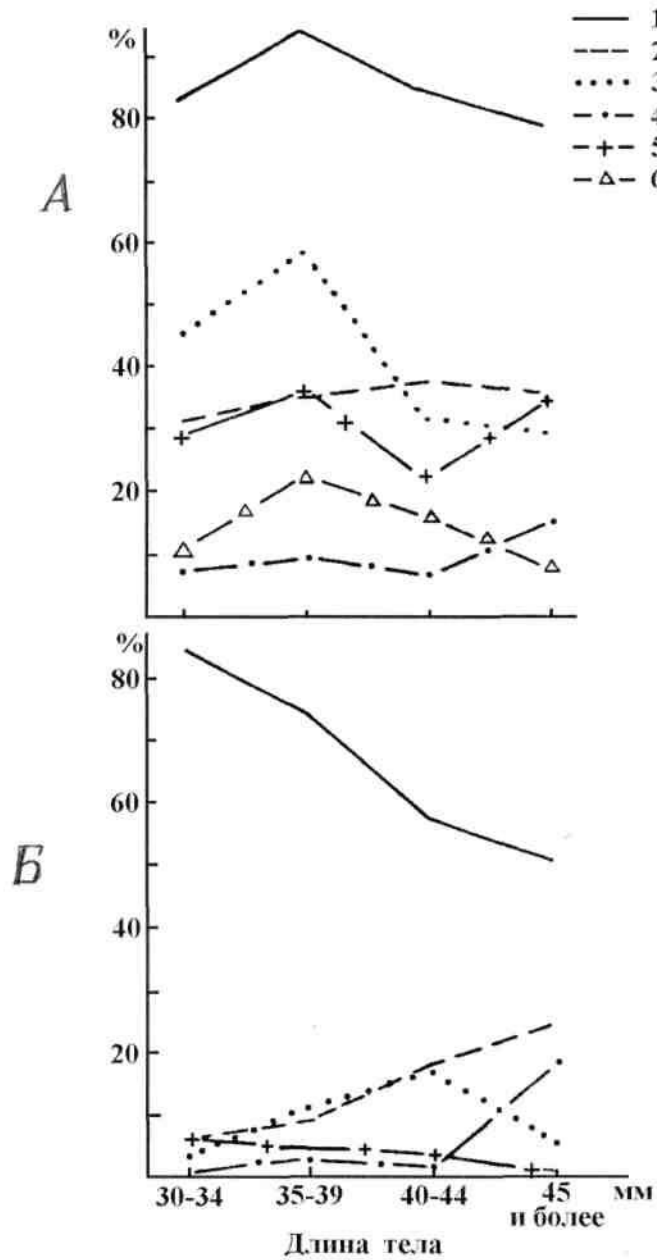


Рис. 21. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Oplophorus sp'mosus* :
 А - частота встречаемости в желудке; Б - доля в объеме виртуального пищевого
 комка;
 1 — рыба; 2 — книдарии; 3 — эуфаузида; 4 — крылоногие моллюски; 5 —
 копепода; 6 — щетинкочелюстные

Fig. 21. Ontogenetic variability of food spectrum in shrimp *Oplophorus sp'mosus*: A -
 frequency of occurrence; Б - share in the volume of virtual food lump. 1 — teleost
 fishes; 2 - cnidarians; 3 - euphausiids; 4 — pteropods; 5 - copepods; 6 — chaetognaths

**Таблица 44 Состав
пищи у креветки *Oplophorus spinosus* в водах Западной Сахары Food composition
in shrimp *Oplophorus spinosus* in the waters of Western Sahara coast**

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Рыба	88,1	72,8	69,6
Креветки	35,5	9,3	2,9
Эуфаузииды	46,0	8,6	4,9
Кальмары	10,6	3,8	2,9
Копеподы	32,3	2,5	
Фораминиферы	19,3	0,5	—
Гастроподы	4,3		
Амфиподы	1,9	—	—
Щетинкочелюстные	6,2		
Гетероподы	1,2	—	—
Личинки ракообразных	1,2	—	—
Мизиды	0,6	0,9	1,0
Гидроидный полип	3,1	0,2	—
Двустворчатые моллюски	1,2	—	—
Мегалопа	1,2	—	—
Яйца ракообразных	6,2	—	—
Неопределенные остатки	3,1	1,2	1,0
Радиолярии	0,6	—	—
Песчинки	1,2	0,1	—
Обломки	3,1	—	—
Книдарии	0,6	—	—
Всего вскрыто желудков	161	102	
Коэффициент Фроермана	2,67	Частота доминирования	81,4

пищевого комка, превращаясь в действительно дополнительные объекты питания. Благодаря им креветка из практически монофага-рыбоеда превращается в активного пелагического хищника, питающегося на относительно ранних этапах онтогенеза планктонными и макропланктонными организмами, среди которых преобладают молодь и мальки пелагических рыб, а с возрастом переходящего к нападению на микронектонные объекты, к каковым относятся креветки и кальмары. С дном *O. spinosus* практически не связан, хотя временами может охотиться вблизи него, о чем говорят находки в желудках обрывков гидроидных полипов, песчинок, обломков.

Видимо, именно в это время может попадать в желудки придонных рыб (*Aphanopus carbo* - Figueira, 1957, *Dentex macrophtalmus* — наши данные), хотя в основном им питаются придонно-пелагические хищники. В их число входит из рыб *Beryx splendens* (Berycidae), *Coriphaenoides rupestris* (Macrouridae), *Hoplostethus atlanticus* (Trachichthyidae), *Centrophorus granulosus*, *Merluccius capensis* (Merlucciidae). Помимо этого им питаются дельфин *Stenella plagiodon*, кальмары *Sthenoteuthis pteropus*, *Ommastrephes hartrami*, а также глубоководные креветки *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana*.

К сожалению, в наших сборах была очень слабо представлена мелкая молодь, поэтому наши представления об онтогенетической изменчивости питания этого вида неполны. В целом наблюдается уменьшение частоты встречаемости и доли в виртуальном пищевом комке рыбы (рис. 21), хотя она все равно составляет около 50% объема пищевого комка. Зато возрастает сначала доля эуфаузиид, а затем квидарий и крылоногих моллюсков. Оставаясь микронектонным хищником, *O. spinosus* начинает больше употреблять относительно малоподвижных макропланктонных животных.

Сравнение состава пищи и его онтогенетической изменчивости, а также способов охоты у *O. spinosus* из двух районов показывает довольно высокую их пластичность. При общем доминировании рыбы значение в питании различных второстепенных, дополнительных объектов питания меняется очень сильно. Это еще раз подтверждает, что в каждый данный момент в пище креветки преобладает наиболее доступный ей объект питания из тех, что имеются в ее спектре.

Однако о *O. spinosus* складывается впечатление значительно более выраженной пластичности. Приближаясь по размерам к макропланктонным формам, эта креветка демонстрирует и черту, присущую животным этой экологической группировки: отсутствие узкой трофической специализации.

Oplophorus novaezealandiae de Man, 1931

Oplophorus novaezealandiae — циркумтропически-субтропический вид Южного полушария (Crosnier, Forest, 1973; Kensley et al., 1987). В Атлантическом океане известна в районе между 19°45' и 25°08' ю.ш., над глубинами 322-3600 м, мористее изобаты 400 м попадаясь в каждом улове (наши данные). В этот период над материковым склоном (400-1000 м) *O. novaezealandiae* составляет 50% всей биомассы креветок, а удельная биомасса и численность достигают максимума (Burukovsky, 1994). Мористее они уменьшаются до минимума над глубинами более 2000 м. Летом 1986 г. вид распределен несколько иначе. Его частота встречаемости достигает максимума лишь над глубинами более 2000 м, а наибольшая удельная биомасса и численность отмечены над большими глубинами, чем осенью. Видимо, центр плотности населения *O. novaezealandiae* в летнее время смещается мористее (Burukovsky, 1994).

По данным Кронье и Фореста (Crosnier, Forest, 1973), этот вид встречается на глубинах до 730 м, причем ювенильные — до 200 м. Мы имели один улов с глубины 1000 м. Однако все эти сборы проведены незакрывающимися орудиями лова. По нашим данным (Burukovsky, 1994), вертикальное распределение *O. novaezealandiae* заметно меняется в течение года. Так, в осеннее время она попадает во всех уловах на всех горизонтах, тогда

как в летнее время частота встречаемости вида возрастает с глубиной, достигая максимума на горизонте 600 м. Доля вида в биомассе креветок разных глубин пелагиали меняется кардинально: осенью она максимальная на горизонте 100 м, а летом — 500 м.

Менее изменчивы распределение по глубинам плотности и удельной биомассы. И осенью, и летом в слое 50 м наблюдается пик плотности населения. Второй пик прослеживается очень хорошо осенью на глубине 500 м, и летом — 750 м.

Наши материалы по питанию этого вида собраны в рейсах НИС "Профессор Штокман" 19.04.-05.05.1985 (19°45'-30°17' ю.ш., 10°48'-13°30' в.д., глубины места лова 322-3600 м, горизонты лова 50-1000 м) и НИС "Академик Курчатов" (17.01.-31.01.1986, 17°30'-25°09' ю.ш., 10°55'-13°09' в.д., глубины места лова 590-2835 м, горизонты лова 100-750 м). Для определения состава пищи нами исследовано около 1200 желудков, 1011 из них были с пищей, а 346 — полными.

Размеры креветки в наших сборах колебались от 10,7 до 48 мм. У особей с длиной 10,7-15 мм под карапаксом, в области, соответствующей гепатопанкреасу, хорошо заметны глыбки желтка. У самых мелких желток почти полностью занимает весь объем головогруды. Его количество уменьшается с увеличением размеров, практически исчезая у креветок, достигающих 15 мм. Можно полагать, что наименьшие особи — только вылупившиеся из яиц и еще не перешедшие к экзогенному питанию.

Следующая размерная группировка — ювенильные креветки, начиная с размеров от 15 мм. Они уже вполне сформированы, но пол их визуально не определим. У них имеется только *Appendix interna*, а гонада развита так слабо, что ее невозможно отличить от окружающих тканей. Максимальные размеры этой категории креветок достигают 27-28 мм, и они сильно завышены, так как наименьшие размеры особей с *Appendix masculina* самцов равны 19 мм, а наименьшие размеры самок с гонадой во II стадии зрелости - 21 мм. Следовательно, в категорию ювенильных фактически попадают все самки с гонадами I стадии зрелости и все самцы без *Appendix masculina*.

Последняя размерная категория объединяет самцов и самок. Их максимальные размеры в январе составляли 45 мм у обоих полов, а в апреле-мае у самцов 47, а у самок — 48 мм. В июньской пробе крупных особей не было. Это, видимо, объясняется тем, что она была собрана в приповерхностных горизонтах (30-70 м).

Размеры взрослых креветок обоих полов отличаются мало. Самцы несколько крупнее самок. Структура размерного состава у *O. novaezealandiae* несколько изменяется от сезона к сезону. Модальные размеры ювенильных особей составляют неизменно 22 мм. Летом и осенью самцы представлены двумя модальными группировками. Летом (в январе) это 22 и 34 мм, осенью — 25 и 34-37 мм. Зимой первая группировка исчезает, и мода самцов снова равна 34 мм. Налицо рост, который у молоди достигает 10-12 мм за полгода, а у крупных — примерно 3 мм за то же время.

В водах Намибии *O. novaezealandiae* — от момента вылупления до откладывания яиц на плеоподы — живет около года. Половозрелые особи могли бы нереститься второй раз, но они или погибают после вылупления постличинки из первой кладки, или уносятся Бенгельским течением за пределы вод Намибии. Однако первое кажется более вероятным, так как в противном случае большое количество крупных самок с только что отложенными яйцами должны были быть встречены там и в те сроки, где и когда было отмечено повышенное содержание только что вылупившихся особей.

По типу питания *O. novaezealandiae*, несомненно, хищник, о чем говорит форма остатков, обнаруживаемых в желудках.

Рыба в желудках креветок представлена косточками и тканями лучей плавников, фрагментами мягких тканей тела, позвонками, реже — хрусталиками глаз, то есть фрагментами головы. Ни разу не удалось — даже в желудках, целиком наполненных остатками рыбы — из фрагментов составить целую рыбешку. Судя по этому, а также по диаметру хрусталиков, находимых в желудках (0,3-0,8 мм), креветка нападает на особей сравнимых с ней размеров.

Это же относится к креветкам и кальмарам. Первые представлены придатками тела, а вторые — обрывками щупалец. Видовая принадлежность практически неопределима. Можно лишь утверждать, что среди креветок встречались представители *Sergestidae*, а среди кальмаров — *Abraliopsis* sp.

Эуфаузииды встречались в желудках целиком и, как минимум, по два экземпляра. Чаще попадались желудки, содержащие по 3-6 рачков размерами 15-20 мм, то есть до 25-40% от размеров хищника. Среди них абсолютно преобладал *Nematoscelis megalops*. По одному разу встречены *Thysanoessa gregaria* и *Thysanopoda* sp.

Копеподы в желудках *O. novaezealandiae* представлены, как минимум, девятью видами. Полностью преобладает *Pleuromamma* sp. (в том числе *P. robusta*), на втором месте — *Calanoides carinatus*, *Metridia lucens*, *Rhyncalanus nasutus*, *Pareuchaeta* sp. По одному разу были встречены *Chiridius* sp., *Aetidiopsis carinata*, *Canthoalanus minor*. Количество копепод в желудках было не менее 3-4, достигая в полных желудках 10-12 экземпляров.

Среди объектов питания полностью преобладают пелагические животные, однако случаи находок в желудках песчинок и обломков донного происхождения, по виду имеющих карбонатный состав, говорят о возможности охоты креветок у дна.

Чаще всего в пищевом комке встречаются эуфаузииды — практически в каждом желудке (табл. 45). Они же составляют более половины объема реконструируемого усредненного пищевого комка. Им сопутствуют три объекта, частота встречаемости которых, хотя и меняется по сезонам, но значительно превышает как частоту встречаемости, так и долю в пищевом комке прочих объектов питания. Это копеподы, рыба и щетинкочелюстные. Остальные жертвы, видимо, служат случайными объектами питания.

Таблица 45

Состав пищи у креветки *O. novaezealandiae*
Food composition in shrimp *O. novaezealandiae*

Объекты питания	Частота встречаемости, %		Значение в объеме пищевого комка, %	
	23.01-02.02.	18.04.-6.05.	23.01-2.02.	18.04.-06.05.
	1986	1985	1986	1985
Эуфаузииды	73,7	90,8	53,9	68,8
Копеподы	47,8	49,7	11,5	14,0
Щетинкочелюстные	37,6	20,7	21,8	3,4
Рыба	30,3	75,0	7,2	12,1
Фораминиферы	11,7	3,0	—	—
Кальмары	7,9	5,0	1,6	0,1
Сальпы (??)	5,8	—	1,5	—
Амфиподы	3,7	0,2	2,3	—
Креветки	1,4	2,3	—	1,6
Личинки декапод	+	—	—	—
Икра	1,0	—	—	—
Книдарии	0,4	—	—	—
Метацеркарии дидимозоид	+	—	—	—
Радиолярии	0,3	—	—	—
Неопределенные ракообразные	1,3	—	0,1	—
Неопределенные остатки	2,4	—	0,1	—
Крылоногие моллюски	—	0,3	—	—
Песчинки	0,2	—	—	—
Количество желудков	716	218	294	128
Коэффициент Фроермана	1,20	2,47		

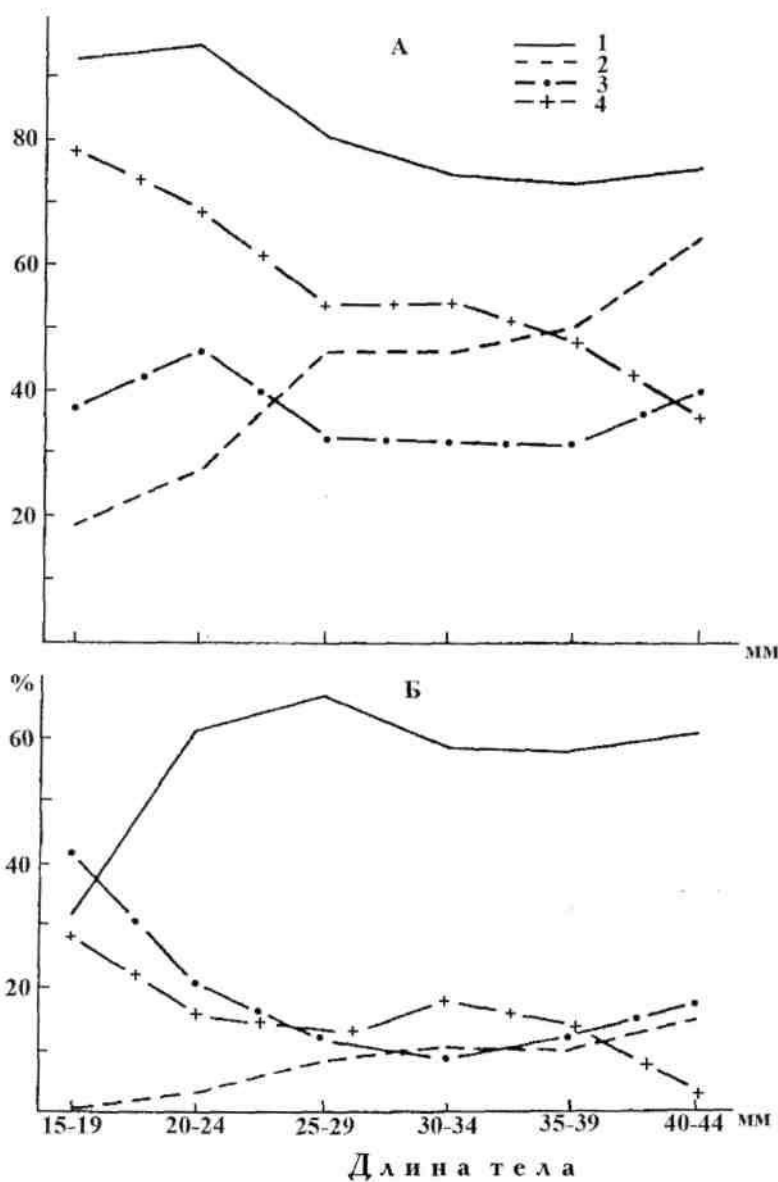


Рис. 22, Онтогенетическая изменчивость питания *Oplopliorus novaezealandiae*

А — частота встречаемости различных объектов питания; Б — их доля в объеме пищевого комка.

1 — зусраузида; 2 — рыба; 3 — щетинкочелюстные; 4 — копепода

Fig. 22. Ontogenetic variability of food spectrum in shrimp *Oplopliorus novaezealandiae*.

A - frequency of occurrence; Б - share in the volume of virtual food lump. 1 - euphausiids; 2 — teleost fishes; 3 - chaetognaths; 4 - copepods

Некоторые колебания состава пищи по сезонам не нарушают общей картины.

Изменение состава пищи с размерами тела прослежено от наименьших размеров, при которых креветка только переходит на экзогенное питание (рис. 22). В этот период креветка питается в основном эуфаузидами и копеподами, но в объеме пищевого комка доминируют щетинкочелюстные, эуфаузииды и копеподы. Затем частота встречаемости эуфаузиид несколько снижается, при размерах 30–34 мм стабилизируется, а в объеме пищевого комка, напротив, их доля возрастает до, примерно, 60%, что говорит о переходе на питание более крупными особями.

Напротив, и частота встречаемости, и доля в пищевом комке копепод и щетинкочелюстных заметно снижаются. Им на смену приходит рыба, которая вместе с эуфаузидами составляет у самых крупных особей основу питания.

Следовательно, только что перешедшая на экзогенное питание креветка — хищник-планктофаг, с возрастом переходящая на макропланктофагию.

Сами креветки были встречены в желудках таких рыб, как *Macruronus magellanicus* (Merlucciidae) с банки Вальдивия (наши данные) и, вероятно, *Helicolenus tristanensis* (Scorpaenidae) из южноафриканских вод (Kuderskaya, 1980).

***Oplophorus gracilirostris* A. Milne-Edwards 1881**

Oplophorus gracilirostris встречается в Индо-Вестпацифике (от Юго-Восточной Африки до Индонезии, Филиппин, южной Японии, о-вов Фиджи и Гавайских) и западной части Атлантического океана (Мексиканский залив, Багамские о-ва, Карибское море), ловится на глубинах 274–763 м. Мезопелагический вид (Chase, 1986).

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Витязь» 28.10.1988 г. (12°19' ю.ш., 53°1Г в.д., глубина 384–390 м) и 23.11.1988 г. (25°28 с.ш. и 35°08 в.д., глубина 535–430 м). В нашем распоряжении были 27 желудков, из которых 17 были с пищей. Ни одного полного желудка не было.

Креветка имела размеры 44–66 мм (самцы — 51–66, самки 44–59 мм). Все креветки были половозрелыми.

Таблица 46

Состав пищи у креветки *Oplophorus gracilirostris* Food composition in shrimp *Oplophorus gracilirostris*

Объекты питания	Частота встречаемости, %
Рыба	64,7
Щетинкочелюстные	47,1
Эуфаузииды	29,4
Каринарии	11,8
Фораминиферы	11,8
Копеподы	11,8
Книдарии	5,9
Двустворчатые моллюски	5,9
Песчинки	11,8
Всего желудков	17
Коэффициент Фроермана	1,77

Из-за отсутствия полных желудков судить по полупереваренным остаткам жертв об их форме было невозможно. Но скелетные остатки (хрусталики глаз рыб диаметром 0,3–1,2 мм, радулярные зубы каринарии высотой 0,3–0,6 мм, раковинка двустворчатого моллюска 0,25 мм) позволяют предполагать, что креветка питается молодью или мелкими жертвами.

По частоте встречаемости (табл. 46) выделяются 3 объекта питания: рыба, щетинкочелюстные и эуфаузииды, что вполне обычно, если сравнивать с другими видами из семейства

Oplophoridae. Вероятно, *O. gracilirostris* по своим трофическим характеристикам близок к предыдущему виду. Малая величина коэффициента Фроермана позволяет предположить, что *O. gracilirostris* по способу охоты — нападающий хищник.

***Oplophorus typus* A. Milne-Edwards 1881**

Oplophorus typus — индо-востопацифический вид, встречающийся от Юго-Восточной Африки до Филиппин и Индонезии, где может считаться обычным. Не известен восточнее Новой Гвинеи. Его относят к мезопелагическим видам. У Филиппин он встречался на глубинах 393-1033 м, в водах Индонезии — 386-2361 м, но чаще всего в диапазоне 500-700 м (Chase, 1986).

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Витязь» 10.01.1988 в районе 09°28'-09°46' ю.ш. и 60°09'-60°05' в.д. Было вскрыто 12 желудков, в 10 из которых оказалась пища. Полных желудков не было. Размеры креветок (ОД) 43-54 мм. Три самца имели длину 46-54 мм, а самки — 43-51 мм. Все они имели вителлогенные или даже преднерстовые гонады.

В девяти желудках встречены остатки щетинкочелюстных (длина щетинок 0,45-0,7 мм), в трех — остатки рыб (диаметр хрусталика глаза 0,15 мм) и сифонофор, в двух — копепоид (*Oncaea* sp., *Pleuromamma* sp.) и по одному разу попались эуфаузиида и раковинка моллюска из Pteropoda.

Отсутствие песчинок, донных фораминифер и других донных объектов позволяет предположить, что *O. typus* питался в толще воды и в его питании абсолютно доминировали щетинкочелюстные (частота встречаемости 90%). О способе охоты и других трофических характеристиках по столь малому объему материала судить затруднительно. Правда, коэффициент Фроермана меньше двух (1,9), как у нападающих хищников.

***Notostomus elegans* A. Milne-Edwards 1881**

Notostomus elegans можно с осторожностью отнести к космополитам. Во всяком случае, он известен из вод Филиппин и Индонезии, в Восточной Пацифике у Эквадора, а также в северной части Атлантического океана от 36°13' с.ш. (Бермудские о-ва) до о-вов Зеленого Мыса (20°41' с.ш.; 31°53' з.д.). Известен с глубин 1417-3006 м, но незамы-кающимися орудиями лова (Crosnier, Forest, 1973; Chase, 1986). В районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции этот вид тяготеет к ее южной части (40°58'-36°18' с.ш.; 18°59'-22°57' з.д.), встречаясь на глубинах 770-900 м. Одна находка (сомнительная: возможно, креветка осталась в трале с предыдущего лова) — с глубины 500 м.

Было исследовано 5 желудков с пищей. Лишь один был полон. В четырех желудках найдены остатки рыбы, в двух — квидарий, в одном найдены остатки крылоногого моллюска. В единственном полном желудке 80% его объема было занято остатками сифонофоры, а 20% — планктонными фораминиферами (*Globigerina*).

Без сомнения, *N. elegans* питается в пелагиали и связи с дном во время сбора материалов не имел. Вероятно, нападающий хищник.

***Notostomus crosnieri* Macpherson 1984**

Notostomus crosnieri известен пока только из западноафриканских вод между 25° с.ш. и 19° ю.ш. на глубинах 725-1005 м (Crosnier, Forest, 1973; Chase, 1986). В водах Либерии этот вид нам попался в улове донным тралом с глубины 607-835 м, а в водах Намибии (точнее см. ниже) несколько креветок были пойманы ночью над глубиной 1540-1550 м, но на горизонте 50 м.

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Белогорск» 27.01.1981 г. в водах Либерии (04°26' с.ш., 09°13' з.д., с глубины 807-835 м) и в рейсе НИС «Академик Курчатов» (ст. 4941, 26.01.1986, 01.40-02.12, 21°59' ю.ш., 12°14' в.д., ГМ 1540-1550 м, ГЛ 50 м).

Было исследовано 8 желудков, в пяти из которых была пища, а один был полным. Размеры креветок (ОД) 35-40 мм, все — неполовозрелые самки.

Четыре исследованных желудка (в том числе и полный) содержали остатки книдарии, вероятнее всего, сифонофор. В 5-м были остатки эуфаузииды.

Наличие остатков книдарии в желудках (особенно полных) у двух описанных выше представителей рода *Notostomus*, как выяснилось, далеко не случайно. Оказываются, существуют прямые наблюдения за нападением креветок *N. robustus* (Северо-Западная Атлантика) на медузу *Atolla wefillei* (Moore et al., 1993). Авторы статьи, кроме этого, ссылаются на сообщение их коллеги о том, что нематоцисты каких-то книдарии обнаруживались им в желудках *N. gibbosus* из Мексиканского залива. Не исключено, что питание книдариями — экологическая «профессия» данного рода.

***Ephyrina figueirai* Crosnier, Forest 1973**

Ареал *Ephyrina figueirai* изучен еще недостаточно. С уверенностью можно утверждать лишь, что этот вид — обитатель северной умеренной и субтропической зон Атлантического океана, где отмечен в районе от юго-запада Ирландии (51°22' с.ш.; 12° з.д.) до Канарских о-вов (28° с.ш.) и от Бискайского залива до окрестностей о-ва Мадейра (из желудков рыбы *Aphanopus carbo*) и Бермудских о-вов (Chace, 1940; Crosnier, Forest, 1973; Abbes, Casanova, 1973). Кроме этого имеются находки из Индийского океана, Филиппин, Индонезии (море Хальмахера) (Chace, 1986). В районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции, где были собраны наши материалы, *E. figueirai* встречалась в районе 46°07'-36°18' с.ш.; 28°45'-16°59' з.д. в каждом четвертом улове, входя в группу второстепенных видов. Ее считают батипелагическим видом, который встречается на глубинах 600-2350 м (Crosnier, Forest, 1973; Abbes, Casanova, 1973), или мезопелагическим (Chace, 1986). В последнем случае потому, что у Филиппин к северу от Миндоро *E. figueirai* была поймана бим-тралом на глубинах 497, а к югу от п-ова Бондок (о-в Лузон) — 1682 м. В наших сборах этот вид начинает попадаться с 600 м, максимальная частота встречаемости и доля в улове креветок достигается на глубинах около 900 м (Burukovsky, 1996). Возможно, Чейс прав, считая *E. figueirai* мезопелагической креветкой.

Материал был собран в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» с 11.8. по 14.09.1984 г. в районе, ограниченном координатами 42°28'-36°18' с.ш. и 24°00'-18°00' з.д. Орудие лова — незамыкающийся пелагический трал. Креветки были пойманы на глубинах 600-1260 м. Всего исследовано содержимое 183 желудков, но пища была встречена в 122, и лишь 9 из них были полными. Размеры креветок (длина карапакса) 5-25 мм (в пересчете на полную длину — 27-102 мм; самцы — 9-25 или 40-100 мм). Среди самок полностью преобладали неполовозрелые особи (60%), 33% самок имели гонады во II стадии зрелости и лишь у 7% крупных особей мы обнаружили гонады на том или ином этапе вителлогенеза.

Таблица 47

Состав пищи у креветки *Ephyrina figueirai* **Food composition in shrimp *Ephyrina figueirai***

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в пищевом комке, %	Частота доминирования, %
1	2	3	4
Книдарии	63,9	59,0	60,0
Рыбы	41,0	21,0	20,0
Жидкий жир	41,0	10,0	10,0

1	2	3	4
Эуфаузииды	9,8	6,0	—
Щетинкочелюстные	9,0	—	—
Копеподы	5,7	4,0	—
Птероподы	5,7	—	—
Икра	3,3	—	—
Амфиподы	2,5	—	—
Кальмары	2,5	—	—
Креветки	1,6	—	—
Мизиды	0,8	—	—
Изоподы-Бопириды	0,8	—	—
Голотурии	0,8	—	—
Неопределенные ракообразные	5,7	—	—
Всего желудков	122	9	
Коэффициент Фроермана	1,94		

Подавляющее большинство желудков с пищей содержало лишь ее остатки (балл наполнения 1). Желудков, заполненных хотя бы наполовину, было не на много больше, чем полных. Это очень типично для хищных креветок. То, что *E. figueirai* именно к ним и относится, недвусмысленно свидетельствует и форма остатков пищи. Как правило, от рыб остаются кости, а в более полных желудках — мягкие ткани. По встреченным отолитам удалось установить, что это молодь рыб из семейства Muctophidae (в частности, *Ceratoscopelus maderensis*). Эуфаузииды представлены прежде всего мандибулами, но однажды попались несомненные остатки *Nematoscelis* sp., зараженной паразитическим рачком (Vorigidae). Остатки книдарий (вероятнее всего, сифонофоры) представляли собой аморфную массу, содержащую большее или меньшее количество книдоцист. Примерно также выглядели остатки Saginagia, которые можно было опознать по характерным радулярным зубам. Среди амфипод один раз был опознан представитель семейства Vibiliidae, а среди креветок — *Stylopandalus richardi*.

Все жертвы *E. figueirai* — пелагические животные. К ним же, вероятнее всего, относится и голотурия, несомненные скелетные элементы которой были найдены в одном из желудков. По-видимому, это была пелагическая *Pelagothuria natatrix* (Гебрук, 1990).

Можно заключить, что *E. Figueirai*. по крайней мере в районе исследования, никакой связи с дном не поддерживает и питается исключительно пелагическими жертвами.

По частоте встречаемости в питании *E. figueirai* абсолютно доминируют (табл. 47) книдарий (63,9%). Они же занимают почти 60% объема виртуального пищевого комка, хотя эта характеристика предварительная (слишком мало полных желудков было в нашем распоряжении). Второе и третье места делят рыба и жидкий жир (по 41%), но в виртуальном пищевом комке рыба занимает в два раза больше места (21%). Все остальные объекты питания встречаются, как минимум, в 4 раза реже. Получается, что *E. figueirai* предпочитает более пассивных жертв, хотя способна охотиться достаточно успешно и на молодь рыб.

Как видно из вышесказанного, в желудках постоянно встречался жидкий жир оранжевого цвета. Как правило, это были более или менее крупные капли. Более того, он попадался и в пустых желудках, где занимал до 10%, а изредка 20-50% объема пустого желудка. У одной особи желудок был заполнен жиром целиком. Это позволяет

предполагать, что эзофагус *E. figueirai* может служить депо для жира как источника энергии.

Можно заключить, что *E. figueirai* — батипелагический хищник, питающийся исключительно пелагическими жертвами. Это подтверждается высокой частотой доминирования (90%) и тем, что коэффициент Фроермана равен 1,94. Его жертв можно отнести к макропланктонным или микронектонным хищникам.

***Meningodora vesca* (Smith 1887)**

Meningodora vesca — широко распространенный вид, встречающийся в Атлантике и Индо-Вестпацифике до 150° в.д. В Атлантическом океане распространена от Исландии до экваториальных вод, а также встречается в водах Конго, Габона и Анголы (01°20'-05°48' ю.ш.; 12°35'-08°15' в.д.). Обитает на глубинах от 650 до 2440 м (Chase, 1940, 1986; Crosnier, Forest, 1973; Abbes, Casanova, 1973; Aizawa, 1974).

В районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции (46°07'-36°18' с.ш.; 15°01'-29°5Г з.д.) мы встречали этот вид на глубинах 500-1260 м, но чаще всего глубже 800 м. На глубинах около 100 м количество креветок в пробе заметно увеличивалось.

Исследовано 14 желудков, из которых только в двух была пища. В одном случае это были книдоцисты каких-то книдарий, во втором — остатки хищной эуфаузииды *Nematoscelis megalops*, очень крупной (тоже хищной) копеподы, а также ракообразного с крепким панцирем. Своеобразная скульптура обрывков панциря позволяет предполагать, что это личинка Ecyonicus, принадлежащая какому-то глубоководному лангусту из семейства Polychelidae. Нет сомнений, что *M. vesca* может охотиться как нападающий хищник.

Семейство Pasiphaeidae *Pasiphaea semispinosa* Holthuis, 1951

Pasiphaea semispinosa обитает в западноафриканских водах от 21°30' с.ш. до 29° ю.ш. Встречается вдоль берегов Западной Сахары, Мавритании, Сенегала, Гвинеи Бисау, Сьерра-Леоне, Либерии, Габона, Конго, Анголы и Намибии (Буруковский, 1976, 1978, 1982; Буруковский, Роменский, 1985, 1989, 1995; Holthuis, 1952; Crosnier, Forest, 1973). Большая часть ее ареала лежит в тропических водах, следовательно, это эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области (Буруковский, 1998).

У Намибии она, однако, заходит далеко на юг от 17° ю.ш. (Буруковский, 1998; Буруковский, Роменский, 1985; Varange, 1989; Macpherson, 1983, 1988, 1991), то есть за пределы зоогеографической границы, которая для шельфовых видов приурочена к устью реки Кунене, для видов кромки шельфа — 22° ю.ш. и верхнесклоновых — 26° ю.ш. (Буруковский, 1998).

У *P. semispinosa* южная граница распространения в ее предельном значении достигает рубежа, южнее которого меняется годовой ход динамики апвеллинга (29° ю.ш.). К югу от него апвеллинг достигает максимума в летнее время, а минимума — в зимнее, а к северу — наоборот (Shannon, 1972). Благодаря этому здесь в течение всего года сохраняются низкие температуры воды, скорее характерные для нотальной зоны, а не субтропиков, к которым географически относятся эти широты. Севернее прибрежные воды находятся под воздействием теплого Ангольского течения, субтропическая вода которого на поверхности достигает в летнее время Уолфиш-Бэя (23° ю.ш.). Видимо, поэтому *P. semispinosa* все же наиболее обычна севернее 20° ю.ш. Южнее она входит в состав видов смешанной обедненной фауны креветок (Буруковский, 1998; Буруковский, Роменский, 1985).

Здесь этот вид в летнее время (по данным за период с 13.01 по 13.02.1986 года) распространен повсеместно, хотя частота его встречаемости в уловах донного трала уменьшается с севера на юг.

Судя по литературным данным, *P. semispinosa* встречается как в пелагиали, так и у дна. Обитание и там, и там подтверждается находками этого вида в питании как придонно-пелагических (*Trachurus trachurus*, *Merluccius cadenati*, *M. polli*, *M. capensis*), так и донных (*Chelidonichthys capensis*) рыб и креветок (*Plesionika martia*, *P. ensis*) (Буруковский, 1986; Konchina, 1989; Gibbons et al., 1994). То, что она может вести придонный образ жизни, подтверждается находками в ее желудках только крупных особей кальмара *Todarodes angolensis*, которые, как нам сообщил Ч.М. Нигматуллин, держатся именно у дна. Облавливается над глубинами 300-1100 м на горизонтах между 74 и 700 м (Crosnier, Forest, 1973).

В январе-феврале 1986 г. (Буруковский, Роменский, 1989) *P. semispinosa* была встречена на глубинах от 250 до 500 м. Максимум частоты встречаемости приходился на горизонты 300-500 м, где она попадалась в каждом втором лове. На горизонтах 250-350 м на ее долю приходилось 94-100% улова креветок. За получасовое траление их количество могло достигать тысяч экземпляров. С глубиной частота встречаемости и доля в улове *P. semispinosa* сильно уменьшались.

Эти данные получены донными орудиями лова и, вероятно, отражают не столько собственно батиметрическое распределение вида, даже у дна все-таки обитающего в толще воды (на дне жить представители рода *Pasiphaea* не могут из-за своих сильно редуцированных ходильных ног), сколько зависимость его распределения от расстояния до берега. По данным облова *P. semispinosa* пелагическими орудиями лова в летний (январь 1986 г.) и осенний (апрель-май 1985) периоды (Буруковский, 2000, с. 68, рис. 1), обнаруживается, что, независимо от сезона и частота встречаемости, и плотность стай, и доля вида в общей биомассе креветок достигают максимума над глубинами менее 400 м. Следовательно, ареал *P. semispinosa* в водах Намибии представляет собой вытянутую над кромкой шельфа полосу и, видимо, находится в пределах влияния вод Ангольского течения.

Особенности вертикального распределения *P. semispinosa* в толще воды выражены менее четко. Она встречается на всех горизонтах от 50 до 500 м. И плотность стай, и удельная биомасса креветки, как и следовало ожидать из вышесказанного, достигают максимума над глубинами менее 500 м. Прослеживается лишь некоторая тенденция возрастания количества креветки в уловах на горизонтах 100 и 500 м по сравнению с нижележащими. На этих же горизонтах она достигает наибольшего значения в таксоцене креветок, составляя в среднем 22-25% их биомассы.

Объяснением этой особенности ее вертикального распределения может быть относительно высокая активность миграций креветки по вертикали. Так, Баранже (Barange, 1989) отмечает, что в течение нескольких часов численность зоопланктона, в котором абсолютно доминировала *P. semispinosa*, на глубинах выше 200 м в районе 25°50' ю.ш. в течение нескольких часов возросла в 7 раз, после чего креветка быстро исчезла.

Такие особенности распределения *P. semispinosa* ставят ее несколько особняком среди других пелагических креветок (Omori, 1974). Видимо, ее необходимо выделить в специальную группу придонно-пелагических видов кромки шельфа.

Наши материалы собраны тралом Айзекс-Кидда в период с 18.04 по 06.05.1985 г. в районе 19-25° ю.ш., в основном ночью (между 21 и 06.30 ч) над глубинами 260-3600 м по горизонтам 50, 100, 200, 300, 500 и 750 м (33 лова, рейс НИС «Профессор Штокман»; 86 самцов и 345 самок) и в период с 17.01 по 31.01.1986 г. также ночью (19.20-04.15 ч) в районе 17°30'-25°13' ю.ш. над глубинами 340-2330 м по горизонтам 50, 100, 200, 300 и 750 м (19 ловов в рейсе НИС «Академик Курчатов»; 235 самца и 576 самок). Еще одна проба была взята из улова донного трала (НПС «Гижига», 01.02.1975, 17°29' ю.ш.; 11°2Г в.д.; 17 самцов, 82 самки). Общий объем исследованного материала — 1477 желудков, в 983 из которых была обнаружена пища, а 166 были полными.

Размеры креветок 24-56 мм. Диапазон размерного состава у обоих полов одинаков, модальные размеры самок такие же или несколько меньше, чем у самцов. И летом, и осенью размерный состав характеризуется одновершинной кривой, но в январе в уловах присутствует довольно большое количество мелких особей.

Для того чтобы стали понятнее некоторые трофические особенности этого вида, необходимо отметить некоторые специфические черты его биологии размножения. Это отсутствие впервые созревающих самок и массовый пропуск очередного нереста у *P. semispinosa* в водах Намибии. Относительно крупные размеры ювенильных особей (только что вылупившиеся из яиц *P. semispinosa* должны иметь длину тела не менее 10 мм, судя по размерам яиц), встреченных в водах Намибии; заметное увеличение их модальных размеров от лета к осени и, напротив, уменьшение модальных размеров половозрелых самок за этот же период заставляют предположить, что население *P. semispinosa* вод Намибии — преимущественно тропического вида, находящегося здесь у южной границы своего ареала, — приносится сюда Ангольским течением (Буруковский, 2000). Видимо, гидрологическая обстановка в районе позволяет завершить эмбриональное развитие яиц, уже отложенных на плеоподы, но не создает условия для развития гонады. Это позволяет предположить, что воды Намибии служат зоной экспатриации для *P. semispinosa*.

Мы ранее уже описывали питание *P. semispinosa* (Буруковский, 1986а, 2000). В этой книге использованы более полные материалы второй из этих работ. Упоминание о том, что у взрослых креветок в пище преобладают эуфаузииды, имеется также в работе Гиббонса с соавт. (Gibbons et al., 1994).

У подавляющего большинства креветок в желудках, содержащих пищу, находились лишь трудно перевариваемые остатки их жертв, как правило, одной особи. Исследование полных желудков подтвердило это. В результате среднее количество пищевых объектов в желудке *P. semispinosa* равно 1,25. Это типично для нападающих хищников.

Среди жертв доминируют эуфаузииды (табл. 48), в первую очередь *Thysanoessa gregaria*. Они попадают почти в каждом втором желудке (частота встречаемости 45,7%), составляя в среднем 75,5% объема пищевого комка в полных желудках. Это, несомненно, главный объект питания. На втором месте — копеподы. Они встречаются в каждом третьем желудке (частота встречаемости 33,3%), составляя в среднем 12,5% объема пищевого комка. Среди них преобладают *Pleuromamma* sp. Встречен также *Rhyncalanus nasutus*.

Все остальные (см. табл. 48) встречаются значительно реже, составляют ничтожную часть пищевого комка и, несомненно, служат случайными объектами питания (во всяком случае, в данном районе и в исследуемый период).

Таблица 48

Состав пищи у креветки *P. semispinosa*
Food composition in shrimp *P. semispinosa*

Объекты питания		Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка %	Частота доминирования, %
1	2	3	4	5
Жир	В пустых желудках	36,7	27,6	7,9
	В желудках с пищей		8,6	
Эуфаузииды		45,7	75,5	75,8
Копеподы		33,3	12,5	9,5

1	2	3	4
Щетинкочелюстные	5,8	0,1	—
Амфиподы	1,6	3,0	3,4
Рыба	0,1	0,3	—
Трематоды	0,5	—	—
Фораминаферы	0,5	—	—
Икринки	0,3	—	—
Нематоды	ОД	—	—
Неопределенные остатки	0,2	—	—
Количество желудков	985	166	
Коэффициент Фроермана: без жира	0,88		97,2
- с жиром	1,25		

Капельный жир, находимый как в желудках с пищей, так и пустых, встречается с частотой 36,7% (от всех 1477 исследованных желудков). Его количество в желудках без пищи колеблется от отдельных капель диаметром 0,1 мм до заполнения всего объема желудка, который в таком случае превращается в подобие виноградины янтарно-желтого цвета. В среднем жидкий жир занимает в таких желудках 27,6% объема желудка.

В желудках, содержащих пищу, количество жира также колебалось от отдельных капель до предельного заполнения желудка. В таких случаях пищевые остатки оказывались как бы заключенными внутри этого жира.

У самцов жир встречается в 39,7% желудков, составляя в среднем 28,1% его объема. К сожалению, невозможность визуального определения у них этапов репродуктивного цикла не позволяет выяснить, варьирует ли количество жира в желудках в зависимости от этого.

У самок жир встречается в 43,9% желудков, то есть практически с такой же частотой, как у самцов. Его количество у особей с гонадами на разных стадиях зрелости различно. Чаще всего жир встречается в желудках у неполовозрелых самок. У нагульных особей, готовых к спариванию (гонады во II стадии зрелости), жир встречается несколько реже, но его количество в желудках возрастает. С началом развития гонады и частота встречаемости жира, и доля объема желудка, занимаемого им, уменьшаются. У преднерестовых особей, хотя и возрастает частота встречаемости жира (возможно, это связано с относительно небольшим количеством материала по этой категории креветок), но резко падает его количество. Можно полагать, что жидкий жир в желудках *P. semispinosa* депонируется действительно для обеспечения репродуктивных трат креветки.

Онтогенетические изменения состава пищи у *P. semispinosa* сводятся к переходу от питания копеподами (рис. 23) к охоте на эуфаузиид. В процессе этого тип охоты не меняется. И у молодых, и у взрослых в желудках попадает не больше двух (преимущественно один) экземпляров жертв. Следовательно, данный вид в течение всей жизни ведет себя как нападающий хищник.

Частота встречаемости жира и его количество в желудках без пищи, то есть собственно депонированный жир, с размерами тела практически не меняются. Это также подтверждает наш вывод о его роли как энергетического запаса, обеспечивающего репродуктивный цикл креветки. Онтогенетические изменения количества жира в желудках с пищей (рис. 46 Б, 6) свидетельствуют явное сходство с изменением частоты встречаемости копепод (рис. 46 А, 2). Возможно, это указывает на источник депонируемого жира.

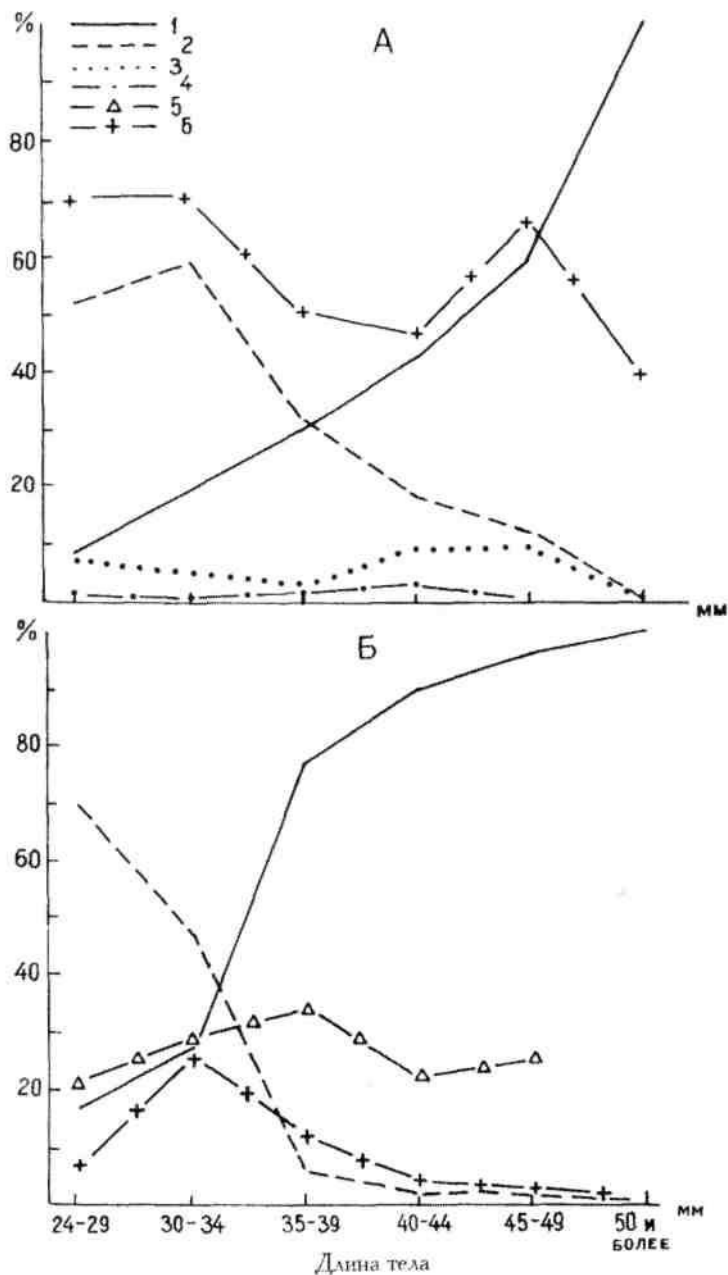


Рис. 23. Онтогенетическая изменчивость питания *Pasiphaea semispinosa*: А — частота встречаемости различных объектов питания; Б — их доля в объеме пищевого комка.

1 — эуфаузида; 2 — копепода; 3 — щетинкочелюстные; 4 — амфипода; 5 — количество (% от объема желудка) жира в желудках без пищи; 6 — жир (встречаемость или доля в объеме виртуального пищевого комка) в желудках с пищей

Fig. 23. Ontogenetic variability of food spectrum in shrimp *Pasiphaea semispinosa*: А - frequency of occurrence; Б - share in the volume of food lump. 1 - euphausiids; 2 - copepods; 3 - chaetognaths; 4 - amphipods; 5 — number (% of stomach volume) fat in empty stomachs; 6 — fat (frequency or share of volume of virtual food lump) in the stomachs with food

Можно полагать, что депонирование жира в желудках для обеспечения генеративного обмена достаточно типично для глубоководных представителей макропланктона и микронектона из класса Crustacea.

Pasiphaea barnardi Yaldwyn 1971

Pasiphaea barnardi — циркумнотальный вид, известный из вод Фольклендских о-вов, Южной Африки, Новой Зеландии и Юго-Восточной Австралии, где встречается на глубинах 714-1600 м (Буруковский, 1978; 1993).

Наши материалы были собраны в 17-м рейсе НИС «Витязь» в юго-западной части Индийского океана (15.12.1988, 33°00'-33°06' ю. ш., 44°28'-44°33' в.д., на глубине 980 м). Было исследовано 79 желудков, из них 35 содержали пищу и лишь один желудок был полным. Общая длина исследованных креветок 74-113 мм.

Форма и состояние остатков в желудочках *P. barnardi* ничем не отличаются от наблюдавшихся у других видов рода. Сходны и размеры поедаемых креветкой жертв. Диаметр хрусталиков глаз рыб 0,2-0,9 мм, клювы кальмаров 0,5-2,5 мм. Следовательно, это молодь или мелкие виды. Длина щетинок щетинкочелюстных 0,2-2 мм. Вероятно, взрослые имели длину примерно 4-40 мм. *P. barnardi*, несомненно, хищник. Количество клювов и хрусталиков глаз рыб в некоторых желудках свидетельствовало, что это

Таблица 49

Состав пищи у креветки *P. barnardi*
Food composition in shrimp *P. barnardi*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в объеме пищевого комка, %
Щетинкочелюстные	54,3	—
Рыба	37,1	90
Копеподы	34,3	—
Кальмары	14,3	—
Креветки	2,9	—
Эуфаузииды	2,9	—
Мизиды	2,9	—
Нематоды	2,9	10
Капельный жир	2,9	—
Всего желудков	36	1
Коэффициент Фроермана	1,52	

остатки 3-4 особей, но на этом основании нельзя делать вывод, что *P. barnardi* — пасущийся хищник, так как эти плохо усвояемые остатки могли накапливаться в течение нескольких актов питания. Во всяком случае, в единственном полном желудке 90% его объема составлял единственный экземпляр рыбы. Кроме него там присутствовала нематода. Вероятно, она паразитировала в съеденной рыбе и, следовательно, это транзитный объект питания (Нигматуллин, Топорова, 1982).

В полупустых желудках чаще всего встречались щетинки щетинкочелюстных — в каждом втором желудке (табл. 49). В каждом третьем встречались рыба и крупные хищные копеподы (длина 4-5 мм). Более чем в два раза реже (14,3%) попадались остатки кальмаров. Все прочие объекты питания были встречены по одному разу.

Можно полагать, что *P. barnardi*, как и другие исследованные представители рода — пелагический нападающий нектонный хищник, питающийся макропланктоном и микро-нектонными животными.

***Pasiphaea hoplocerca* Chace 1940**

Pasiphaea hoplocerca — североатлантический вид, встречающийся от Бермудских о-вов на западе до Канарских — на востоке, а также у Азорских о-вов и Мадейры на глубинах 520-1560 м (Chace, 1940; Crosnier, Forest, 1973; Abbes, Casanova, 1973; Bu-rukovsky, 1996). Мы ее находили в районе Северо-Атлантической конвергенции (43°32'-36°28' с.ш.; 15°01'-28°55' з.д.) на глубинах 400-1070 м, как правило, глубже 600 м. Материал собран в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции в августе-сентябре 1984 г. Исследовано 67 желудков, из которых лишь 39 содержали пищу, а 10 из них были полными.

Таблица 50 Состав
пищи у креветки *P. hoplocerca* Food composition in shrimp

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в объеме пищевого комка, %	Частота доминирования, %
Копеподы	43,4	26,0	20,0
Амфиподы	23,4	27,0	30,0
Эуфаузииды	23,4	24,0	20,0
Креветки	15,4	20,0	20,0
Рыба	7,6	—	—
Икринки	7,6	3,0	—
Мизиды	3,3	—	—
Всего желудков	39	10	
Коэффициент Фроермана	1,33		

Форма остатков в желудках — крупные обрывки жертв, свидетельствующие своим состоянием о том, что они были съедены живыми. Часто присутствует капельный жир. В пище абсолютно доминируют ракообразные. Чаще всего встречаются копеподы (частота встречаемости 43,4%). Амфиподы (*Hyperiid*), креветки (*Sergestes* sp.), эуфаузииды (*Nematoscelis megalops-1*) попадают примерно одинаково часто (20-27%). Роль всех этих четырех групп ракообразных в пище *P. hoplocerca* тоже примерно одинакова — с некоторым преобладанием амфипод и копепод (табл. 50).

***Pasiphaea multidentata* Esmark 1866**

Pasiphaea multidentata амфиатлантический вид. Встречается от фиордов Норвегии, Скагеррака, Фарерских о-вов и пролива Девиса до Кэйп-Кода на западе и до Кап-Блана на востоке. В зимнее время в западноафриканских водах может достигать 11°с.ш. Обитает на глубинах до 1000 м (Kemp, 1910; Le Gall, L'Herroux, 1972, Кронье, Форест, 1973, Abbes, Casanova, 1973, Буруковский, 1976).

По данным Лагардера (Lagardere, 1976, 1977), в пище *P. multidentata* обнаружены пелагические жертвы: креветки (*Sergestes arcticus*), эуфаузииды (в том числе *Meganicthiphanes norvegica*, *Nematoscelis megalops*), копеподы, молодь рыб и головоногих, а также щетинкочелюстные. Вместе с тем в желудках встречаются фораминиферы и песчинки. По Омори (1974 — к сожалению, без указания хотя бы примерных соотношений), в пище креветки

присутствуют копеподы, эуфаузииды, а также ил и детрит. Это говорит о способности креветки охотиться на дне, хотя, глядя на нее, трудно себе представить, как она может это делать.

Кортес с соавт. (Cartes et all., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли его к потребителям мигрирующего макропланктона (каляноид, эуфаузиид и щетинкочелюстных).

В нашем распоряжении было лишь 30 желудков этого вида (15 из них с пищей, 3 — наполненные примерно на 70% объема), собранных в рейсе НИС «Белогорск» (21°35' с.ш.; 17°00'з.д., на глубине 520-528 м).

Чаще всего (табл. 51) в питании креветок встречаются эуфаузииды с яйцевыми мешками(40%) и молодь креветок *Sergestes* sp., (26,7%). Молодь или мелкие виды рыб (диаметр хрусталиков около 1 мм) — на третьем месте (20%). Единственная амфипода имела длину 7-8 мм.

Таблица 51

Состав пищи у креветки *P. multidentata*
Food composition in shrimp *P. multidentata*

Объекты питания	Частота встречаемости, %
Эуфаузииды	40,0
Креветки	26,0
Рыба	20,0
Амфиподы	6,7
Фораминиферы	6,7
Количество желудков	15
Коэффициент Фроермана	1,0

Обращает на себя внимание, во-первых, нахождение в каждом желудке лишь одного объекта питания, наличие донных фораминифер, а в-третьих, присутствие в них, как и у *P. semispinosa*, значительных количеств жидкого жира янтарного цвета. Исходя из наших, пусть небольших материалов, напрашивается вывод, что *P. multidentata* — пелагический хищник, питающийся прежде всего эуфаузиидами и каким-то образом связанный с дном, возможно, охотящийся около него.

***Pasiphaea grandicula* Burukovsky 1976**

Pasiphaea grandicula — циркумнотальный вид, обнаруженный над глубоководными банками Китового хребта, западными склонами банки Агульяс, у западных побережий Южной Африки и Южной Америки, в районе о-ва Буве на глубинах 120-1150 м, над глубинами до 3000 м (Буруковский, 1976; Буруковский, Полежаев, 1985).

Наши материалы были собраны в рейсах НИС «Атлант» (район о-ва Буве, 16.01. и 18.04.1980 г., 42°18'-42°20' ю.ш., 01°10'-01°56 з.д., глубина лова 1120-1160 м), НИС «Эв-рика», (район о-ва Буве, 20.03.-01.04.1981 г., 4Г°55'-48°20' ю.ш., 00°00'8-07°50' в.д., глубина лова 675-970 м) и «Вольный ветер» (Ангола, 22-24.10.1985 г., 07°58'-08°00' ю.ш., 00°56' в.д., глубина лова 1000-690 м).

Нами были исследованы 133 желудка, в 87 из которых была пища, 12 оказались полными. Длина тела креветок (ОД) варьировала от 51 до 144 мм. Примерно до длины 100 мм креветки были неполовозрелыми. Среди самок преобладали особи с гонадами во II стадии зрелости.

Судя по форме остатков животных, съеденных креветкой, она — хищник. В желудках встречались крупные обрывки различных жертв, преимущественно пелагических. Самый крупный обрывок тела щетинкочелюстных был равен примерно 15 мм. Длина около-ротовых щетинок 1,2-2,2 мм. Судя по рисункам различных видов из этой группы,

щетинки составляют 3-5% длины тела (Касаткина, 1982). Следовательно, съеденные щетинкочелюстные имели длину примерно 35-60 мм. Практически единственной частью тела кальмаров, поддающейся измерению, были клювы, длина которых была равна 1,5-4,7 мм. Количество клювов разных размеров в одном желудке достигало четырех. Среди остатков эуфаузиид удалось определить *Nematoscelis megalops* и *Thysanopoda* sp., а рыб — *Bathylagus* sp., *Cyclothone* sp. и *Maurolicus* sp., то есть представителей семейств Mystophidae и Gonostomiidae. Размеры съеденных рыб варьировали от 10 до 30 мм, составляя 7,5-22% длины тела хищника. Среди амфипод преимущественно встречались остатки Nuperiida и, наконец, копеподы представлены в основном хищными формами (*Pareuchaeta* sp.). Никакой связи с дном не прослеживается. *P. grandicula* — пелагический хищник.

Видимо, из-за того, что материал сборный, собранный в разных районах, где в пищевом комке доминировали свои жертвы (в Анголе, например, эуфаузииды, а у о-ва Буве — щетинкочелюстные с частотой встречаемости 83,3%), усредненные данные не дали какого-то особого преобладания по частоте встречаемости отдельных групп (табл. 52). Первое и второе места делят щетинкочелюстные и кальмары, попадающиеся в каждом 3-м желудке (34,5 и 32,2% соответственно), за ними следует рыба, найденная в каждом 4-м желудке (27,6%). Эуфаузииды и амфиподы встречаются в полтора-два раза реже. И лишь копепод можно отнести к случайным объектам питания. Возможно, это связано с тем, что в наших материалах отсутствуют совсем мелкие креветки.

Таблица 52

Состав пищи у креветки *P. grandicula*
Food composition in shrimp *P. grandicula*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Щетинкочелюстные	34,5	5,8	
Кальмары	32,2	13,4	16,7
Рыба	27,6	39,2	41,7
Эуфаузииды	18,4	33,3	25,0
Жидкий жир	18,4	2,5	
Амфиподы	14,9	5,8	8,3
Копеподы	3,4	—	
Неопределенные ракообразные	2,3	—	
Количество желудков	87	12	
Коэффициент Фрермана	1,47		91,7

Соотношения объектов питания в виртуальном пищевом комке более контрастны. Свыше 70% его объема, примерно в равных долях, занимают рыба и эуфаузииды. Конечно, роль щетинкочелюстных сильно занижена из-за их способности быстро разрушаться в желудке и отсутствия скелетных элементов. Поэтому на третьем месте находится кальмар (13,4%), а щетинкочелюстные — лишь на 4-м. По частоте доминирования рыбы заметно обгоняют эуфаузиид (соответственно 41,7 и 25,0%). А все вместе доминирующие объекты питания составляют 91,7%. Следовательно, в каждом полном желудке 60% и более его объема занимал какой-то один объект питания. Это

подтверждается и коэффициентом Фроермана (1,47). Следовательно, *P. grandicula* — нападающий хищник.

Кроме пищевых остатков в желудках *P. grandicula* присутствуют те или иные количества жидкого жира. Некоторые пустые желудки были им заполнены целиком, и тогда желудок напоминал виноградину яркого янтарного цвета (см. также Буруковский, 1976). Частота встречаемости жира в пустых и имеющих пищу желудках примерно одинакова (соответственно 19,5 и 18,4%). Можно полагать, что у *P. grandicula*, как и *P. semispinosa*, он исполняет роль депонированного источника энергии для созревания половых продуктов.

Судя по составу пищи, *P. grandicula* — нектонный хищник, питающийся в основном такими макропланктонными и микронектонными объектами, как щетинкочелюстные, эуфаузииды, молодь кальмаров и рыб. Также как *P. semispinosa*, она может запасать питательные вещества в виде жидкого жира, накапливаемого в полости желудка.

***Pasiphaea tarda* Kroyer 1845**

Pasiphaea tarda — широко распространенный вид, в Тихом океане встречающийся от Берингова моря до Эквадора на глубинах 640-3130 м, а в Атлантическом океане — от Ян-Майена, фиордов Норвегии, Западной Гренландии и Фарерских о-вов до Гвинеи-Бисау (10°54' с.ш.) на глубинах 300-2460 м. В Южной Атлантике — у Анголы и Намибии (Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1976; Буруковский, Роменский, 1979).

Встречена в питании глубоководной рыбы *Lepidion eques* (Moridae) на склонах банки Роккол на глубине 880-1060 м (Mauchlin, Gordon, 1980).

Лагардер (1976, 1977) находил в желудках этого вида молодь рыб, личинок десятиногих раков, эуфаузиид (в том числе *Nematoscelis megalops* и *Meganyciphanes norvegica*), мизид (в том числе *Pseudomma calloplura*, *Mysidetes farrani*, *Boreomysis arctica*), амфиподы (в том числе *Euprimno macropus*, *Nicippe tumida*), копеподы (в том числе *Pareuchaeta norvegica*, *Stenhelia* sp.). Кроме этого встречались щетинкочелюстные, молодь головоногих, а также фораминиферы и песчинки.

В нашем распоряжении имелись три желудка с пищей, два из которых были полными. Они были собраны в совершенно разных частях ареала вида (НИС «Аргус», 23.02.1972 г., 49°54' с.ш., 11°40' з.д., глубина 1200-1210 м; НИС «Белогорск», 11.11.1980 г., 21°03' с.ш., 17°47' з.д., глубина 7800-790 м; НИС «Фиолент», 27.02.1976 г., 00°29' с.ш., 12°44' з.д., глубина неизвестна). Это были взрослые особи: 2 самца общей длиной 125 и 140 мм и одна самка длиной 130 мм (гонада во II стадии зрелости).

В одном из желудков 90% объема пищевого комка составляла мизида (*Gnathophausia* sp.), 10% — мелкая рыба (диаметр хрусталика 1 мм) и клюв очень мелкого кальмара (длина клюва 0,5 мм). Во втором полном желудке 50% его объема занимала креветка из семейства Orlorphogidae, а остальная часть объема принадлежит остаткам трех рыбешек с длиной отолита 1,5 мм и диаметром хрусталика глаз 0,7-1,1 мм. В третьем желудке находились кости рыбы с хрусталиком диаметром 1 мм.

Вкупе с данными Лагардера (1977, 1977) это позволяет считать *P. tarda*, микронектонным хищником, питающимся в толще воды и у дна.

***Pasiphaea sivado* (Risso 1816)**

Pasiphaea sivado обитает в Средиземном море и Восточной Атлантике от Бискайского залива до банки Арген (Западная Африка, 20° с.ш.). Изредка встречается в Бристольском заливе и к западу от Шотландии, у южного и западного побережья Норвегии, в Ир-

ландском море. Встречается от поверхности до 200 м (Le Gall, L'Herroux, 1972; Кронье, Форест, 1973; Abbes, Casanova, 1973).

Лагардер (Lagardere, 1972, 1976, 1977) довольно подробно исследовал питание этого вида, особенно в Бискайском заливе (244 желудка с пищей). Он обнаружил там молодью рыбы, личинок десятиногих раков, эуфаузиид (в том числе *Meganictiphanes norvegica* и *Euphausia krohni*), мизид (в том числе *Gastrisaccus lobatus* и *Anchialina agilis*), копеподу *Candacia arrnata*, щетинкочелюстных, а также указал на наличие в желудках этого вида фораминифер и песка.

Таблица 53

Состав пищи у креветки *P. sivado*
Food composition in shrimp *P. sivado*

Объекты питания	Встречаемость, %	Значение в виртуальном комке %
Эуфаузииды	65,1	50,5
Рыба	21,4	44,5
Чешуйки пандалидных креветок	14,6	—
Копеподы	9,7	—
Щетинкочелюстные	3,9	5,0
Икринки	3,9	—
Амфипода	0,9	—
Остракода	0,9	—
Фораминиферы	0,9	—
Неопределенные остатки	2,9	—
Песок	0,9	—
Всего желудков	103	16
Коэффициент Фроермана	1,54	

Картез с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли этот вид к потребителям мигрирующего макропланктона (каляноид, эуфаузиид и щетинкочелюстных).

Кольцов и Пахомов (1986) исследовали содержимое 349 желудков этого вида, из которых 103 были с пищей и лишь 16 — полными. По их данным (табл. 53) чаще всего (65,1%) в питании *P. sivado* встречались эуфаузииды *Meganictiphanes norvegica*, составившие 50,5% объема пищевого комка. Вторым по значению объектом питания служили мальки рыб (диаметр хрусталика 0,35 мм), остатки которых в среднем занимали 44,5% объема пищевого комка. Некоторую роль играли также щетинкочелюстные. Судя по форме остатков, креветка *P. sivado* — нападающий пелагический хищник, питающийся в основном мелкими пелагическими рачками (эуфаузиидами) и мальками рыб. То, что в некоторых желудках содержались десятки фораминифер (0,1 мм) и мелкий кварцевый песок (размеры песчинок 0,1-0,005 мм и мельче), свидетельствует о том, что *P. sivado* может охотиться вблизи дна и ведет себя при этом как нападающий хищник (что подтверждается низкой величиной коэффициента Фроермана).

***Parapasiphae sulcatifrons* Smith 1884**

Parapasiphae sulcatifrons — космополит. Она распространена в Атлантическом океане — от Гренландии и Исландии на юге до Мексиканского залива вдоль восточного побережья Северной Америки, до Южной Африки — в Восточной Атлантике. В Индийском океане, возможно, встречается реже, но известна как из центральных, так и из южных районов океана. В Тихом океане встречается от Японии на западе и о-ва Ванкувер на востоке океана (Британская Колумбия, 51°26' с.ш., 131°09' з.д.) до траверза Южной Австралии (44°55' ю.ш.) (Chace, 1940; Barnard, 1950; Crosnier, Forest, 1973; Kikuchi, Omori, 1985; Kikuchi, Nemoto, 1986; Iwasaki, Nemoto, 1987; Krigier, Wasmer, 1988; Буруковский, 1993а).

В районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции, где собраны наши материалы, она встречалась повсюду, достигая почти 100% частоты встречаемости в тралениях с глубины более 1000 м.

Обитает на глубинах 400-2174 м, в разных частях своего ареала используя разные вертикальные отрезки этого диапазона. Частота встречаемости *P. sulcatifrons* с глубиной возрастает, достигая максимума глубже 1000 м. Исходя из этого, ее можно считать батипелагическим видом (Буруковский, 1993).

Судя по тому, что *P. sulcatifrons* регулярно встречается в питании таких массовых рыб, как *Photostomias gueneri* (Malacosteidae), *Gonostoma elongatum* (Gonostomiidae) и *Coriphaenoides rupestris*, этот вид должен играть важную роль в трофических цепях мезо- и батипелагиали (Буруковский, 1993а).

Материал собран в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» в районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции. Исследовано содержимое 573 желудков, в 176 из них была пища, и лишь 39 были полными.

Креветки имели размеры 45-84 мм, причем размеры самцов, которые составляли всего 4,2% половозрелых креветок, варьировали в пределах 40-60 мм, половозрелых самок — 59-84 мм.

Креветки более активно питались в первую половину дня, активнее всего около полудня. В желудках с пищей, как правило, сохранялись лишь трудно усвояемые остатки. У креветок, только что поймавших свою добычу, в желудке мы находили лишь одну жертву. В тех редких случаях, когда попадался и второй объект, это были скелетные остатки жертвы, оставшиеся от предыдущего акта питания. Это, а также очень высокий процент пустых желудков (69,5%, а если учитывать только те желудки, в которых была свежесъеденная пища — 93,1%) говорит о том, что *P. sulcatifrons* — ярко выраженный нападающий хищник, без признаков поведения, характерного для хищников-собираателей или пасущихся хищников.

Об этом же свидетельствует и форма пищевых остатков. Жертва обычно съедена целиком, но разорвана на две-три части. Это касается и крупных, и мелких объектов (например, копепод).

Эуфаузииды в желудках *P. sulcatifrons* представлены, как правило, *Nematoscelis megalops* (75% всех встреч — табл. 54). Размеры их колебались от 10 до 25 мм, почти всегда — 20 мм, независимо от размеров хищника. Поэтому они составляли от 15 до 45% длины его тела. По два раза были найдены *Stylocheiron maxima* (15-18 мм или 40-48% длины тела хищника) и *Thysanopoda (T. acutifrons) T* 19 мм длиной (37% длины тела хищника).

Креветки в питании представлены *Gennadas* sp., *Sergestes* sp., а также ювенильными *Acanthephyra* sp. (20 мм, или 36% длины тела, и 10 мм, или 29%). Это же касается и мизид, попавшихся один раз (длина рачка 20 мм, или 30%). Один раз была встречена ювенильная особь собственного вида (20 мм, или 40%), то есть *P. sulcatifrons* не чужда каннибализма.

Состав пищи у креветки *P. sulcatifrons*
Food composition in shrimp *P. sulcatifrons*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Копеподы	30,7	10,8	7,7
Эуфаузииды	27,8	47,4	48,7
Амфиподы	18,7	15,9	15,4
Рыба	13,6	7,9	7,7
Щетинкочелюстные	7,4	2,6	2,6
Креветки	5,7	10,2	12,8
Мизиды	2,8	5,2	5,1
Икринки	2,8	—	—
Кальмары	0,6	—	—
Всего желудков	176	39	39
Коэффициент Фроермана	1,10		
Суммарная частота доминирования			99,0
Число доминант			<u>7</u>

Щетинкочелюстные, которые практически у всех хищных креветок представлены лишь челюстными щетинками, дважды попадались в состоянии, позволяющем их, хоть и приблизительно, измерить. Они имели длину 35 мм (щетинки 1,7 мм) и 15 мм (щетинки 1,1 мм). Размеры щетинок, находимых в желудках, были 1,1-2,2 мм, в основном 3-1,7 мм, то есть размеры целого животного должны были составлять 30-35 мм. Это примерно 30% от длины съевшей их креветки.

Судя по остаткам, рыба, обнаруживаемая в желудках *P. sulcatifrons*, по размерам приближается к 20 мм, что составляет от 20 до 40% длины тела хищников. Это представители сем. Mucrophidae. Копеподы, встреченные в желудках, относятся к крупным. Самые мелкие среди них (из определенных) *Pleuromamma* sp. (3-6 мм). Представители этого рода встречались чаще всего. Кроме них попадались *Pareuchaeta* sp. (8-9 мм) и *Oncocalanus* sp. (8-10 мм).

Копепод обнаруживали в желудках (табл. 54) чаще всего (30,7%), однако наибольшее значение в питании (судя по их роли в объёме виртуального пищевого комка) имеют эуфаузииды, встречающиеся почти так же часто (частота встречаемости 27,8%), но составляющие почти половину реконструированного пищевого комка. Это вполне объяснимо относительно мелкими размерами копепод. Поэтому же они уступают амфиподам и по своему значению сравнимы с такими довольно редко встречающимися жертвами, как рыбы и креветки.

У *P. sulcatifrons* оказалась наименьшая величина коэффициента Фроермана среди исследованных нами креветок. Он максимально близок к единице, то есть *P. sulcatifrons* можно считать нападающим хищником в его самом ярком выражении.

В целом же в питании доминируют именно ракообразные. У молоди (рис. 24) абсолютно преобладают копеподы, частота встречаемости которых с увеличением размеров тела хищника сильно уменьшается. Они замещаются эуфаузиидами, потом креветками, и лишь у самых крупных особей на первое место выходит рыба. Налицо типичный переход в процессе онтогенеза на все более подвижные и крупные объекты питания.

Никаких связей с дном не обнаруживается. Необходимо также отметить, что почти в каждом желудке у *P. sulcatifrons* присутствует жидкий жир. Он никогда не скапливается в

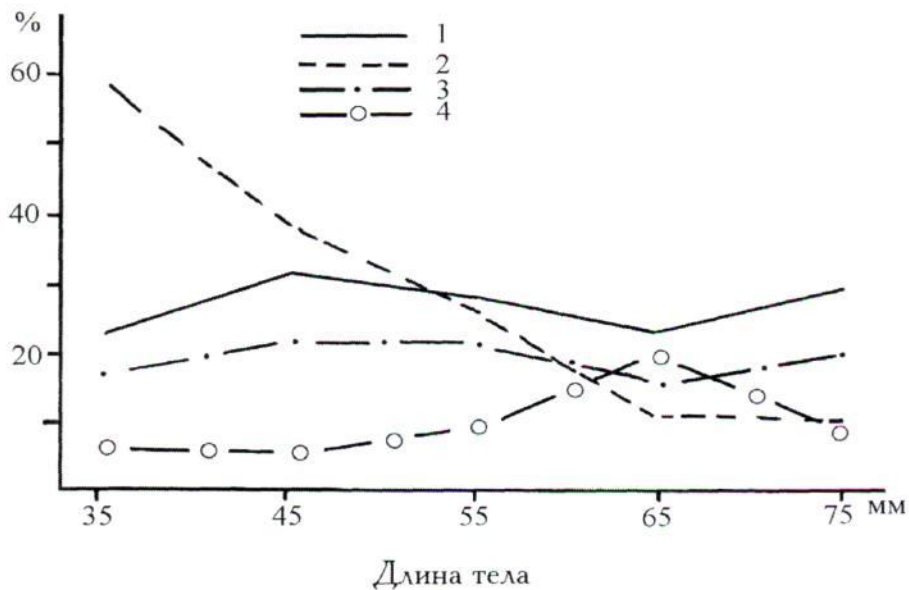


Рис. 24. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости компонентов пищевого комка у *Parapasiphae sulcatifrons*:

1 — эуфаузида; 2 — копепода; 3 — амфипода; 4 — креветки, мизиды

Fig. 24. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Parapasiphae sulcatifrons*: 1 - euphausiids; 2 - copepods; 3 - amphipods; 4 — shrimps, mysids

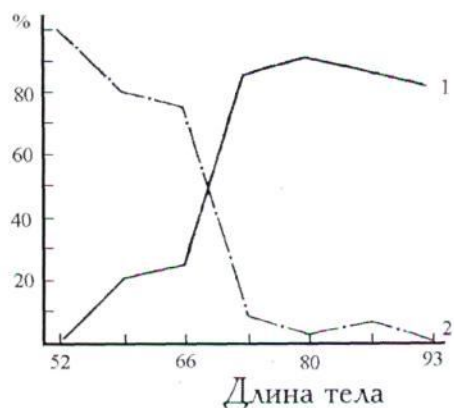


Рис. 25. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости компонентов пищевого комка у *Parapasiphae sulcatifrons*:

1 — эуфаузида; 2 — копепода; 3 — амфипода; 4 — креветки, мизиды

Fig. 25. Ontogenetic variability of composition of virtual food lump in shrimp *Nematocarcinus africanus*: 1 — small remains of shrimps; 2 - detritus

таких количествах, как у *P. grandicula* (Буруковский, 1976) или *P. semispinosa* (Буруковский, 1986, 1993).

Можно заключить, что *P. sulcatifrons* — батипелагический нападающий хищник, в начале своей жизни тяготеющий к нижним слоям мезопелагиали, а затем переходящий в батипелагиаль. Одновременно она сменяет образ жизни хищника-планктофага (среди жертв — относительно крупные всеядные и хищные копеподы) на жизнь микронектонного хищника, питающегося подобными же микронектонными хищниками или их молодью с длиной тела, равной, примерно, половине длины тела *P. sulcatifrons*.

***Glyph us marsupialis* Filhol 1884**

Glyphus marsupialis — космополитический вид, который встречен в западной части Индийского океана, от Юго-Восточной Африки до Аравийского моря, а также в Восточной Атлантике от Марокко до Намибии, на глубинах 400-1160 м (Буруковский, 1970в, 19786, 1980 б; Кронье, Форест, 1973).

Наши материалы были собраны в рейсах НИС «Белогорск», 29.04.1980, 21°30'с.ш., глубина 400 м; НИС «Бахчисарай», 20.03.1985, 10°07'с.ш., 17°03' з.д., глубина 600-605 м; НИС «Эврика», 08.12.1982, 08°25'ю.ш., 12°48' в.д., глубина 500-480 м. Размеры креветок (ОД) 35-123 мм. Уже особь с длиной тела 35 мм имела преднерестовые гонады.

Нами было вскрыто около 1000 желудков этого вида, однако только в 29 из них была обнаружена пища, а 10 были полными.

Таблица 55

Состав пищи у креветки *G. marsupialis* Food composition in shrimp *G. marsupialis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Креветки	72,4	100	100
Рыба	17,2	—	—
Эуфаузииды	13,8	—	—
Глобигерины	3,4	—	—
Всего желудков	29	10	
Коэффициент Фроермана	1,07		

В питании *G. marsupialis* (табл. 55) и по частоте встречаемости (72,4%), и по значению в реконструированном усредненном пищевом комке полностью доминируют креветки, попадающиеся практически в каждом желудке и составляющие 100% объема пищевого комка. Частота доминирования креветок тоже равна 100%. Коэффициент Фроермана почти равен единице. Среди креветок встречены 7 раз (33%) пенеидные креветки, среди которых трижды — *Gennadas* sp. и дважды — *Sergestestidae* (среди них один раз *Sergia* sp.). Каридные креветки были дважды представлены *Plesionika carinata* и единожды креветкой из семейства *Orphoridae* (молодь, длина тела 20-30 мм или около 30% длины тела хищника).

Остатки рыбы, которые удалось идентифицировать, принадлежали представителям семейства *Mystophidae* с диаметром хрусталика 0,65-1 мм и длиной отолитов 1,3 мм.

Это позволяет считать *G. marsupialis* нападающим нектонным хищником, охотящимся в первую очередь на пелагических и придонных (*Plesionika carinata*) креветок и рыб в пелагиали и в придонных слоях воды.

***Psathyrocaris infirma* Alcock & Anderson 1894**

Psathyrocaris infirma встречается в Индийском океане у берегов Восточной Африки, в Аденском заливе, южных районах океана, а также в Андаманском море. В Атлантическом океане известен из Мексиканского залива, а также у западноафриканского побережья от Бискайского залива и Мавритании (наши данные) до Анголы (Holthuis, 1951; Requegnat, 1970; Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978, 1980; Буруковский, Роменский, 1995). Считается, что обитает на глубинах 900–200 м, но в водах Западной Африки единично попадает в уловах донных тралов на глубинах 350–1000 м. Наиболее обычна между 500 и 600 м (Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978, 1980, 1982), хотя всегда попадает единичными экземплярами.

Лагардер (Lagardère, 1976) 06.05.1972 г в Бискайском заливе исследовал содержимое 8 желудков *P. infirma* из лова с глубины 600–630 м и в них обнаружил копеподу *Pseudocalanus* sp., остракод, а также две донных фораминиферы и несколько песчинок.

Наши материалы были собраны в Юго-Восточной Атлантике, в рейсах НИС «Эврика» 08.12.1982 г. (08°25' ю.ш.; 12°48' в.д., глубина 500–480 м) и 31.01.1983 г. (21°09' ю.ш.; 12°33' в.д., глубина 425 м), а также в рейсе НИС «Бахчисарай» 25.01.1986 г. (20°43' ю.ш.; 12°19' в.д., глубина 426 м).

Объем материала — 20 желудков, в семи из которых была пища, и лишь один был почти полон. Размеры исследованных креветок (ОД) 41–57 мм (3 самца и 4 преднерестовые самки).

В пяти желудках были найдены остатки копепод. В одном из них (почти полном) копеподы составляли 100% (3 совершенно целых, съеденных только что, и, как минимум, две полупереваренных). Длина тела копепод (без фурки) 2–5 мм. Это были *Pleuromamma* sp., *Aetidiopsis carinata* (♀), *Eucalanus elongatus* (♀) и *Euchirella* sp. (*Pseudochirella* sp.-?). Последние 3 вида обитают глубже 200 м. В двух желудках встречены остатки щетинкочелюстных, и в одном — очень мелкие косточки рыб и продолговатый рыхлый комок, напоминающий фекальную пеллету.

Как в пустых, так и в желудках с пищей встречался жидкий жир, занимающий 10–30% от объема желудка.

На данном уровне изученности можно отнести *P. infirma* к планктофагам, пасущимся хищникам, которые могут добывать пищу и непосредственно со дна.

Мы дважды находили остатки этого вида в желудках рыбы *Merluccius polli*.

***Eupasiphae gilesii* (Wood-Mason 1893)**

Eupasiphae gilesii известен из Индийского и Атлантического океанов на глубинах 430–2500 м (Wood-Mason, Alcock, 1893; Calman, 1939; Tirmizi, 1969; Буруковский, 1977, 1987; Burukovsky, 1996). В районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции (44°44'–36°18' с.ш.; 15°01'–24°00' з.д.) был встречен на горизонтах 460–900 м (горизонтальные ловы над глубинами 1500–3000 м), чаще всего глубже 700 м. Выше этого горизонта обнаруживается лишь около полуночи (между 20 и 4 ч).

Материал собран в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции в августе-сентябре 1984 г. Исследовано 42 желудка. Лишь в 18 была обнаружена пища, и только 6 были полными.

Судя по форме и состоянию фрагментов съеденных креветкой гидробионтов, *E. gilesii* по способам добывания пищи близка к *P. sulcatifrons*, что, кстати, подтверждается и близостью значений коэффициента Фроермана (1,07). В желудках, как правило, присутствует единственный объект питания, разорванный на два-три куска. Исключение — копеподы, количество которых достигало четырех особей длиной 6–8 мм, или 12–15% длины

съевшей их креветки. Это крупные хищные виды (например, *Pareuchaeta* sp., в том числе *P. norvegica*). Среди съеденных креветок были определены молодь таких хищных видов, как *Acanthephyra purpurea* 26-28 мм и *Systellaspis debilis* длиной 25 мм, или примерно 25-30% длины тела хищника. В одном желудке были найдены остатки двух мизид из семейства Eucoriidae длиной 15 и 20 мм (27-36% длины тела хищника). Съеденные амфиподы (Hyeriida) имели длину около 10 мм, составляя около 10% длины съевшей их креветки. Рыбы в желудках были представлены лишь костями, но по длине отолитов (0,55-1 мм) можно сделать вывод, что они принадлежали мелким особям, вероятнее всего, молоди. Все это позволяет утверждать, что *E. gilesii* — нападающий хищник.

Как и у других пасифеидных креветок, в желудках присутствует капельный жир. Малый объем материала не позволяет оценить его количественно.

Таблица 56

Состав пищи у креветки *E. gilesii*
Food composition in shrimp *E. gilesii*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в объеме пищевого комка, %
Копеподы	40,0	25,0
Рыба	22,0	25,0
Амфиподы	22,0	—
Креветки	13,0	25,0
Эуфаузииды	7,0	25,0
Мизиды	7,0	—
Всего желудков	18	6
Коэффициент Фроермана	1,07	

По частоте встречаемости (табл. 56) доминируют копеподы (40%), затем идут амфиподы и рыба (по 22%). Кроме них в питании отмечены эуфаузииды, креветки и мизиды. В желудках почти всегда (а в полных — всегда) встречался лишь один объект питания в единственном экземпляре (это хорошо иллюстрируется коэффициентом Фроермана, близким к единице). Следовательно, *E. gilesii* — нападающий хищник, питающийся преимущественно микронектонными хищниками, в основном ракообразными.

Сравнительная характеристика питания креветок семейства Pasiphaeidae

Креветки семейства Pasiphaeidae относятся к числу узнаваемых с первого взгляда. Этим они обязаны тому, что большинство из них имеют сильно сдавленное с боков тело, редуцированный рострум, первые две пары переопод мощные, снабжены крупными своеобразными клешнями с перекрещивающимися пальцами-когтями. Это дополняется редукцией переопод 3-5. Своеобразие строения каждой из этих пар говорит о том, что они предназначены для выполнения каких-то специфических функций, но вот каких — пока неизвестно. Еще одна общая особенность для всех креветок семейства, на этот раз анатомическая, — это своеобразие строения желудка. У него гипертрофирован кардиальный отдел и практически полностью исчез аппарат желудочной мельницы. Желудок поэтому мешковидный, стенка его кардиальной части очень тонкая, и в целом он напоминает желудок креветок подсемейства Funchaliinae (см. выше). Все это вместе взятое говорит об относительно узкой специализации креветок семейства.

В состав семейства входит всего 7 родов (Holthuis, 1993; Hayashi, 2004), из которых половина или монотипичны (*Parapasiphae* и *Glyphus*), или содержат по 2 вида

{*Eupasiphae*, *Alainopasiphaea*); один род насчитывает 5 (*Psathyrocaris*) и еще один 12 видов (*Leptochela*). Род *Pasiphaea*, напротив, содержит в настоящий момент не менее 50 видов. Все рода, кроме *Leptochela*, которая не встречается в водах Западной Африки (Буруковский, 2003), и недавно описанной *Alainopasiphaea* с одним западно-индоокеанским и одним тасманийским видами, — космополиты (Crosnier, Forest, 1973; Chase, 1976; Буруковский, 1993, 1993а; Hayashi, 2004).

По особенностям батиметрического распределения и экологически креветок семейства можно разбить на 5 групп. К первой относится род *Leptochela*, креветки которого имеют длину тела около 10 мм. Они ведут придонно-пелагический и макропланктонный образ жизни на верхней части тропических шельфов (Chase, 1976). Ко второй — мелкие виды рода *Pasiphaea* и 2 вида такого же мелкого рода *Alainopasiphaea*, имеющие длину тела до 60 мм. Это эпи- и мезопелагические креветки, обитающие над кромкой шельфа и верхней частью материкового склона. К третьей группе относятся крупные представители рода *Pasiphaea* с длиной тела до 200 и более мм, обитающие в мезопелагиали и верхней части батипелагиали над нижней частью материкового склона и подводными возвышенностями.

К четвертой группе можно отнести *Parapasiphae sulcatifrons*, *Glyphus marsupialis* и креветок рода *Eupasiphae*, тяготеющих к батипелагиали и встречающихся не только над нижней частью материкового склона и подводными горами (Срединно-Атлантический хребет), но и над абиссальными глубинами.

И, наконец, особняком стоят креветки рода *Psathyrocaris*, которые привязаны к верхней части материкового склона, но ведут придонно-пелагический образ жизни.

Батиметрические границы между тремя мезо- и батипелагическими группами видов довольно зыбки, но они все же вырисовываются. То же самое относится и к связи с субстратом. Все представители семейства — обитатели пелагиали, о чем свидетельствует редукция задних трех пар переопод, но все виды, с которыми мы имели дело, были способны охотиться у дна, о чем говорили, хоть и редкие, находки компонентов пищевого комка донного происхождения. Словом, в спектре морфологических особенностей креветок семейства и их батиметрическом распределении как бы законсервированы результаты эволюционной траектории семейства, отражающей пути адаптации к обитанию на все больших глубинах и все меньшей связи с дном и придонным образом жизни.

Нами было исследовано содержимое желудков большинства родов. К сожалению, мы не имели материала по питанию рода *Alainopasiphaea*, оба представителя которого редкие виды, известные по единичным экземплярам. Но они по размерам тела и габитусу очень близки мелким видам рода *Pasiphaea*, что позволяет предположить существование общего сходства в составе их пищи.

Досаднее, что мы не имели возможности исследовать питание креветок из рода *Leptochela* — порой массового обитателя тропических мелководий, но, как уже говорилось, не встречающегося в водах Западной Африки. Что касается остальных, то содержимое их желудков, состояние которых очень сходно у всех исследованных видов из всех родов, недвусмысленно свидетельствует: все они — ярко выраженные хищники.

Об этом свидетельствовало, например, то, что у креветок, только что поймавших свою добычу, в желудке обычно присутствовала лишь одна жертва. В тех редких случаях, когда попадался и второй объект, это были скелетные остатки, оставшиеся от предыдущего акта питания. И это хорошо иллюстрируется тем, что коэффициент Фроермана у всех исследованных видов варьирует в пределах 1,0-1,54 (у 6 видов из 10 изученных — не выше 1,25). Дополнительное свидетельство — очень высокий процент пустых желудков (у *Parapasiphae sulcatifrons*, например, это 69,5%, а если учитывать только те желудки, в которых была свежесъеденная пища, — 93,1%). Еще сильнее это выражено у *Glyphus marsupialis*. Об этом же говорит и форма пищевых остатков. Жертва обычно съедена целиком, но разорвана на две-три части. Это касается и крупных, и мелких объектов

(например, копепод). Следовательно, все исследованные нами представители семейства — нападающие хищники.

Обращает на себя относительно короткий список жертв у креветок семейства по сравнению с креветками других семейств. Это копеподы, эуфаузииды, амфиподы, рыба, щетинкочелюстные, креветки, мизиды и кальмары. Во всех случаях, когда можно было их более или менее точно идентифицировать, они относились к пелагическим представителям своих таксономических групп. В действительности, если оценивать их роль в объеме виртуального пищевого комка, этот список сократится еще более.

В общем пасифеиды — нападающие пелагические хищники, питающиеся преимущественно эуфаузиидами, рыбой и креветками. У всех видов, у которых удалось исследовать молодь, в ее питании преобладают копеподы. Как правило, это крупные хищные формы. По отношению к копеподам креветки могут, вероятно, вести себя как пасущиеся хищники. Следовательно, это макропланктофаги или потребители микронектонных обитателей пелагиали. Вероятно, на ранних этапах онтогенеза все они — планктофаги.

Еще одна особенность, характерная для всех пасифеид: в их желудках встречается жидкий жир, иногда заполняя их целиком. Вероятно, у всех пасифеид, как и у специально исследованной нами *Pasiphaea semispinosa* (Буруковский, 2000, а также см. выше), он выполняет функцию депонированного источника энергии для обеспечения процессов репродукции. Кроме пасифеид жидкий жир мы обнаруживали в желудках некоторых представителей семейства *Orphoridae*, однако небольшой объем материала не позволил нам исследовать это явление глубже.

Семейство Nematocarcinidae ***Nematocarcinus africanus* Crosnier et Forest 1973**

Nematocarcinus africanus — эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области. Встречается от 21°10' с.ш. до 20°30' ю.ш. (Буруковский, Роменский, 1976, 1985, 1989; Буруковский, 2003б). В этих пределах образует плотные поселения на полях илистых грунтов терригенного происхождения. Такие поселения существуют в водах Мавритании (20°30'-16°06' с.ш., в районе 11°24'-04°17' с.ш., в водах республики Кот-Дивуар, в устье Рио-Муни, в районе устья Конго, в водах Юго-Восточной Атлантики от 7°ЗГ до 12°0Г ю.ш. (Буруковский, Роменский, 1976; Буруковский, 2003б). Обитает на глубинах 190-850 м (Crosnier, Forest, 1973; Fransen, 1991). Но наиболее достоверно — от 290 до 800-805 м (Буруковский, Роменский, 1976, 1992). Наиболее плотные скопления образуются на глубинах 450-550 м. От района к району наименьшая глубина обитания варьирует в зависимости от положения верхней границы промежуточной структурной зоны вод (Степанов, 1974). У Мавритании это 400-450 м, у Анголы — 290-300 м (Буруковский, Роменский, 1976, 1985, 1989, 1992).

Материалы по питанию *N. africanus* собраны в рейсах СРТМ 1275 «Лангуст» и НИС «Фиолент» в летне-осенний период 1973-1976 гг. в водах Анголы (8-11° ю.ш.) на глубинах 400-700 м. Было вскрыто 379 желудков, 177 из них были полными.

В районе исследования *N. africanus* встречена на глубинах 290-700 м (Буруковский, Роменский, 1976, 1992). Размеры тела исследованных креветок 42-102 мм.

В течение суток от 30 до 60% креветок постоянно имеют полные или почти полные желудки. Активность питания возрастает постепенно в течение всего дня и первой половины ночи и быстро падает в предутренние часы. В это время доля креветок с полными и почти полными желудками вдвое меньше, чем ночью.

Чаще всего желудки заполнены темно-серой или зеленовато-коричневой рыхлой или плотно слежавшейся бесструктурной массой — детритом (табл. 57). В нем заключены мелкие остатки рыбы: обрывки чешуи, обломки костей, креветок (обломки придатков, кусочки панциря, однажды со следами светящихся органов, характерных для *Sergestidae*,

чешуйки пандалидных креветок, щетинки), оперкулюмы брюхоногих, обломки и целые раковинки брюхоногих моллюсков (размером 0,2-0,3 мм), заполненные детритом, оперкулюмы брюхоногих, обломки крючков и роговые кольца присосок головоногих моллюсков, фораминиферы. Последние, как правило, повреждены и заполнены детритом. В виртуальном пищевом комке более 60% объема занимает детрит, около 35% — остатки креветок и лишь около 4% — все остальное.

В 32 желудках креветок, собранных в весенне-летний период 1981 г., были встречены те же объекты питания в тех же соотношениях, но креветки были замещены остатками зуфузиид.

Таблица 57

Состав пищи у креветки *N. africanus*
Food composition in shrimp *N. africanus*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %
Детрит	79,4	60,7
Кости и обрывки чешуи рыб	60,5	1,0
Фораминиферы	48,9	0,1
Креветки	22,5	35,3
Обрывки хитина (неопределенные ракообразные)	11,6	1,0
Брюхоногие моллюски	10,3	—
Головоногие моллюски	3,2	—
Двустворчатые моллюски	1,9	—
Лопатоногие моллюски	0,5	—
Полихеты	3,4	—
Обрывки щетинок Chaetognatha	3,2	—
Морские ежи	0,5	—
Яйца креветок	0,5	—
Неопределенные остатки	12,7	1,6
Количество желудков	379	177

Судя по форме остатков креветок, они принадлежали животным, размер которых сравним с *N. africanus*. Устройство переопод у креветок рода *Nematocarcinus* таково, что заподозрить их в хищничестве нет никаких оснований. Вероятно, кроме детрита *N. africanus* может потреблять остатки полуразложившихся мертвых животных, так как ее очень тонкие конечности, лишенные органов захвата или разрывания плотных тканей и панциря, не могли бы ничего сделать с тканями недавно погибшего животного. В районе наших исследований основным объектом их потребления оказались в основном креветки. Объяснение этому мы видим в том, что он служит районом активного промысла глубоководных креветок. Их уловы в период наших работ достигали 500 кг на час траления. Около 70-75% уловов составлял *N. africanus*, который выбрасывался обратно за борт, так как он не используется в пищевых целях. Можно предположить, что именно его остатки встречались в желудках исследованных креветок.

С другой стороны, у неполовозрелых креветок (размерами менее 70 мм — рис. 25), обитающих на более мелких глубинах, в пище полностью преобладают полуразложившиеся остатки креветок. У более крупных особей их резко сменяет детрит. Следовательно, даже с учетом сказанного выше, тип питания *N. africanus* можно определить как некрофагию с переходом на чистую детритофагию.

Совместно с *N. africanus* на материковом склоне с высокой степенью постоянства встречаются 10-12 видов креветок. Сюда входят: *Aristeus varidens*, *Plesiopenaeus edwardsianus*, *Hymenopenaeus chacei*, *Glyphus marsupialis*, *Psathyrocaris fragilis*, *P. inflrma*, *Acanthephyra acanthitelsonis*, *A. kingsleyi*, *Plesionika carinata*, *P. holthuisi*, *Parapandalus brevipes*. Их частота встречаемости в уловах достигает 44-89%, позволяя утверждать, что мы имеем дело с таксономом креветок со стабильным составом (Буруковский, 1978). На глубинах 400-600 м 54-95% биомассы этого таксоцена составляет эпибентосный детритофаг *N. africanus*. Еще два вида (придонные *A. varidens*, *A. edwardsianus*) значительно уступают ему по биомассе и численности, но это самые крупные креветки в таксоцене. Три вида вместе составляют в среднем 90% биомассы таксоцена, а остальные 10% приходятся на 7-9 остальных видов креветок и лангуста *Stereomastis sculpta*. *A. varidens* и *P. edwardsianus* — нападающие хищники, в питании которых встречается не менее 15-16 видов креветок, составляющих более половины объема виртуального пищевого комка. Среди них полностью доминирует *N. africanus* (Буруковский с соавт., 1982). Это свидетельствует о том, что данный таксоцен представляет собой сообщество типа консорции (Буруковский, 1989а), в которой *N. africanus* — вид-эдификатор, формирующий свою биомассу за счет продуктов разложения биомассы всего этого сообщества и терригенной органики, или бактерий, на ней развивающихся, а *A. varidens* и *P. edwardsianus* — виды-консорты, которые служат его основными потребителями (подробнее об этом — ниже, в разделе, посвященном роли детрита в питании креветок).

Кроме этих креветок, *N. africanus* встречается в питании рыбы *Merluccius polli*.

***Nematocarcinus lanceopes* Bate 1888**

Nematocarcinus lanceopes можно считать циркумантарктическим видом, обитающим южнее Антарктической конвергенции на глубинах 243-2306 м, преимущественно 400-1000 м. Самая южная находка этого вида сделана на 75°10' ю.ш. в море Уэддела. Именно в море Уэддела этот вид поднимается на наименьшие глубины 243-770 м (Буруковский, 2003б).

Нами было исследовано содержимое желудков 30 особей, собранных 30.01.1983 г. и 7.02.1983 г. в рейсе РТМС 7557 на траверзе антарктической исследовательской станции Лазарев (69°17' ю.ш. и 12°25'в.д., глубина 1100-1300 м). ДК исследованных креветок составляла 21-31,5 мм (общая длина — от орбит до конца тельсона — 74-114 мм). В пробе было 8 самцов с ДК 21-27,5 мм и 22 самки (ДК 21-31,5 мм). Пятнадцать исследованных желудков были полными.

Состав пищи *N. lanceopes* практически не изучен. В работе Шторха с соавт. (Storch et al., 2001) приводится простое перечисление встреченных в желудках объектов, среди которых преобладают раковины простейших (диатомеи, тинтиниды, фораминиферы, радиолярии), спикулы стеклянных губок, какие-то скелетные элементы книдарий и мшанок, двустворчатого моллюска. Кроме них отмечены лишь амфипода, харпактицида и щетинки неопределенных ракообразных. Последние наверняка были захвачены креветкой в трале. О наличии в желудках детрита не упоминается вообще. По этим данным сделать какой-либо конкретный вывод невозможно.

Обработка наших материалов позволила обнаружить в большинстве желудков детрит (табл. 58), представляющий собой рыхлую зеленоватую массу. Обязательным компонентом этой массы были песчинки размером 0,05-0,7 мм. Кроме этого в состав комка входили мельчайшие обрывки рыбьей чешуи и обломки рыбьих косточек, обрывки хитина, обломки мандибул эуфаузиид, отдельные клетки диатомеи, обломки челюстных шипов Chaetognatha, фораминиферы глобигерины, обломки челюстных пластинок полихет. Наряду с указанными компонентами, попадают более крупные хитиновые обрывки, по которым далеко не всегда возможно определить их принадлежность к какой-то таксономической группе. Как правило, такие хитиновые остатки имеют «потрепанный»

вид. Это заставляет предполагать, что они принадлежали погибшему и уже полуразложившемуся животному. Лишь в нескольких желудках можно было обнаружить остатки до 10 экземпляров эуфаузиид, не заключенных в детрит. Однако строение конечностей креветок рода таково, что овладеть живым рачком креветки вряд ли могут. Можно предположить, что по способу добывания пищи *N. lanceopes* — детритофаг и некрофаг.

Это хорошо иллюстрируется частотой встречаемости отдельных компонентов в пищевом комке. Почти в каждом желудке попадает детрит с заключенными в нем хитиновыми обрывками, принадлежащими каким-то ракообразным. Вероятнее всего, среди них преобладают эуфаузииды, чьи фрагменты попадают почти так же часто, как и неопределимые куски хитина (56,7 и 63,3% соответственно). Все остальные компоненты пищевого комка встречаются значительно реже.

Таблица 58

Состав пищи у креветки *N. lanceopes*
Food composition in shrimp *N. lanceopes*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %
Детрит	76,8	27,3
Эуфаузииды	56,7	50,7
Фораминиферы	30,0	—
Кости и обрывки чешуи рыб	26,7	—
Обрывки щетинок Chaetognatha	13,3	—
Креветки	10,0	4,6
Танаидацеа	10,0	0,7
Книдоцисты	10,0	—
Изоподы	6,7	0,7
Полихеты	6,7	—
Копеподы	3,3	—
Polychelida (?)	3,3	—
Обрывки хитина (неопределенные ракообразные)	63,3	8,7
Песок	100	7,3
Раковины диатомеа	6,7	—
Спикулы губок	3,3	—
Количество желудков	30	15

В виртуальном пищевом комке доминируют остатки эуфаузиид (50,7%). Несколько желудков были заполнены ими, что и дало при скудном материале такую высокую долю.

Но, несмотря на то, что роль эуфаузиид может оказаться несколько завышенной, можно констатировать, что *N. lanceopes* питается преимущественно детритом и остатками мертвых ракообразных.

***Nematocarcinus pseudocursor* Burukovsky 1991**

Nematocarcinus pseudocursor известен лишь из Тихого океана, где он обитает в водах архипелага Аустралес (23°18'8"-27°38'8" ю.ш.; 144°15'4"-149°33'9" з.д., глубины

500-1300 м) и на подводных хребтах Наска и Сала-и-Гомес (25°07'-25°33'ю.ш.; 89°11'-99°26' з.д., на глубинах 563-790 м) (Буруковский, 1990, 2000, 2003, 2007).

Нами было исследовано содержимое желудков 28 особей, собранных в рейсе НИС «Профессор Штокман» на подводных возвышенностях Наска и Сала-и-Гомес 20.04.-05.05.1987 г. (Тихий океан, 21°41'-25°33'ю.ш.; 81°07'-99°25'з.д., глубины 580-1058 м). Восемнадцать из исследованных желудков были полными.

Среди исследованных креветок были всего два самца с общей длиной тела 64 и 87 мм. Самки имели длину тела 86-108 мм.

Во всех абсолютно желудках встречается детрит (табл. 59). Это, как правило, серовато-коричневая бесструктурная масса с обрывками чешуи и обломками как бы окатанных и мелко раздробленных костей рыб. Частота встречаемости последних 85,7%, но занимают они лишь 7,2% виртуального пищевого комка. В детрите заключены также фораминиферы (частота встречаемости 25%), хитиноподобные трубочки непонятного происхождения (полихеты? погонофоры? — частота встречаемости 32,1%). Значительно

Таблица 59

Состав пищи у креветки *N. pseudocursor*
Food composition in shrimp *N. pseudocursor*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %
Детрит	100	86,7
Кости и обрывки чешуи рыб	85,7	7,2
Хитиновые трубки	32,1	1,7
Фораминиферы	25,0	1,7
Амфиподы	14,3	—
Гастроподы	10,7	1,0
Икринки	10,7	—
Крючки эноплотевтидных кальмаров, обрывки клювов	7Д	—
Щетинки Chaetognatha	7,1	—
Крабы	3,6	1,7
Обломки радулярных зубов каринарии	3,6	—
Книдарии	3,6	—
Количество желудков	28	18

реже попадают обрывки клювов и крючки кальмаров, щетинки щетнкочелюстных, обломки радулярных зубцов моллюсков гетеропод (каринарии). Складывается впечатление, что все эти скелетные остатки потребляются совместно с детритом, будучи заключенными в нем. Редкие находки амфипод, полихеты, отдельные икринки — случайная добыча этого облигатного детритофага. Хотя не исключено, что они находились в мертвом состоянии.

***Nematocarcinus romenskyi* Burukovsky 2000**

Nematocarcinus romenskyi описан из южной части Атлантического океана (банка Дискавери, 42°03' ю.ш.; 00°03' з.д.; глубина 1030-1050 м). Найден примерно в той же широтной зоне в юго-западной части Индийского океана и тоже на подводных возвышенностях (46°0Г-46°47' ю.ш.; 49°08'-70°30' в.д., глубины 811-1218 м) (Буруковский, 2000, 2003, 2004).

Были исследованы 25 желудков креветок, собранных в рейсе БМРТ «Атлант» в апреле 1980 г. на подводной возвышенности Вальдивия (Южная Атлантика, 42°18'ю.ш.;

01°54'з.д., глубина 930 м). Четырнадцать желудков были полными. Размеры креветок (длина карапакса) 20-31 мм, а общая длина — 110-129 мм.

Основу пищевых комков составляла рыхлая темно-коричневая или коричневатая-серая масса (детрит), заключающая в себе большие или меньшие куски ослизненного материала, напоминающего ткани полихет. Вероятно, полуразложившиеся ткани. Иногда они занимали до половины объема желудка (табл. 60). В детрите было заключено большое количество мелких обломочков костей рыб, обрывки чешуи, щетинок полихет, обломки челюстных щетинок Chaetognatha, раковин моллюсков, клювов кальмаров, хитина, принадлежащего неопределимым по таким остаткам ракообразным. Относительно часто попадались фораминиферы, как правило, полуразрушенные. Среди них преобладали

Таблица 60

Состав пищи у креветки *N. romenskyi*
Food composition in shrimp *N. romenskyi*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %
Детрит	100	76,4
Кости и обрывки чешуи рыб	80	15,7
Щетинки Chaetognatha	60	—
Фораминиферы	36	5,0
Щетинки полихет	36	2,9
Гастроподы	28	—
Неопределенные ракообразные	16	—
Амфиподы	12	—
Обрывки клювов кальмаров	4	—
Науплий	4	—
Веслоногие раки	4	—
Иглокожие	4	—
Песок	12	—
Спикулы губок	4	—
Количество желудков	25	14

планктонные глобигерины. Обычно они были представлены единичными экземплярами, но однажды составили 60% объема пищевого комка, а их количество насчитывало примерно 5000 экземпляров. Всегда они заключены в массу осадка и полуразрушены. Наряду с этим, в желудках попадались отдельные экземпляры амфипод, полихет, раковинки брюхоногих моллюсков, а также мелкое иглокожее, напоминающее неправильного морского ежа, полуразрушенный веслоногий рак. Как правило, они были разрушены в той или иной степени и неотделимы от окружающего и заполняющего их осадка. Можно предположить, что они были съедены мертвыми.

Детрит встречался в каждом желудке (табл. 60), составляя 76,4% виртуального пищевого комка. Все остальные объекты питания лишь сопутствовали ему.

***Nematocarcinus sigmoides* Macpherson 1984**

Nematocarcinus sigmoides встречается в южноафриканских водах от Намибии (28° 19' ю.ш., 14° 18,6' в.д.) до района мыса Доброй Надежды на глубинах 840-2200 м, а также на банке Вальдивия на глубинах 754-940 м (Macpherson, 1984; Буруковский, 2000, 2003).

Мы имели возможность исследовать содержимое единственного желудка этого вида. Он принадлежал особи с ДК 24,5 мм. Пол ее не был определен. Материал был собран в

рейсе БМРТ «Салехард» 31.08.1976 г. на подводных возвышенностях Китового хребта (33°16,2'ю.ш.; 02°17,4'з.д., глубина 960-1080 м).

Желудок на две трети объема был заполнен рыхлой бесструктурной коричневатой массой, содержавшей множество обрывков чешуи и косточек рыб, обрывки хитина, шипики неопределимых ракообразных. Там же попадались обломки щетинок щетинкочелюстных, обрывки мелких планктонных ракообразных, крышечки гастропод, напоминающие таковые у трохидных моллюсков, диаметром 0,2 мм.

Следовательно, и *N. sigmoides* демонстрирует в качестве типа питания детритофагию и, возможно, некрофагию.

Сравнительная характеристика состава пищи у креветок семейства Nematocarcinidae

Питание креветок семейства Nematocarcinidae изучено до сих пор недостаточно. Совершенно неизвестно, чем питаются креветки родов *Lipkius*, *Nigmatullinus* и *Lenzocarcinus*. Уиннер (Wenner, 1979) исследовала содержимое 411 желудков *N. ensifer*, 86 желудков *N. rotundus* и 19 — *N. cursor*, но описание ее результатов и сделанные ею выводы укладываются в следующие несколько строк текста (цитирую): «Food items found in stomachs of *N. ensifer* (n = 411), *N. rotundus* (n = 86) and *N. cursor* (n = 19) indicate the species are omnivorous bottom feeders. Stomach contents included predominantly fish body parts (ctenoid scales, vertebrae, eye lens), Foraminifera (*Globigerina*), polychaete setae, and sediment, with detrital material being the most frequently encountered item. A few of the stomachs were empty», то есть «Пища, обнаруженная в желудках *N. ensifer* (n = 411), *N. rotundus* (n = 86) и *N. cursor* (n = 19), показала, что эти виды представляют собой донных всеядных животных. Содержимое желудков включает в себя преимущественно остатки рыб (ктеноидные чешуйки, позвонки, хрусталики глаз), фораминиферы (*Globigerina*), щетинки полихет и осадок, в котором очень часто встречался детрит. Пустых желудков встречено мало" (Wenner, 1979, с. 389).

Почему на основании изучения столь обширного материала приведены такие скудные описания и сделаны столь поверхностные выводы, почему в работе не приведены хотя бы процентные соотношения частоты встречаемости отдельных компонентов пищевого комка, нам непонятно. В конечном итоге Уиннер правильно оценила лишь принадлежность креветок рода к животным, питающимся на дне.

Гори (Gore, 1985a) исследовал содержимое желудков у четырех особей *N. ensifer*, собранных в 1981 г. в рейсе USNS "Bartlett" в Венесуэльском бассейне Карибского моря на глубинах 3411-3549 м.

В желудках находилось большое количество аморфной желтоватой или желтовато-коричневой массы, в которой были заключены фораминиферы, спикулы губок, щетинки ракообразных, коричневые (хитиновые) обрывки и целые тергиты каких-то глубоководных ракообразных (амфипод?).

Это позволяет нам сделать вывод, что *N. ensifer* — детритофаг и, возможно, некрофаг. Совпадение описания Гори (1985a), сделанного по результатам анализа содержимого четырех желудков, и сути описания, приведенного нами выше, а также описания Уиннер (1979), выполненного по результатам исследования 411 желудков, дает основание утверждать это с достаточной уверенностью.

Напротив, довольно детальное и даже скрупулезное исследование состава пищи *M. exilis* из западной части Средиземного моря выполнила Картес (Cartes, 1993) в западной части Средиземного моря (так называемого Каталанского моря), по материалам, собранным на глубинах 1578-2266 м. Ею были вскрыты желудки 288 особей, у которых 169 желудков были до предела наполнены пищей. Во избежание влияния на результаты исследования эффекта переваривания пищи, ею были исследованы только полные

желудки. Несколько отличалась от принятой нами также и методика оценки содержимого желудков. Картез, как и мы, подсчитывала процент встречаемости отдельных объектов питания, а также определяла процент обилия, то есть долю каждого компонента пищевого комка в общем числе встреченных экземпляров. Частота встречаемости детрита ("amorphous mass of stomach contents"), фораминифер и микропланктонных организмов, содержащихся в нем, количественно не оценивалась (Cartes, 1993). Следовательно, в процессе обработки материалов автором не принималось в расчет пищевое значение детрита.

Картез не обнаружила заметных сезонных вариаций в составе пищи. Среди других полностью доминировали остатки рыбы в виде отдельных косточек, позвонков, чешуи. Остатки отолитов, хрусталиков глаз, челюстные кости встречались очень редко. О наличии в желудках мягких тканей рыбы автор ничего не пишет. На втором месте находятся остатки книдарий (сифонофоры *Chelophyes appendiculata*, гидроидного полипа *Stephanoscyphus* spp.), остатки крупных батипелагических креветок (*Pasiphaea multidentata*, *Acanthephyra pelagica*), гастроподы и фораминиферы. Реже встречаются и в меньших количествах остатки таких ракообразных, как мизиды или кумовые раки, а также полихеты. В заключение подробного обсуждения всего комплекса своих наблюдений автор приходит к выводу, что все перечисленные выше животные потреблялись в виде пролуэраженных остатков, то есть *N. exilis* — детритофаг.

Исходя из нашего опыта исследования питания креветок рода *Nematocarcinus*, мы можем также заключить, что, судя по описанию Картез (1993), этот вид питается детритом, содержащим остатки пелагических и придонных организмов, захороненных в нем.

Итак, нами и другими исследователями было изучено питание представителей рода, обитающих в южно-бореальной зоне и субтропиках, тропиках, в нотальных, субантарктических и антарктических водах. Среди изученных видов были эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области (*N. africanus*), амфиамериканский и амфиатлантический вид (*N. ensifer*), средиземноморско-лузитанский вид (*N. exilis*), эндемик островной провинции Индо-Вестпацифической тропической области (*N. pseudocursor*), нотальные виды (*N. romenskyi*, *N. sigmoides*) и, наконец, циркумантарктический вид (*N. lanceopes*). Несмотря на такой огромный диапазон разброса ареалов исследованных видов, состав их пищи удивительно сходен. Даже сверхскупое описание содержимого желудков *N. ensifer*, *N. rotundus*, *N. cursor*, представленное Уиннер (1979: см. выше), демонстрирует явные черты сходства с питанием других исследованных видов. Все они питаются детритом с заключенными в нем остатками, прежде всего, рыбы и ракообразных. В единственном полном желудке был обнаружен обрывок щупальца *Illex argentinus*, кости и чешуя рыбы (диаметр чешуи 3,5 мм) (соответственно 70 и 30% объема желудка). Остатки кальмара (обрывок щупальца и присоска) были встречены еще дважды. Нельзя исключать, что мы имеем дело со случаем тралового питания.

Это позволяет заключить, что облигатная детритофагия представляет собой общее свойство всех видов рода. Приуроченность всех рассмотренных здесь креветок рода к материковому склону позволяет предположить, что выводы, сделанные нами относительно *N. africanus* (Буруковский, 1989а), могут в значительной степени оказаться применимыми хотя бы для тех видов, которые обитают в верхней части материкового склона на глубинах менее 1000 м. Их около половины от общего числа видов рода. Следовательно, упомянутые выше виды могут тоже быть связанными с аллохтонной детритной пищевой цепью и места их концентрации, а также диапазон глубин обитания будут в значительной степени зависеть от особенностей терригенного седиментогенеза в каждом из конкретных районов их обитания.

**Семейство Stylodactylidae *Styloactylus*
pubescens Burukovsky 1990**

Styloactylus pubescens до сих пор известен лишь с подводных возвышенностей Сала-и-Гомес. Он был найден в рейсе НИС «Профессор Штокман» (05.06.1987 г., 25°04'-25°09' ю.ш.; 97°26'-96°18' з.д., на глубинах 545-800 м). Нами были исследованы желудки двух самцов длиной 34 и 36 мм и трех самок длиной 43-49 мм с гонадами в преднерестовом состоянии и с яйцами на плеоподах.

В желудках исследованных креветок были найдены фораминиферы, остатки иглокожих, обломки раковин моллюсков, в том числе птеропод. В двух желудках встречено по одному экземпляру копепод.

**Семейство Campylonotidae
Campylonotus semistriatus Bate 1888**

Campylonotus semistriatus встречается лишь в водах Аргентины (Патагония) и Чили южнее примерно 47°ю.ш., достигая в распространении южной оконечности Огненной Земли (55°ю.ш.). Обитает на глубинах 30-816 м на илистых грунтах (Holthuis, 1952a; Torti, Boschi, 1973).

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Аргус» в верхней части материкового склона Патагонии (20.01.1984 г., 49°45'ю.ш., 56°53'з.д., глубина 400-450 м). Исследовано содержимое 25 желудков, в 17 из которых обнаружена пища, и один желудок был полным.

Размеры креветок варьировали от 56 до 119 мм. Самцы имели длину 56-84 мм, самки — 100-119 мм. Самки имели гонады во II-III стадиях зрелости.

Таблица 61

**Состав пищи у креветки *C. semistriatus*
Food composition in shrimp *C. semistriatus***

Объекты питания	Частота встречаемости, %
Полихеты	52,9
Рыба	52,9
Иглокожие	35,3
Фораминиферы	29,4
Изоподы	29,4
Щетинкочелюстные	17,6
Двустворчатые	17,6
моллюски	
Кальмары	17,6
Амфиподы	5,9
Эуфаузииды	5,9
Неопределенные	5,9
остатки	
Спикулы губок	5,9
Песчинки	70,6
Всего желудков	17
Коэффициент Фроермана	2,70

В остальных желудках (табл. 61) чаще всего попадались песчинки (частота встречаемости 70,6%), но зато не было аморфного материала, то есть детрита. Из пищевых объектов чаще всего встречались остатки эррантных полихет и рыбы (52,9%), за ними следуют иглокожие (35,3%).

На таком небольшом материале оценивать роль отдельных пищевых объектов вряд ли достоверно, но бесспорно, что наиболее обычны донные животные. *C. semistriatus*, несомненно, хищник-бентофаг и, судя по величине коэффициента Фроермана, он приближается к хищникам-собирателям.

***Campylonotus vagans* Bate 1888**

Campylonotus vagans встречается примерно в том же районе, что и предыдущий вид, но у берегов Чили он заходит на север до 41°46', а у Патагонии — до 41° ю.ш. На юге достигает Огненной Земли, попадаясь также у Фольклендских о-вов и о-ва Южная Георгия. Живет на глубинах 13-320 м (Holthuis, 1952a; Torti, Boschi, 1973).

Наши материалы собраны на Патагонском шельфе в рейсе БМРТ «Пионер Латвии». К сожалению, этикетка не сохранилась. Было исследовано 23 желудка, из которых 12 содержали пищу, 2 были полными.

В одном из полных желудков 90% его объема составлял типичный детрит, 10% было занято песчинками. В детрите были заключены отдельные фораминиферы и спикулы губок. Во втором полном желудке детрит занимал 50% объема пищевого комка, а оставшаяся часть была заполнена обрывками гидроидных полипов (30%) и остатками иглокожего (20%). Кроме этого в желудке присутствовали песчинки и обрывки изопода.

В семи из остальных желудков найдены песчинки, в трех — детрит. По два раза встретились полихеты, спикулы губок, яйца каких-то гидробионтов, обрывки гидроидов, фораминиферы и по разу остракода, изопода, какие-то непонятные обломки карбонатного состава и чьи-то плеоподы.

C. vagans производит впечатление детритофага и отчасти хищника-бентофага.

Семейство Palaemonidae *Pa 1a* *em on elegans* Rathke 1837

Palaemon elegans — преимущественно средиземноморский вид, распространенный от Черного моря и вдоль всего европейского побережья. В 1950 г. случайно попала в Каспийское и Аральское моря. Последние годы активно расселяется в Балтийском море (Grabowski, 2006). В водах Калининградской области впервые была обнаружена в 2000 г. в море, в районе поселка Куликово, во время летней студенческой практики. Она была поймана единичными экземплярами драгой-волокушей совместно с креветкой *Crangon crangon* на глубинах 0,5-0,7 м. Затем *P. elegans* начала попадаться в различные орудия лова (сачок, драгу, бредень) в Вислинском заливе у побережья Балтийской косы, в Приморской бухте, у пос. Мамоново. Вероятно, сейчас *P. elegans* полностью освоил российскую часть Вислинского залива, как он это сделал с его польской частью (Grabowski, 2006), стал полноправным членом донно-придонных сообществ залива и начал играть существенную роль в его трофических сетях. Во всяком случае, он регулярно встречается в желудках некоторых видов рыб (устное сообщение К.В. Тылика).

Материал собран у берега Приморской бухты Калининградского залива в районе посёлка Мечниково и в так называемой гидрогавани на Вислинской косе. Пробы собирались в конце июня, июле и начале августа 2003-2004 гг. В Приморской бухте креветку ловили на границе зарослей макрофитов на глубине до 0,7 м, а в гидрогавани — прямо с бетонированной набережной, в зоне обрастания ее бетонной облицовки нитчатыми водорослями, на глубине не более 0,5 м. В качестве орудия лова использовались сачки с ячейей от 1 до

5 мм. Собранный материал сразу же фиксировали в 4%-ном растворе формалина. Всего было собрано и обработано 330 креветок, у 201 из них в желудках была обнаружена пища, а 54 желудка были полными.

1. Биологическая характеристика исследованных креветок

Размеры креветок (длина карапакса, далее ДК) варьировали от 2,1 до 11,8 мм. Они подразделяются на три группы: ювенильных (пол неопределим по вторичным половым признакам) с ДК 2,1-5,9, мода 2,5 мм; самцы с ДК 3,7-8,0, мода 5,5 мм; самки с ДК 4,0-11,8, мода 7,5 мм. Больше половины самок (53,2%) имели гонады в III стадии зрелости, 28,6% самок имело созревающие и преднерестовые гонады. Следовательно, подавляющее большинство самок находились на той или иной ступени подготовки к откладке яиц на плеоподы.

2. Общая характеристика содержимого желудков

Пищевые комки *P. elegans* имели темно-коричневый или черный цвет, вязкую консистенцию. В полных желудках, как правило, преобладали детрит и растительные остатки. Детрит имел вид серовато-коричневой суспензии либо хлопьев, а в полных желудках — хлопьевидной массы.

Растительные остатки были представлены высшими растениями с обрывками листьев и их перифитоном, а также водорослями. Среди растительных остатков обрывков живых растений не встречено (свежий хлорофилл вообще отсутствует). Они всегда несут на себе следы более или менее длительной мацерации. В состав перифитона, в первую очередь, входили сидячие диатомовые водоросли, относящиеся к пяти классам (Pennatophyceae, Centrophyceae, Chlorophyceae, Chroococcophyceae, Hormogoniophyceae). Всего было определено 23 вида диатомовых водорослей (*Rhoicosphenia curvata*, *Gomphonema constrictum*, *Pediastrum borianum*, *Anabena spiroides*, *Pinullaria* sp., *Fragilaura* spp., *Navicula* spp., *Synedra* sp., *Diploneis* sp., *Cymbella* spp., *Amphora* sp., *Melosira* sp., *Cyclotella* spp., *Sanedasmus* spp., *Oocystis* sp., *Actinastrum* sp., *Gomphospaeria* sp., *Merismopedia* sp., *Oscilatoha* sp.).

Реже встречался песок. Никогда не попадались желудки, заполненные мягкими тканями каких-либо животных целиком. Они были обнаружены лишь в полупустых желудках или в незначительных количествах в полных, но крайне редко. Очень редко в пищевых комках попадались обрывки хитина. Их принадлежность к каким-либо конкретным таксонам членистоногих невозможно было установить из-за того, что они были сильно мацерированы и полуразрушены.

Наряду с этим, в желудках попадались остатки различных гидробионтов. Из ракообразных это мизиды, циклопы, харпактициды и амфиподы. Мизиды чаще всего были представлены статолитами ($d = 0,04-0,2$ мм). В одном желудке попала целая мизида (*Neomisis integer*). Остатки циклопов встречались в виде кусочков антенн и обрывков тел. В некоторых желудках таких обрывков было довольно много (до 7-9 экземпляров рачков). Амфиподы присутствовали в единственном желудке. Состояние остатков позволяло предположить, что рачок был съеден живым. В желудках также попадались личинки, коготки и обрывки конечностей ракообразных, более точное определение которых произвести было невозможно.

Среди прочих наиболее обычны в полупустых желудках были личинки хирономид в виде головных капсул, сегментов тела, жвал и хитиновых крючков с их хвостовых придатков. Один раз была найдена целая особь длиной 3,92 мм.

Рыба в желудках была представлена чешуей и отдельными костями. Судя по форме и размерам чешуи, а также по состоянию косточек, это были мальки и съедены они были, вероятно, уже полуразложившимися. Попадались также осколки раковин брюхоногих моллюсков.

3. Частота встречаемости различных объектов питания в желудках. По частоте встречаемости (табл. 62) в желудках креветок все объекты питания *P. elegans* можно разделить на несколько групп. Первая — доминирующие. В нее входят встречающийся практически в каждом желудке детрит (88,9%) и попадающиеся в каждом втором — личинки хирономид (52,1%). К второстепенным объектам питания можно отнести брюхоногих моллюсков (36,7%), растительные остатки (30,8%) и диатомовых (28,4%).

Мизиды, циклопы и коловратки (частота встречаемости 11,6-8,6%) занимают промежуточное положение между второстепенными и случайными объектами питания. Их можно назвать характерными объектами питания.

Таблица 62

Состав пищи у креветки *P. elegans*
Food composition in shrimp *P. elegans*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Детрит	88,9	70,4	79,6
Личинки хирономид	52,1	0,1	—
Брюхоногие моллюски	36,7	—	—
Растительные остатки	30,8	17,6	5,6
Диатомовые	28,4	1,4	—
Мизиды	16,2	—	—
Циклопы	11,8	0Д	—
Коловратки	8,6	—	—
Рыба	2,3	—	—
Нитчатые водоросли	1,5	—	—
Харпактициды	0,7	—	—
Двустворчатые моллюски	0,3	—	—
Амфиподы	0,3	—	—
Неопределенные остатки	8,3	—	—
Песчинки	78,6	10,4	—
Всего желудков	255	54	46
Коэффициент Фроермана	2,89		85,2

Песчинки, как и детрит, встречаются практически в каждом желудке, лишь немного уступая ему по частоте встречаемости (78,6%). Это свидетельствует о том, что *P. elegans* питается преимущественно на дне.

4. Состав виртуального пищевого комка

В виртуальном пищевом комке (табл. 62) абсолютно доминируют детрит, составляющий две трети его объема (70,4%), и растительные остатки (17,6%). Эти два пищевых компонента, диатомовые водоросли и песок (10,4%) занимают 99,8% объема пищевого комка. Следовательно, все остальные гидробионты практически не имеют существенного значения в питании креветки.

Песок, хоть и занимает третье место (10,4%) в объеме виртуального пищевого комка, контрастирует с частотой его встречаемости. Это позволяет предположить, что он захватывается креветкой случайно, в процессе сбора детрита.

Роль диатомовых в питании *P. elegans* оценить трудно, так как они тесно ассоциируют с остатками макрофитов и их объемная доля (1,4%) определена очень приблизительно. Возможно, эта оценка заметно занижена.

Еще более подчеркивает роль детрита и растительных остатков в питании креветки частота их доминирования. В 85,2% полных желудков доминирует какой-то один пищевой объект. Это или детрит, или растительные остатки (соответственно в 79,6 и 5,6% желудков).

Складывается впечатление, что *P. elegans* — преимущественно детритофаг и что хищничество и некрофагия встречаются у этого вида в значительно меньшей степени.

5. Онтогенетическая изменчивость питания *P. elegans*

Поскольку количество полных желудков в наших материалах было невелико, мы могли оценить лишь онтогенетические изменения частоты встречаемости доминирующих пищевых объектов исследуемого вида (рис. 26). Для этого все креветки были разделены на четыре группы в зависимости от длины их карапакса: 2 — 4,0; 4,1-6,0; 6,1-8,0; 8,1-10,0 мм. Первая группа целиком состояла из ювенильных креветок обоего пола и мелких самцов, во вторую входили преимущественно самцы и очень небольшое число мелких самок, в третьей были объединены примерно в равных количествах крупные самцы и мелкие самки. В 4-й группе были представлены только крупные самки с гонадами, ооциты в которых находились на разных этапах вителлогенеза (рис. 26).

У всех креветок, независимо от их размеров, по частоте встречаемости доминирует детрит. Но у молодежи он встречается практически у каждой особи (95%), а у креветок с ДК более 6 мм частота встречаемости детрита начинает уменьшаться и среди самых крупных его она падает практически на одну треть (до 66,7 %). Напротив, частота встречаемости растительных остатков и диатомовых водорослей с увеличением размеров заметно возрастает с 29-30 почти до 40%. Затем диатомовые начинают встречаться реже, а частота встречаемости растительных остатков продолжает увеличиваться до 50%.

Частота встречаемости личинок хирономид с увеличением размеров особей увеличивается с 22,0 до 35,7%, однако, когда длина карапакса достигает 6,1-8,0 мм, резко снижается до 20%. Такая же тенденция прослеживается и с диатомовыми водорослями. У мелких особей частота встречаемости с увеличением размеров возрастает от 19,5 до 42,2%, а при длине их карапакса 6,1-8,0 мм снижается до 33,3%.

Что касается остальных объектов питания, то остатки брюхоногих встречаются чаще всего у молодежи с длиной ДК 4-6 мм, достигая 48%, а затем частота их встречаемости неуклонно уменьшается до 12,5%, а личинки хирономид чаще всего попадают в желудках у креветок с ДК 6-8 мм. В любом случае у крупных особей в питании чаще всего встречаются детрит и растительные остатки.

О питании этого вида в других частях ареала нам практически ничего не известно. Так, Ёстлунд-Нилльсон с соавт. (Ostlund-Nilsson et al., 2005) сообщают, что *P. elegans* и *P. adspersus* в условиях эксперимента выступали в роли креветок-чистильщиков, поедая эктопаразитов (моногоней *Gyrodactylus* sp.) с камбалы.

Итак, *P. elegans*, которого можно считать типичной эпибентосной креветкой, как показано выше, в Вислинском заливе ведет себя как бентофаг, питающийся не очень широким кругом донных животных. Правда, в его пище присутствуют и планктонные организмы — единичные циклопы и коловратки, но они относятся к разряду случайной пищи. В желудках креветки полностью доминируют две группы пищевых объектов: детрит и растительные остатки, сопровождаемые донными диатомовыми водорослями. Это основной источник пищи креветки *P. elegans*.

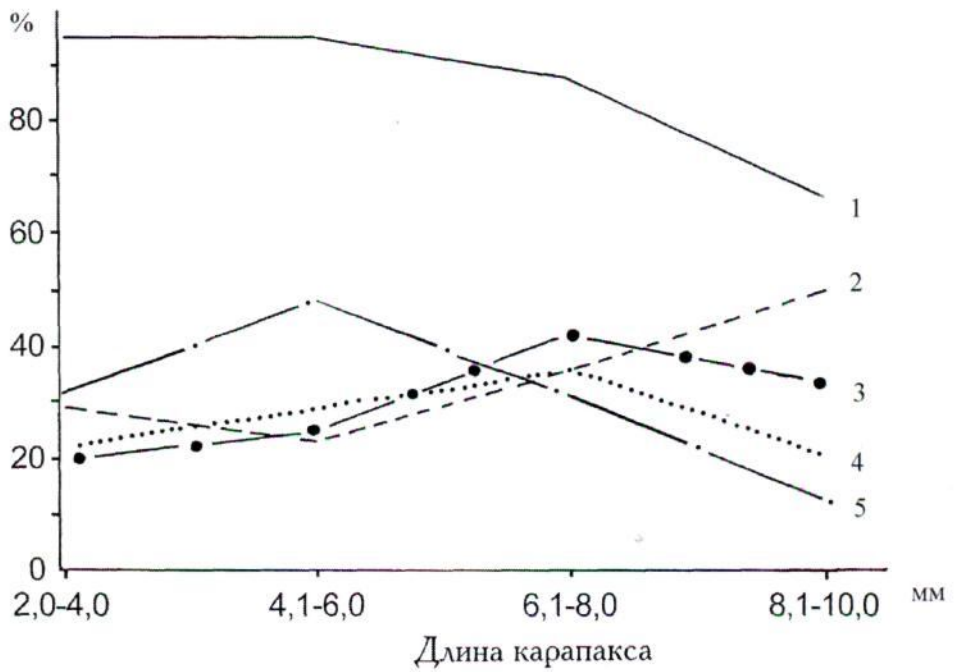


Рис. 26. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости компонентов пищевого комка у креветки *Palaemon elegans*: 1 — детрит; 2 — растительные остатки; 3 — личинки хирономид; 4 — диатомовые водоросли; 5 — брюхоногие моллюски

Fig. 26. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Palaemon elegans*: 1- detritus; 2 - vegetable remains; 3 — larvae of chironomids; 4 - diatoms; 5 -gastropods

Следовательно, *P. elegans* — облигатный потребитель растительных остатков. Освоив Вислинский залив, он стал служить в нем, возможно, главным потребителем аллохтонного детрита растительного происхождения среди беспозвоночных на разных этапах его формирования вместе со связанным с ним перифитоном. Вероятно, у него нет серьезных конкурентов среди автохтонов залива. Это должно сказаться на конфигурации трофических сетей, в которых консументами высоких уровней служат рыбы-бентофаги.

***Nematopalaemon hastatus* (Aurivillius, 1898)**

Nematopalaemon hastatus — эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области, встречается от Сенегала до Анголы на глубинах от одного до 50 м, но, как правило, не глубже 20 м. Он предпочитает песчаные и песчано-илистые грунты. Размеры тела достигают 70 мм, но наиболее часто составляют около 20 мм. Биология изучена очень плохо. Как правило, немногочислен, но в дождливый период способен образовывать на мелководьях очень плотные скопления, облавливаемые местным населением ручными орудиями лова. Местные жители сушат креветку на солнце и используют в качестве приправы (Holthuis, 1951; 1952, 1980; Longhurst, 1965; Monod, 1966; Lefevre, 1970; Буруковский, 1986).

Ранее Мариож (Marioghae, 1989), исследовавший содержимое 100 желудков этого вида из эстуария реки Нью-Калабар (Нигерия), сообщил, что *N. hastatus* — хищник. Его мелкие особи (менее 25 мм) питаются копеподами, а крупные — мизидами. Сам *N. hastatus* служит объектом питания рыб из 6 семейств, главным образом Sciaenidae, креветок *Parapanaeopsis atlantica* и краба *Callinecta amnicola*, типичных донных животных, среди которых первый — бентофаг.

Наши материалы собраны в рейсах НИС «Гижига» (8.12.1974 г., 05°50' ю.ш., на глубине 30 м) и НИС «Эврика» (05.06.1983 г., 11°4Г с.ш., 17°02'7" з.д., на глубине 20-25 м). Было исследовано содержимое 447 желудков у креветок, в 134 обнаружена пища, и 11 из них были полными. Длина тела креветок варьировала от 25 до 42 мм (у самцов — 25-35 мм). Среди самок преобладали особи с гонадами во II стадии зрелости.

У *N. hastatus*, как и у других креветок, содержимое желудков можно разделить на две группы. В первую можно включить детрит, непищевые объекты (песчинки и т.п.), неопределенные остатки, в некоторых случаях растительные остатки. Во вторую — остатки животных самой разной таксономической принадлежности.

Детрит в данном случае занимает весьма незначительную часть пищевых комков. Ни разу он не выступал у *N. hastatus* в качестве самодовлеющего компонента пищевого комка. Песчинки встречались единично и в довольно больших количествах — десятками. Размеры их были очень малы: 0,05 мм и мельче. Отдельные песчинки достигали до 0,1-0,25 мм. Кроме них в некоторых желудках попадались обломочки неправильной формы явно карбонатного состава. Их происхождение не поддавалось идентификации. Неопределенные остатки представляли собой фрагменты каких-то ракообразных (возможно, личинок) и совершенно не поддающиеся идентификации обрывки. Судя по некоторой степени их мацерации, они могли принадлежать остаткам мертвых животных, также как некоторые остатки рыб, сопровождаемые обрывками чешуи и обломками словно окатанных косточек.

Растительные остатки встречались только у креветок из района Гвинеи Бисау (табл. 63). К ним можно отнести обломки и целые раковины диатомовых (*Coscinodiscus perforatus*, *C. marginatus*), а также нитчатую водоросль *Chaetomorpha aëgea* (семейство Ulothrichaceae). Последняя — широкотропический вид, прикрепляющийся к субстрату, которым могут служить камешки, раковины моллюсков и т.п. Они попадались как обрывками отдельных единичных нитей, так и целыми пучками, составляющими до 90% объема желудка.

Можно полагать, что в данном случае водоросль служила объектом питания для *N. hastatus* в водах Гвинеи Бисау.

Таблица 63

Состав пищи у креветки *Nematopalaemon hastatus* Food composition in shrimp *Nematopalaemon hastatus*

Объекты питания	Частота встречаемости, %		Значение в виртуальном пищевом комке, %		Час ^г гота доминирования в пищевом комке, %	
	А	Г.Б	А	Г.Б	А	Г.Б
Копеподы	71,2	56,5	41,1	-50	33,3	-50
Щетинкочелюстные	50,4	43,5	1,2	—	—	—
Мизиды	19,8	8,7	33,3	—	44,5	—
Детрит	17,1	26,1	3,3	—	—	—
Креветки	9,9	—	18,9	—	22,2	—
Рыба	6,3	17,3	—	—	—	—
Полихеты	5,4	13,0	—	—	—	—
Остракоды	1,8	—	—	—	—	—
Эуфаузииды	0,9	—	—	—	—	—
Двустворчатые	0,9	4,3	—	—	—	—
Личинки ракообразных	0,9	13,0	—	—	—	—
Амфиподы	0,9	4,3	—	—	—	—
Киленогие моллюски	0,9	—	—	—	—	—
Нематоды	0,9	—	2,2	—	—	—
Растительные остатки	—	47,8	—	-45	—	-50
Гастроподы	—	21,7	—	—	—	—
Диатомовые водоросли	—	8,7	—	-5	—	—
Крабы	—	8,7	—	—	—	—
Раки-отшельники	—	4,3	—	—	—	—
Неопределенные остатки	0,9	17,4	—	—	—	—
Фекальные пеллеты	19,8	—	—	—	—	—
Донные обломки	0,9	—	—	—	—	—
Песчинки	1,8	52,2	—	—	—	—
Всего желудков	111	23	9	2	9	2
Коэффициент Фроермана	1,82	2,95			100	100

Примечание. А. — Ангола (05°50' ю.ш.); Г.Б — Гвинея Бисау (11°41' с.ш., 17°02'7" з.д.).
 Annotation. А. - Angola (05°50'S); Г.Б — Guinea-Bissau (11°41'N, 17°02'7"W).

Среди остатков животных у *N. hastatus* выделяются копеподы (табл. 63). Они попадают обычно разрушенными. Целые рачки встречаются реже. Чаще всего представлены *Pleuromamma* (*P. abdominalis* в том числе), *Temora stylifera*, *T. turbinatam* *Porcealisum gracilis*, *Euchaeta hebes*, *Nanocalanus minor*, *Eucalanus* sp., *Oncaea* sp., *Euterpina* sp. Количество копепод варьировало от одной до семи, попадаясь, как правило, по 2-3 экземпляра. Длина их тел колебалась от 0,5 до 4 мм, но наиболее часто встречались мелкие рачки длиной 0,5 мм. Длина креветок, съевших этих копепод, была равна 33-35 мм, то есть они составляли не больше 10% длины их тел. Фекальные пеллеты, встречающиеся в желудках креветок из вод Анголы, вероятно, сопутствуют именно копеподам. Можно полагать, что по отношению к копеподам *N. hastatus* вел себя как пасущийся хищник.

Не менее заметны мелкие мизиды, которые попадались или обрывками тел, или целиком. Их количество в одном желудке не превышало двух экземпляров. Длина тела от 3 до 10 мм, чаще всего 5-7 мм, что составляет 10-25% от длины креветок, съевших этих мизид. Креветки в желудках попадались поодиночке. Один раз была встречена креветка из семейства Hippolytidae длиной 10 мм, но чаще — молодь *Pasiphaea semispinosa* 7-10 мм, или 15-25% от длины тела хищника. Примерно такую же длину (7 мм) и соотношение имела съеденная эуфаузида. Видимо, по отношению к этим ракообразным *N. hastatus* вел себя как нападающий хищник.

Другие объекты питания имели размеры тела, сравнимые с копеподами. Сюда можно отнести двустворчатых и брюхоногих моллюсков, чьи эмбриональные раковины (у первых) и оперкулумы (у вторых) имели длину соответственно 0,5-1,5 и 0,25-0,5 мм.

Единственная нематода, попавшаяся в желудке, относится к паразитическому роду *Anisakis* и имеет длину 5 мм. Служила ли она пищевым объектом, неясно.

Сравнение состава пищи в двух районах обнаруживает очень большое сходство в отношении доминирующих компонентов пищевого комка (табл. 63). Действительно, по частоте встречаемости в обоих районах доминируют копеподы. Им сопутствуют щетинкочелюстные и мизиды (у ангольских креветок). В обоих районах детрит значительно уступает им по частоте встречаемости и находится на 4-м месте. Отличия в составе пищи возникают за счет растительных остатков, которые активно потребляются креветками из вод Гвинеи-Бисо.

И это очень хорошо подтверждается составом виртуального пищевого комка. В обоих районах (с учетом, конечно, небольшого количества полных желудков, бывших в нашем распоряжении) в нем полностью доминируют именно копеподы (41,1% объема у креветок из вод Анголы и примерно 50% — из вод Гвинеи Бисау), а вот мизиды и креветки (33,3 и 18,9% соответственно) заменяются растительными остатками.

Интересно, что коэффициент Фроермана у креветок первого района равен 1,82, то есть он ближе к таковому у нападающих хищников, в водах Гвинеи Бисау он равен почти 3, то есть ближе к таковому хищников-собирателей.

Можно заключить, что *N. hastatus* — бентофаг и планктофаг, по типу питания — нападающий и пасущийся хищник, питающийся копеподами и мизидами, способный к некрофагии и потреблению растительной пищи. Вероятно, его можно считать хищником-оппортунистом.

В районе Гвинеи-Бисау был встречен в желудках *Pseudotholitus typus* (Sciaenidae).

Сравнительная характеристика питания у креветок семейства Palaemonidae

Оба исследованных нами вида, при всем различии их диет, — бентофаги, хищники-оппортунисты, в пище которых присутствуют растительные остатки.

Питание близких к *P. elegans* видов *P. adspersus* и *P. serratus* изучали в разных частях их ареалов. Первый из них в Кильской бухте (Inyang, 1977/78) питается преимущественно донными ракообразными (десятиногими, мизидами, кумовыми), хотя не пренебрегает копеподами, полихетами, двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, нематодами, в значительно меньшей степени гидроидными полипами, губками, иглокожими и пр. Это характеризует его как хищника-бентофага. Словом, *P. adspersus* — бентофаг, как и *P. elegans*. В эксперименте длительное время способен питаться только животной пищей (личинками хирономид — Карпевич, Богорад, 1940). Но в естественных условиях в его желудках постоянно встречаются водоросли, в том числе диатомовые, а также остатки высших растений (Inyang, 1977/78). По частоте встречаемости и доле в объеме желудка доминируют ракообразные (соотв. 35,4 и 38,9%), но на втором месте — детрит (20,4 и 35,7 % соотв.). На 3-м месте находятся полихеты, но четвертое прочно принадлежит всей

совокупности растительных остатков (14,3% от объема пищевого комка). Несмотря на то, что в пище *P. adspersus* преобладают остатки животной пищи, большая роль детрита и растительных остатков налицо. Еще сильнее их роль выражена у этого вида в устье реки Виго (Северная Испания), где они составляют около половины объема желудков. Детрит выходит на первое место, уступая его амфиподам только во втором полугодии — осенью и в начале зимы (Figueira, 1986). Увеличение у этого вида роли растительных остатков и детрита в солоноватых водах по сравнению с морем нам кажется не случайным, так как это объясняет их абсолютное преобладание у *P. elegans* в Вислинском заливе.

Примерно то же самое демонстрирует *P. serratus*, также обитающий в устье Виго (Figueira, 1986).

Наличие растительных остатков в питании креветок семейства Palaemonidae, вероятно, можно считать облигатным явлением. Об этом упоминают Кенсли и Уолкер (Kensley, Walker, 1982), изучавшие палемонид реки Амазонки. Хмельёва с соавт. (1997) сообщают о присутствии растительных остатков или детрита растительного происхождения в желудках у всех видов рода *Macrobrachium*, упомянутых в их кратком обзоре питания этой группы креветок. То же самое пишет Явахандран (Javachandran, 2001), обобщивший данные о питании *Macrobrachium rosenbergii*, *M. malcolmsonii*, *M. gangeticum* и *M. idella idella*. Состав пищи у них сходен. Например, у наиболее полно охарактеризованного последнего вида доминирует детрит (33,5%), затем идут остатки насекомых (17,2%), песчинки (12,65%), растительные остатки (8,32%), полупереваренные ткани животных, диатомовые (5,91%), остатки ракообразных (5,72%), нитчатые водоросли (5,28%), гастропода (1,38%), семена (1,28%), фораминиферы (0,94%), чешуйки и скелетные остатки рыб. Это вполне сравнимо с составом пищи *P. elegans*. Ситтс и Кнайт (Sitts, Knight, 1979) сообщают то же самое о питании *Palaemon macrodactylus* в эстуарии Сакраменто-Сан Жоакин (Калифорния), а Коллинс (Collins, 1999) — *Palaemonetes argentinus* из старицы реки Парана (Аргентина). Куренков (1958) исследовал в экспериментальных условиях питание креветок *Leander modestus*, *L. paucidens*, *Macrobrachium asperulum*, *Palaemonetes sinensis* из озера Ханко (Дальний Восток) и установил, что креветки могут питаться исключительно растительной пищей, но предпочитают есть ее не живой, а уже в отмершем, полуразложившемся виде. Видовой состав растений не имеет значение. Это же характерно и для *P. elegans*.

По отношению к животной пище креветки родов *Leander* и *Palaemonetes*, с одной стороны, и *Macrobrachium* — с другой, вели себя по-разному. Представители первых двух родов демонстрировали поведение хищника-собирателя, а *Macrobrachium asperulum* — нападающего хищника (Куренков, 1958; Монаков, 1998). То же самое относится и к другим упомянутым выше креветкам. Они, наряду с растительной пищей, способны охотиться на различных животных. У *Palaemon macrodactylus* (Collins, 1999), например, роль растительных остатков резко снижается в зимний период и им на смену приходят преимущественно донные животные. *Palaemon macrodactylus* активно конкурирует с *Crangon franciscorum* из-за мизиды *Neomysis mercedis*. Роль растительных остатков в питании *P. macrodactylus* тоже меняется в зависимости от сезона года.

Можно заключить, что представители сем. Palaemonidae — бентофаги, питающиеся детритом, растительной и животной пищей. Роль этих трех компонентов питания может достаточно быстро меняться в зависимости от различных условий. Это позволяет нам считать этих креветок хищниками-оппортунистами.

Семейство Alpheidae *Alpheus glaber* (Olivi 1792)

Alpheus glaber — средиземноморско-лузитанский вид, обитающей в Средиземном море и в Северо-Восточной Атлантике от побережий Ирландии и Англии, Бискайского залива до Марокко. В водах Марокко очень обычен между Танжером и мысом Агадир.

Обитает на илистых грунтах терригенного происхождения на глубинах от 50 до 450, но обычно до 220 м (Zariquiey Alvarez, 1968; Lagardere, 1971; Буруковский, 1980; Anker, 2001).

Картез с соавт. (Cartes et all., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли этот вид к потребителям детрита («deposit»).

Как и многие другие виды, живущие в укрытиях, *A. glaber* плохо доступен для тралящих орудий лова. Поэтому мы смогли исследовать содержимое лишь двух желудков, принадлежавших самцам с длиной тела 33 и 29 мм. Материалы были собраны в рейсе НИС «Белогорск» 01.06.1978 г., 29°48'2" с.ш., 10°16' з.д. (глубина неизвестна).

В одном из желудков (полном) 70% его объема составлял детрит с многочисленными спикулами губки и с непонятными спикулообразными предметами. Мы предположили, что это все вместе — остатки съеденной кремнеугольной губки, 20% объема были заняты многочисленными донными фораминиферами и 10% — песчинками. Во втором (полупустом) желудке мы обнаружили десятки фораминифер и песчинки.

Можно заключить, что *A. glaber* — бентофаг.

***Alpheus macrocheles* (Hailstone 1835)**

Alpheus macrocheles — амфиатлантический вид, в Западной Атлантике обитающий у Антильских о-вов, а в восточной — в Средиземном море, а также от Англии и до Анголы и Намибии. Найден у о-ва Святой Елены. Живет в губках, образующих пленки на камнях, в углублениях, образуемых ризомами водорослей или на грубопесчаных и ракушечных, а также илистых грунтах, богатых фораминиферами. Обитает на глубинах от уреза воды до 50-100 м, у о-вов Зеленого Мыса даже до 185 м, но наиболее обычен в приливной зоне (Holthuis, 1952; Zariquiey Alvarez, 1968; Lagardere, 1971; Crosnier, Forest, 1973; Anker, 2001).

Нам удалось исследовать содержимое единственного желудка, принадлежавшего самцу длиной 24 мм. Он был пойман в рейсе НИС «Белогорск» в водах Сьерра-Леоне (18.02.1981 г., 07°03'Т' с.ш., 12°15' з.д., глубина 93-98 м). В желудке были обнаружены обрывки рыбной чешуи, щетинки щетинкочелюстных, обрывки 4-5 копепод и брюхоногий моллюск с оперкулюмом диаметром 0,7 мм.

В районе Гвинеи-Бисау был найден в желудках *Pseudolithus typus* (Sciaenidae).

***Alpheus cf. longiforceps* Hayashi, Nagata 2002**

Alpheus cf. longiforceps известен пока лишь из траловых сборов на мягких грунтах на глубинах 50-80 м, выполненных в северной части залива Нячанг (Вьетнам) или купленных на городском рыбном рынке. Очень близок к тайландскому *Alpheus longiforceps* (Hayashi, Nagata, 2002; Буруковский, Чунжина, 2009).

Объем исследованного материала — желудка 44 особей. Они все содержали пищу, а 25 из них оказались полными. Длина карапакса варьировала от 12,1 до 29,1 мм, общая длина тела - от 43,1 до 77,5 мм (у самцов - от 12,1 до 29,1 и от 43,1 до 77,5 мм; у самок - от 22,8 до 26,9 мм и от 61,2 до 67,4 мм соответственно). Более 70% креветок имели длину тела 55-65 мм.

Кривая размерного состава - одновершинная и несколько смещена вправо. Это говорит о том, что мелкие экземпляры оказались недоступными для используемого орудия лова (донный трал). Переходный коэффициент между длиной тела и длиной карапакса варьировал от 2,21 до 3,74 мм (в среднем 2,76), почти не меняясь с увеличением общей длины. Следовательно, в онтогенезе пропорции тела креветки сохраняются.

Самок оказалось всего 4 экземпляра, по размерам они сопоставимы с самцами групп 60-64 и 65-69 мм. Они имели гонады в IV стадии зрелости. У одной из них с длиной карапакса 22,9 мм на плеоподах были обнаружены 2127 яиц диаметром 0,45x0,55 мм.

Исходя из вышесказанного, можно заключить, что мы характеризуем состав пищи только взрослой части населения *A. cf. longiforceps* залива Нячанг.

Содержимое желудков можно подразделить на следующие основные категории пищевых компонентов: песчинки, детрит (понятие «детрит» приводится по работам Сущени, 1968; Буруковского, 1989), неопределимые остатки и животные, чье таксономическое положение мы смогли определить хотя бы до типа (например, Nemertini), класса (Ostracoda) или отряда (Amphipoda, Copepoda).

Песчинки встречались почти в каждом желудке. Размеры колебались от 0,14 до 1,6 мм, но преобладали песчинки 0,7-0,9 мм, которые относятся к категории крупных песков (0,5-1 мм: Петелин, 1967). Количественно песчинки варьировали от полного отсутствия до нескольких десятков в одном желудке.

Детрит представлял собой серо-коричневую массу. В капле воды она приобретала хлопьевидную структуру.

Фораминиферы встречались как единично, так и в больших количествах, насчитывая десятки экземпляров. Среди них абсолютно преобладал один вид из семейства Rotaliidae. Они, как правило, были разрушены в той или иной степени, но не менее половины их были совершенно целыми. Это позволило убедиться, что они были съедены живыми. Размеры фораминифер варьировали от 0,5 до 2,6 мм. Наблюдается слабая связь между размерами креветки и диаметром фораминифер. У более мелких креветок (менее 60 мм общей длины тела) преобладают фораминиферы диаметром 0,7-0,9, а у креветок более 60 мм — 1,1-1,9 мм. Двустворчатые моллюски были встречены в желудках как целыми, так и в виде многочисленных мелких осколков (последний вариант чаще). Размеры целых раковин лежали в диапазоне 0,3-3,7 мм соответственно. Размеры раковин гастропод были 1,3-2,8 мм. Количество моллюсков в желудках не превышало 4-5 экземпляров. Это была, как правило, молодь, по размерам сравнимая со съеденными фораминиферами.

Остатки других животных (креветки, крабы, рыба) встречались в желудке в виде отдельных кусков, по форме которых можно судить о том, что они были съедены заживо, даже растерзаны. Съеденные креветки преимущественно относились к донным представителям семейства Penaeidae, а один раз — Alpheidae. Длина тела съеденной альфеиды была равна 10 мм, что составило около 15% длины съевшей ее креветки.

Среди полихет преобладали эррантные формы, хотя попадались и седентарные, которые, судя по форме щетинок, относились к семейству Spionidae. Размеры фрагментов червей были равны 1,9-5,6 мм.

По частоте встречаемости (табл. 64) в желудках доминировал детрит, находимый практически в каждом желудке (79,5%). За ним следуют Bivalvia (59,1%). Креветки (52,3%), Gastropoda (50%) и фораминиферы (40,9%) попадались в каждом втором желудке. Их можно отнести к наиболее обычной пище. Полихеты (29,5%) и офиуры (22,7%), присутствующие в каждом четвертом желудке, можно считать второстепенными объектами питания. С одной стороны, рыба (11,4%), а с другой — Copepoda (6,8%), вероятно, редкая или эпизодически встречающаяся добыча. Веслоногие раки, возможно, попали в желудки креветок *A. cf. longiforceps* вместе со съеденными ею жертвами и могут быть отнесены к транзитным объектам питания (Нигматуллин, Топорова, 1982). Все остальные — большая группа случайных пищевых объектов, таких как Amphipoda, Tanaidacea, немертина, книдарии (представленные малочисленными книдоцистами), краб, Ostracoda (все встречены по одному разу — 2,3%). Песок — непитательный объект — попадает в каждом втором желудке (45,5%), но в виртуальном пищевом комке составляет лишь 2,8%, а следовательно, поступает в организм случайно в процессе питания, с другими пищевыми объектами.

При анализе состава виртуального пищевого комка и учете данных по частоте доминирования открывается несколько иная картина. Ранее отмеченный лидер - детрит - отходит на второй план. Он занимает 21,2% объема пищевого комка, а частота его доминирования в пищевых комках, равная всего 8%, подчеркивает, что он редко составляет более половины объема желудков конкретных особей. На первое место выходят креветки, остатки которых занимают треть объема виртуального комка (32,0%) при высокой частоте доминирования (24%). Доля фораминифер меньше, чем у детрита (18,0%), зато частота доминирования достигает 20%, что в 2,5 раза больше, чем у детрита. Это показывает, что у большего количества конкретных креветок съеденные фораминиферы и двустворчатые моллюски составляют более 60% объема пищевого комка. Вместе детрит, креветки, фораминиферы и двустворчатые моллюски составляют почти 80% от объема пищевого комка. Все остальные пищевые объекты играют второстепенную роль, и если и доминируют по объему у отдельных особей, то относительно редко.

Таблица 64 Состав
пищи креветки *Alpheus cf. longiforceps* в водах Южного Вьетнама Food composition
in shrimp *Alpheus cf. longiforceps* in the waters of Southern Vietnam

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Детрит	79,5	21,2	8
Bivalvia	59,1	8,4	4
Креветки	52,3	32,0	24
Gastropoda	50	2,8	—
Фораминиферы	40,9	18,0	20
Полихеты	29,5	5,2	4
Офиуры	22,7	4,4	—
Рыба	11,4	3,6	—
Sorperoda	6,8	—	—
Amphipoda	2,3	—	—
Tanaidacea	2,3	—	—
Немертины	2,3	0,4	—
Книдоцисты	2,3	—	—
Крабы	2,3	1,2	—
Ostracoda	2,3	—	—
Неопределенные остатки	18,2	—	—
Песчинки	45,5	2,8	—
Всего желудков	44	25	25
Коэффициент Фроермана		3,41	

Можно заключить, что главные объекты питания креветки *A. cf. longiforceps* - креветки и фораминиферы. Детрит, вероятно, побочный и попутный источник энергии.

Все объекты питания креветки — бентосные животные. Можно утверждать, что *A. cf. longiforceps* — бентофаг, питающийся в первую очередь фораминиферами, креветками и моллюсками.

Коэффициент Фроермана равен 3,41, то есть в каждом исследуемом желудке находилось три-четыре пищевых объекта. Следовательно, *A. cf. longiforceps* — хищник-собирающий (по Буруковский, 1985). А по отношению к фораминиферам он ведет себя, как пасущийся хищник (там же).

Краткая характеристика питания некоторых креветок из рода *Alpheus*

В роде *Alpheus* известно более 250 валидных видов (Anker, 2001), но некоторая информация о питании имеется лишь для восьми, считая три вида, впервые описанных выше. Из них *A. brevicristatus* De Naan 1849 и *A. schmitti* Chace 1972 — травоядные креветки. Первый, обитатель сублиторальных биоценозов двустворчатых моллюсков и морских ежей западной части Тихого океана в районе от российского Дальнего Востока до Северной Австралии, питается детритом и мертвой растительностью (молодь креветок) или листьями zostеры (взрослые особи). Креветки второго вида, живущие в норах и полостях, проделанных в мертвых кораллах Мексиканского залива и прилегающих вод, по наблюдениям в аквариуме, захватывают клешнями переопод 2 куса водорослей, приносимых к отверстию их убежищ.

Остальные шесть видов — хотя бы отчасти или целиком — плотоядные животные.

Так, *A. edwardsii* (Audouin 1826) — типичный индо-востпацифический вид, обитающий на жестких, предпочтительно гравийных грунтах с малым количеством ила, литорали и сублиторали до глубины 36 м. В желудках, наряду с бурыми водорослями (например, *Sphacelaria*), высшими растениями и диатомовыми, встречаются амфиподы, фораминиферы и некоторые другие бентосные беспозвоночные (Anker, 2001).

A. richardsoni Yaldwyn 1971, известный из района от Кореи до Австралии, Тасмании и Н. Зеландии, обитает в манграх и на илистых литоралиях, в том числе в районах эстуариев и даже в солоноватых водах. Предельная глубина обитания — 22-24 м. В желудках креветок этого вида найдена zostера, наряду с различными фораминиферами, полихетами, многочисленными моллюсками и разнообразными ракообразными (Anker, 2001).

Наконец, *A. californiensis* Holmes 1900, который встречается в бухтах штата Калифорния (США) и Калифорнийского залива (Мексика), где он обитает на илистых литоралиях бухт, — настоящий хищник-засадчик. Он нападает на гобиидных рыб: мелкую *Clevelandia ios* и молодь *Gillichthys mirabilis*. Креветка внезапно оглушает жертву, попавшую в зону ее досягаемости, и затаскивает ее в свою норку. Иногда жертва захватывается меньшей клешней и убивается «пистолетным когтем» второй клешни (Anker, 2001).

Описанные выше *A. glaber*, *A. macrocheles* и *A. cf. longiforceps* занимают положение между этими крайностями, но ближе к последней категории.

Даже такие краткие и поверхностные характеристики питания (Anker, 2001) позволяют убедиться в том, что все исследованные креветки рода — бентофаги. Но по составу пищи среди них обнаруживается вся гамма переходов от облигатных травоядных до нападающих хищников.

Семейство Hippolytidae *Merhippolyte agulhasensis* Bate 1888

Merhippolyte agulhasensis известен только из Южной Африки, где он обитает на глубинах 70-380 м (Holthuis, 1951).

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Бахчисарай» (05.02.1986 г., 27°36' ю.ш., 14°36' в.д., на глубине 387 м). Было исследовано содержимое 65 желудков, в 42 из которых обнаружена пища, а 8 из них были полными. Длина тела креветок варьировала от 56 до 71 мм (самцы — 58-60 мм). Самки имели гонады во II стадии зрелости.

Таблица 65

Состав пищи у креветки *Merhippolyte agulhasensis* Food composition in shrimp *Merhippolyte agulhasensis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования в пищевом комке, %
Детрит	59,5	—	—
Фораминиферы	9,5	—	—
Амфиподы	9,5	12,5	12,5
Эуфаузииды	9,5	25,0	25,0
Иглокожие	7,1	—	—
Рыба	7,1	11,2	11,2
Креветки	7,1	12,5	12,5
Мизиды	2,4	12,5	12,5
Раки-богомолы	2,4	11,2	11,2
Капли жира	2,4	—	—
Неопределенные остатки	9,5	11,2	11,2
Песчинки	85,7	3,8	—
Всего желудков	42	8	8
Коэффициент Фроермана	1,26		100

Содержимое желудков *M. agulhasensis* производит в какой-то степени противоречивое впечатление. Действительно, в каждом полном желудке целиком или почти целиком доминирует один пищевой объект, сопровождаемый песчинками и детритом (табл.65). Доля песчинок могла достигать 10% объема пищевого комка, а детрит просто присутствовал в небольшом количестве. Это могла быть молодь рака-богомолы длиной 20 мм (примерно 40% длины съевшей его креветки), амфипода (примерно 5 мм, или около 10% длины креветки), головогрудной отдел креветки из сем. Sergestidae, рыба и, наконец, мягкие ткани непонятного происхождения со следами разложения. В полупустых желудках практически всегда присутствовали песчинки (частота встречаемости 85,7%), и в каждом втором (59,5%) — детрит. Все остальные пищевые объекты встречались не чаще, чем в каждом десятом желудке.

Большинство жертв — донные животные, но имеются макропланктонные креветка и эуфаузиида, что еще сильнее подчеркивает противоречивость трофического облика *M. agulhasensis*. Вероятно, он все же ближе к нападающим хищникам, но окончательное заключение делать по имеющемуся материалу затруднительно.

***Exhippolysmata hastatoides* (Bals 1914)**

Exhippolysmata hastatoides — эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области. Она обитает в солоноватых и морских водах в районе от Гвинейского залива до Анголы на глубинах до 10 м (Holthuis 1951; Monod, 1966; Буруковский, 1983).

Наши материалы собраны в Гвинейском заливе в рейсе НИС «Белогорск» на рейде порта Котону (Республика Бенин) в январе 1981 г. Креветки были пойманы закидной сеткой на

приманку в виде тухлого мяса. Они ловились совместно с креветкой *Nematopalaemon hastatus* (Palaeomonidae) (см. выше). Было исследовано 13 желудков, 3 из которых были полными. Длина тела креветок 14-38 мм, одни лишь самки с гонадами во II стадии зрелости.

В двух желудках встречены копеподы (*Oncaea* sp.?), по одному разу — амфипода, остаток усонного рака, какое-то неопределенное ракообразное (судя по состоянию тканей и покровов, было съедено мертвым), детрит, в пяти желудках попадались относительно мелкие песчинки (не крупнее 0,7 мм).

Во всех полных желудках 90-100% объема составляли обрывки плеопод креветки *Nematopalaemon hastatus* с отложенными на них яйцами. Количество яиц в желудке варьировало от 11 до 175. В последнем случае, судя по состоянию эмбрионов, *E. hastatoides* «огрabila», по крайней мере, 3 яйценосные особи *N. hastatus*. Обращало на себя внимание, что окраска *E. hastatoides* настолько напоминала таковую у *N. hastatus*, что их было очень легко спутать. На основании этого мы предположили (Буруковский, 1983), что *E. Hastatoides* — креветка-подражатель, миметирующий вид по отношению к *N. hastatus*, питается в основном яйцами последнего вида, нападая на его яйценосных самок.

***Chorismus antarcticus* (Pfeffer 1887)**

Chorismus antarcticus — антарктическо-антибореальный вид, встречающийся у побережья Антарктиды и в водах приантарктических о-вов. Найден также в Магеллановом проливе. Известен на глубинах 15-915, в основном 100-350 м (Заренков, 1968; Gutt et al., 1991).

Наши материалы собраны у Южных Шетландских о-вов (более точная информация отсутствует). Было исследовано 37 желудков, в 21 из них обнаружена пища, а 2 были полными.

Состав пищи *Ch. antarcticus* практически не изучен. В работе Шторха с соавт. (Storch et al., 2001) приводится простое перечисление встреченных в желудках объектов, среди которых раковины простейших (диатомеи, тинтиниды, фораминиферы), спикулы стеклянных губок, нематода, гастропода (с раковиной 0,8x1,8 мм), щетинки эррантных и седентарных полихет, мизиды, амфиподы, изоподы, склериты голотурий, рыбы чешуйки, обрывки поперечно-полосатых мышц, капельки жира. Кроме них отмечены щетинки неопределенных ракообразных. Последние, возможно, были захвачены креветкой в трале.

Таблица 66

**Состав пищи у креветки *Chorismus antarcticus*
Food composition in shrimp *Chorismus antarcticus***

Объекты питания	Частота встречаемости f %	Значение в виртуальном пищевом комке, %
1	2	3
Детрит	71,4	—
Фораминиферы	14,3	—
Амфиподы	14,3	-50
Гидроидные полипы	14,3	-50
Гастроподы	9,5	—
Копеподы	4,8	—
Полихеты	4,8	—
Танаидацеа	4,8	—
Остракоды	4,8	—
Кумовые раки	4,8	—

1	2	3
Нематоды	4,8	—
Неопределенные остатки	23,8	—
Спикулы губок	9,5	—
Песчинки	19,0	—
Всего желудков	21	2
Коэффициент Фроермана	1,50	

О наличии детрита в желудках авторы ничего не сообщают. По этим данным можно сделать вывод, что *Ск antarcticus* — бентофаг, но о его трофических предпочтениях судить невозможно.

Малый объем материала очень сильно ограничивает возможности для уверенной характеристики питания вида. Общее сходство с результатами Шторха с соавт. (2001) налицо (табл. 66). Обращает на себя внимание одна особенность, оказавшаяся общей для всех трех представителей семейства Hippolytidae, которых нам удалось исследовать. Это заметное различие между содержимым полупустых и полных желудков. В полупустых чаще всего присутствует детрит. Его частота встречаемости почти в пять раз выше, чем остальных пищевых объектов, хотя присутствует он в небольших количествах. На втором месте — неопределимые остатки, явно в состоянии частичного разложения. В полных доминирует всегда какой-то один объект. У *Ск antarcticus* это гидроидные полипы (обрывки колоний длиной до 20 мм) и амфиподы.

Можно не сомневаться в том, что *Ск antarcticus* — бентофаг. Его тесная связь с дном подтверждается подводными фотографиями (Gutt et al., 1991), на которых креветки демонстрируют тесную связь с губками: они сидят на их боковой поверхности, обращенной вниз. Можно предположить, что *Ск antarcticus* питаются остатками мертвых животных (некрофаг), но одновременно это нападающий хищник по отношению к активно-подвижным и пасущийся — по отношению к малоподвижным или прикрепленным животным.

Семейство Pandalidae

Pandalus borealis Krøyer 1838

Креветка *Pandalus borealis* - один из важнейших объектов мирового креветочного промысла и главный его объект в Северном полушарии. Одновременно *P. borealis* служит объектом питания различных морских животных. В Северо-Западной Атлантике это 11 видов рыб из шести семейств, пять из которых относятся к костистым рыбам. Всё это промысловые виды, хотя и разной ценности. Среди них есть встречающиеся лишь в прилове, как *Raja radiata* или *Anarchichax* spp. (Bowering et al., 1988), но есть и такие ценные виды, как морские окуни (*Sebastes* spp.), вылов которых составляет по 10-20 тыс.т. каждого (FAO, 2004), камбаловые, в том числе такие крупные виды, как палтусы. Их вылов также составляет от 20 до 50 тыс.т (FAO, 2004). В Баренцевом море, у берегов Шпицбергена *P. borealis* служит жертвой таким видам рыб, как *Reihardtius hippoglossoides*, *Careproctus reinhardi* и *Liparus gibbus*, а также дельфину *Delphinapterus leucus* (Birkeli, Gulliksen, 2003). Но самый массовый потребитель *P. borealis* и в Баренцевом море, и на банке Флемиш Кап — треска (*Gadus morhua*), вылов которой в водах Канады составляет более 500 тыс.т, а в Баренцевом море только вылов России в некоторые годы превышал 200 тыс.т (FAO, 2004).

Pandalus borealis ранее считался тихоокеанским по происхождению, амфибореальным видом, обитающим в умеренной зоне Тихого и Атлантического океанов. Полагали, что в

Атлантическом океане живет его типичная форма, а в Тихом — подвид *Pandalus borealis eous* Макагов, 1935. В настоящее время восточный подвид стал валидным видом (Kotai, 1999). Следовательно, *P. borealis* — обитатель вод Северной Атлантики, где он распространен от восточного побережья Северной Америки — на западе, до Новой Земли — на востоке; от мыса Код (41°с.ш., США) и центральных районов Северного моря (55°с.ш.) — на юге, и до Земли Франца-Иосифа и Северного Шпицбергена (89°с.ш.) — на севере. В пределах этой зоны многочислен на склонах банки Флемиш Кап и Гренландии, в фиордах норвежского и баренцевоморского побережий, у Западного Шпицбергена и на шельфе Северного и Баренцева морей. Она ведет подвижный образ жизни на дне и в придонном горизонте. Обнаружена на глубинах от 9 до 1450 м, но глубины преимущественного обитания в разных частях ареала различны. В норвежских и баренцевоморских фиордах - 60-120 м, в Северном море - 180-250 м, в открытых районах Баренцева моря -300-350 м, около Шпицбергена - 400-500 м. В северных водах креветка предпочитает большую глубину (Иванов, 1972; Брызгин, 1981; Беренбойм, 1992).

Материал собран специалистами АО "Рыбпрогноз" из промысловых уловов. Время сбора материалов - весенне-летний период 1996 и 1999 гг. Район сбора - северный, западный и юго-западный склоны банки Флемиш-Кап. Траления проводились в дневное время и продолжались в течение четырех-пяти часов на глубинах 250-295 м. Одна проба была взята из трала с глубины 681 м. Исследовано около 1800 желудков, из которых 689 содержали пищевые остатки.

P. borealis - протерандрический гермафродит (Брызгин, 1981; Беренбойм, 1992). На стадии самца они могут находиться в течение нескольких лет, после чего претерпевают инверсию пола. Этот период длится несколько месяцев (Allen, 1959).

Как упоминалось выше, пища содержалась примерно в 50% исследованных желудков. Как правило, пустые желудки принадлежали преднерестовым особям.

Все пищевые остатки, встреченные нами в желудках *P. borealis* (табл.67), можно разделить на три хорошо отличающиеся группы. К первой можно отнести обнаруженную во многих исследованных желудках рыхлую серую, слегка слоистую кашицу без видимой структуры, которая была нами определена как детрит. В полных или почти полных желудках в массе детрита были заключены остальные пищевые остатки. Кроме детрита практически в каждом втором желудке постоянно присутствовали мелкие песчинки с примесью спикул стеклянных губок. Песчинки были различного диаметра: от 0,025 до 0,45 мм, то есть от крупных алевритов до средних псаммофитов (Петелин, 1967); гладкие, матовые. Они, видимо, попали в желудок вместе с детритом. Следовательно, на банке Флемиш Кап днем креветка *P. borealis* кормится на дне.

Вместе с детритом попадались остатки хитина. Можно было обнаружить все переходы от более или менее хорошо сохранившихся кусков панциря, принадлежавших высшим ракообразным (например, фрагменты панциря амфипод, не содержащие никаких тканей внутри), до бесформенных, как бы обтрепанных, обрывков. Мы предположили, что это остатки мертвых животных, съеденных креветкой (вторая группа пищевых объектов). Чешуя (диаметр от 0,3 мм до 0,7 мм) и косточки рыб, которые, как правило, были в полуразрушенном состоянии, тоже могли принадлежать только мертвым полуразложившимся особям.

Встреченные в желудках фораминиферы могут быть разделены на две группы: донные, среди которых попадались представители семейств Textulariidae (0,2-0,29мм), Mшo-lidae и Rotaliidae (0,125-0,25 мм), и планктонные *Globigerina* sp. (от 0,07 до 0,225 мм). И те и другие, как правило, находились в полуразрушенном состоянии, внутри них можно было различить осадок. Видимо, это мертвые особи, собранные на дне.

Иглокожие присутствовали в виде обломков игл морских ежей, а также скелетных пластинок офиур. Сколько-нибудь сохранившихся фрагментов тел встречено не было.

Среди остатков полихет были найдены щетинки как эррантных, так и седентарных видов. Определить, живыми или мертвыми съела креветка полихет, было невозможно.

Двустворчатые и брюхоногие моллюски, как правило, встречались в виде мелких осколков, но несколько раз в желудках попались целые экземпляры *Portlandia arctica* (Bivalvia, Ledidae) с раковиной длиной 0,55-2,7 мм. Они должны быть отнесены к третьей группе объектов, которые попадали в желудок креветок живыми.

К третьей группе в первую очередь мы относим остатки активных донных и придонных гидробионтов (прежде всего амфипод), съеденных живыми. Они были представлены обрывками конечностей и довольно крупными фрагментами тел. Возможно, живыми были съедены мизиды (определены по статолитам) и мелкая креветка из семейства Crangonidae (определена по характерным мандибулам).

Такая структура пищевого комка создает облик бентосоядной креветки, но в желудках регулярно встречаются остатки придонно-пелагических и пелагических животных: фрагменты мандибул эуфаузиид, челюстные щетинки Chaetognatha (длина 0,47-1,8 мм). Несколько раз были найдены радулярные зубцы пелагических моллюсков каринарий, сперматофоры веслоногих раков (0,85-1,3 мм). Следовательно, *P. borealis* может отрываться от дна и охотиться на свою добычу в придонных слоях воды и в пелагиали.

Креветки из семейства Ophrophoridae всегда были представлены довольно крупными фрагментами максиллипед 3 и антенн. Вероятно, они захвачены уже в трале. Мы их не отнесли к пищевым объектам.

Наличие в желудках детрита и остатков мертвых животных говорит о том, что *P. borealis* можно отнести к бентофагам, креветкам-собирателям, детритофагам и некрофагам (Буруковский, 1985). Среднее количество пищевых объектов в пищевом комке превышало 4, что характерно для хищника-собирателя (Буруковский, Фроерман, 1974). Однако форма остатков амфипод говорит о том, что они были съедены живьем и что, следовательно, исследуемый вид может себя вести, как нападающий хищник. То, что среди перечисленных выше жертв креветки имеются как донные, так и пелагические животные, позволяет сделать вывод, что *P. borealis* способна к охоте и в толще воды.

Все объекты питания *P. borealis* по частоте встречаемости в желудках креветки могут быть разделены на четыре группы (табл. 67). К первой относится детрит (частота встречаемости 43,5%). Это наиболее обычный компонент пищевого комка. Фораминиферы и остатки мертвых неопределимых до конкретного таксона ракообразных встречаются не менее чем в два раза реже детрита (частота встречаемости 24,7% и 15,1% соответственно). Мы отнесли их к второстепенным объектам питания. Третья группа — амфиподы, полихеты, копеподы, двустворчатые моллюски и щетинкочелюстные — встречаются, как минимум, в два и, как максимум, в пять раз реже, чем жертвы из предыдущей группы (частота встречаемости 3,3-8,1%). Это характерные объекты питания. Прочие (мизиды, эуфаузииды, иглокожие, эмбриональные раковины гастропод, рыба, кишечнополостные, каринария, встречающиеся с частотой 0,1-1,4%), явно были случайными жертвами *P. borealis* в период наших исследований в дневное время.

Это еще раз подчеркивает то, что исследуемая нами креветка — бентофаг, в дневное время питающийся детритом и мертвыми животными. Активно подвижные гидробионты и планктонные организмы служат лишь второстепенной, характерной или случайной пищей.

В виртуальном пищевом комке *P. borealis* (табл. 67) преобладает детрит (35,3% от его объема). На втором и третьем местах — остатки мертвых и живых ракообразных с преобладанием амфипод. Среди них имеются фрагменты как съеденных живыми, так и мертвых животных (21,3 и 16,8% соответственно). Существенную часть объема занимают непищевые остатки (в основном песок, а также спиккулы губок — 15%). С учетом последних эти три объекта питания составляют больше 80% объема желудка. Следова-

тельно, детритофагия и некрофагия — главные трофические характеристики *P. borealis*, совмещающиеся с хищничеством как дополнительной чертой трофики этого вида.

Таблица 67

Состав пищи у креветки *P. borealis*
Food composition in shrimp *P. borealis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в пищевом комке, %
Детрит	43,5	35,3
Фораминиферы	24,7	0,6
Иглокожие	19,0	3,6
Amphipoda	18,1	16,8
Остатки мёртвых ракообразных	15,1	21,3
Двусторчатые моллюски	5,4	2,1
Копеподы	4,6	-
Полихеты	4,3	1,7
Щетинкочелюстные	3,3	-
Чешуя, кости рыб	2,9	0,5
Эмбриональные раковины гастропод	1,4	
Креветки	1,3	1,7
Cnidaria	0,3	0,1
Эуфаузииды	0,3	0,6
Carinaria	0,1	—
Мизиды	0,2	—
Спикулы стеклянных губок	1,6	0,6
Песок	41,2	15,0

По результатам исследования состава пищи у *P. borealis* банки Флемиш Кап можно сделать следующие выводы:

— *P. borealis* — преимущественно бентофаг (чаще всего встречаются и занимают большую часть виртуального пищевого комка бентосные объекты питания), но в желудках попадают также облигатно пелагические животные;

— преобладающим объектом питания как по частоте встречаемости, так и по доле, занимаемой в объеме виртуального пищевого комка, служит детрит;

— в пище все время присутствуют остатки мертвых животных, это говорит о том, что *P. borealis* выступает также в роли некрофага;

— одновременно в пище заметное место занимают остатки животных, по отношению к которым *P. borealis* ведет себя как нападающий хищник (например, амфиподы);

— среднее количество компонентов в пищевом комке *P. borealis* около четырех, что характеризует его по типу питания как хищника-собирателя.

Все вместе взятое создает противоречивый трофический облик у данного вида креветок, что позволяет нам отнести его к хищникам-оппортунистам (Буруковский, 1985).

Первые данные по питанию *P. borealis* были получены З.Г. Паленичко (1941) (цит. по; Турпаевой, 1953), которая полагала, что *P. borealis* питается детритом, скапливающимся в верхних слоях ила. Кроме детрита ею были найдены остатки Polychaeta, Spongia, Copepoda, Foraminifera, Peridinea, Diatomea, то есть смесь донных и планктонных организмов. Самки с развивающимися яичниками не питаются.

Турпаева (1948, 1953) также обнаружила, что основную массу содержимого желудков *P. borealis* составлял хлопьевидный детрит (в среднем 60%). В массе детрита были найдены щетинки полихет, фрагменты хитина ракообразных, раковины фораминифер, перидиней, диатомовых и тинтинид. *Calanidae* (преимущественно *Calanus flnmarchicus*) и *Naupactisidae* составляли в среднем 30% всего пищевого комка. В небольших количествах встречался довольно крупный песок (10%). Впервые была отмечена значительная разница в составе содержимого пищеварительного тракта у особей, собранных в дневные и ночные часы. В желудках 35 экземпляров, собранных днем, основную часть содержимого составлял детрит. У 10 экземпляров, собранных ночью, в желудках были обнаружены главным образом крупные фрагменты планктонных ракообразных с тканями и каплями жира. Е. П. Турпаева объясняла это тем, что планктонные организмы были захвачены во время ночной миграции *P. Borealis*, и считала, что данный вид относится к фильтраторам.

По сведениям Барра (1970; цит. по: Беренбойм, 1992), питание планктоном в ночное время - основной источник добывания пищи для *P. borealis* в водах Аляски.

Одно из наиболее детальных исследований питания *P. borealis* предпринял Винберг (Wienberg 1980). Материал был собран в Северном море и в проливе Скагеррак. Были исследованы креветки, находящиеся на разных этапах онтогенеза: ювенильные, самцы, переходные особи, самки без яиц и самки с яйцами на плеоподах. Детрит преобладал в 70% желудков, песчинки обнаружены в 2/3 всех желудков. Функция песчинок, по мнению автора, заключается в замене элементов желудочной мельницы, которая у *Pandalus borealis* отсутствует. У 2/3 экземпляров, собранных в проливе Скагеррак, встречались кусочки раковин моллюсков. Из типичных представителей макропланктона встречались *Euphausiacea*, мизиды, копеподы и личинки десятиногих раков. Другими объектами питания были остатки рыб, бентосные амфиподы, кальмары и щетинкочелюстные, изоподы. В 22 случаях полихеты и ракообразные встречались вместе; одни полихеты встречались в 111 случаях, одни ракообразные - в 187 случаях. Чешуя рыбы, найденная в желудках, принадлежала одному виду: представителю мелких тресковых рыб, так называемой тресочке Эсмарка (*Boreogadus esmarkii*). Морские звезды и морские ежи встречались редко и локально.

Последние исследования питания *P. borealis* в Баренцевом море принадлежат Беренбойму (1981; 1992). Основные объекты ее питания в Баренцевом море — представители *Polychaeta* и *Euphausiacea* (частота встречаемости 38,9 и 27,8% соответственно). Из полихет чаще других обнаруживали *Spiochaetopterus typicus* (10,3%), из других донных животных — фораминиферы (11,8%), молодь *Bivalvia* (9,7%). Из планктонных организмов кроме эуфазиид отмечали веслоногих рачков (6,3%). Копеподы в пище представлены *Metridia longa* (3,8 %) и *Pareuchaeta norvegica* (1,7%). Сравнительно часто креветка проявляет каннибализм (12,8 %). Как нам кажется, остатки особей своего вида скорее всего могли быть захвачены в трале. Как и Белогрудов (1971), Беренбойм не упоминает о детрите в желудках *P. Borealis* как о пищевом объекте. Незадолго до сдачи книги в печать мы встретились с Борисом Иосифовичем, который был проездом в Калининграде, и я тут же спросил его о причинах этого. Он ответил не задумываясь, что не был уверен в возможности отличить настоящий детрит от полупереваренной пищи. С его разрешения я и упоминаю здесь это.

Пелагические жертвы встречаются не только редко, но и в очень малых количествах. Однако известно, что *P. borealis* совершает суточные вертикальные миграции, ночью отрываясь от дна иногда на десятки и до 100 м. Самки, вынашивающие яйца на плеоподах, как правило, в этих миграциях участия не принимают (Брызгин, 1981). Вертикальные миграции *P. borealis* таковы: ночью молодь вместе с эуфаузиевыми и веслоногими рачками поднимаются в толщу воды, днём опускаются в придонные слои. В Северном море днем в период пребывания у дна частота встречаемости в желудках *P. borealis* эуфаузиид и

других ракообразных заметно снижается, а донных полихет — увеличивается (Wienberg, 1980).

Возможно, указанное выше расхождение наших данных с литературными объясняется тем, что наши материалы были собраны в дневное время (с 6 до 18 ч), когда *P. borealis* держится у дна и облавливается донными тралами. Из-за этого доля пелагических жертв в полных желудках может быть занижена. В полупустых желудках они представлены своими плохо перевариваемыми скелетными остатками, сохранившимися со времени предыдущего пика питания, который мог приходиться на ночное время.

Приведенный выше обзор позволяет заключить, что питание креветки *P. borealis* на Флемиш Кап существенно не отличается от такового в других районах в дневное время.

Правда, Турпаева (1948; 1653) полагает, что *P. borealis* — фильтратор, Белогрудов (1971) считает ее трупоедом, а Беренбойм (1981, 1992) — хищником. Вряд ли можно согласиться с Турпаевой, что *P. borealis* — фильтратор. Наличие в массе детрита песка, спикул губок хорошо иллюстрируют то, что детрит был безвыборочно собран со дна. С другой стороны, как мы показали выше, *P. borealis* в период наших исследований на Флемиш Кап сочетал признаки детритофага, некрофага, хищника-собираателя и нападающего хищника, что и позволило его отнести по типу добывания пищи к хищникам-оппортунистам (Буруковский, Ivanova, 2000).

Особенности онтогенетической изменчивости состава пищи P. borealis

Длина карапакса исследованных креветок варьировала от 11 до 30 мм. Среди них были самцы, интерсексы и самки. Вычленив немногочисленных интерсексов мы не могли.

Детрит остается наиболее часто встречающимся объектом питания в течение всего исследованного нами периода онтогенеза креветки, но наблюдаются изменения его частоты встречаемости с увеличением длины тела (рис. 27,А). Чаще всего детрит встречается у самых мелких особей (частота встречаемости 59,3%). Затем его частота встречаемости резко уменьшается — почти в два раза (у креветок с длиной карапакса 15-18 мм она равна 32,4%). У более крупных креветок частота встречаемости варьирует слабо (в пределах 31,6-38,9%, чуть возрастая у самых крупных).

Частоты встречаемости амфипод и остатков мертвых ракообразных близки друг к другу, и тенденция ее изменений с увеличением размеров примерно одинакова, хотя у самых крупных амфиподы выходят на второе место после детрита, а остатки мертвых ракообразных встречаются редко (примерно 5%).

Доля детрита в виртуальном пищевом комке меняется у креветок с разной длиной карапакса совершенно по-разному. Наименьшее количество детрита (22,8%) обнаруживается у самых мелких креветок (рис. 27,Б). Затем доля детрита постоянно возрастает до 48,5% (23-26 мм), то есть более чем в два раза. Можно заключить, что меняется сам характер потребления детрита. Креветка, хотя и питается им реже, но в больших количествах.

На первом месте в виртуальном пищевом комке у самых мелких креветок находятся амфиподы, доля которых затем постепенно падает, достигая минимума у креветок с длиной карапакса 19-22 мм, затем опять возрастает, но не достигая прежнего уровня.

Доля мертвых ракообразных в виртуальном пищевом комке у самых мелких креветок совпадает с таковой детрита и лишь у более крупных начинает меняться по такому же правилу, как и доля амфипод.

Следовательно, изменение состава пищи у северной креветки с увеличением длины тела характеризует переход от хищничества с некрофагией и более или менее случайной детритофагией к преимущественной детритофагии и отходом некрофагии и хищничества на второй план.

Интересное явление обнаруживается при сравнении изменения частоты встречаемости непищевых объектов (рис. 28) (песок, спикулы стеклянных губок) и иглокожих с фораминиферами.

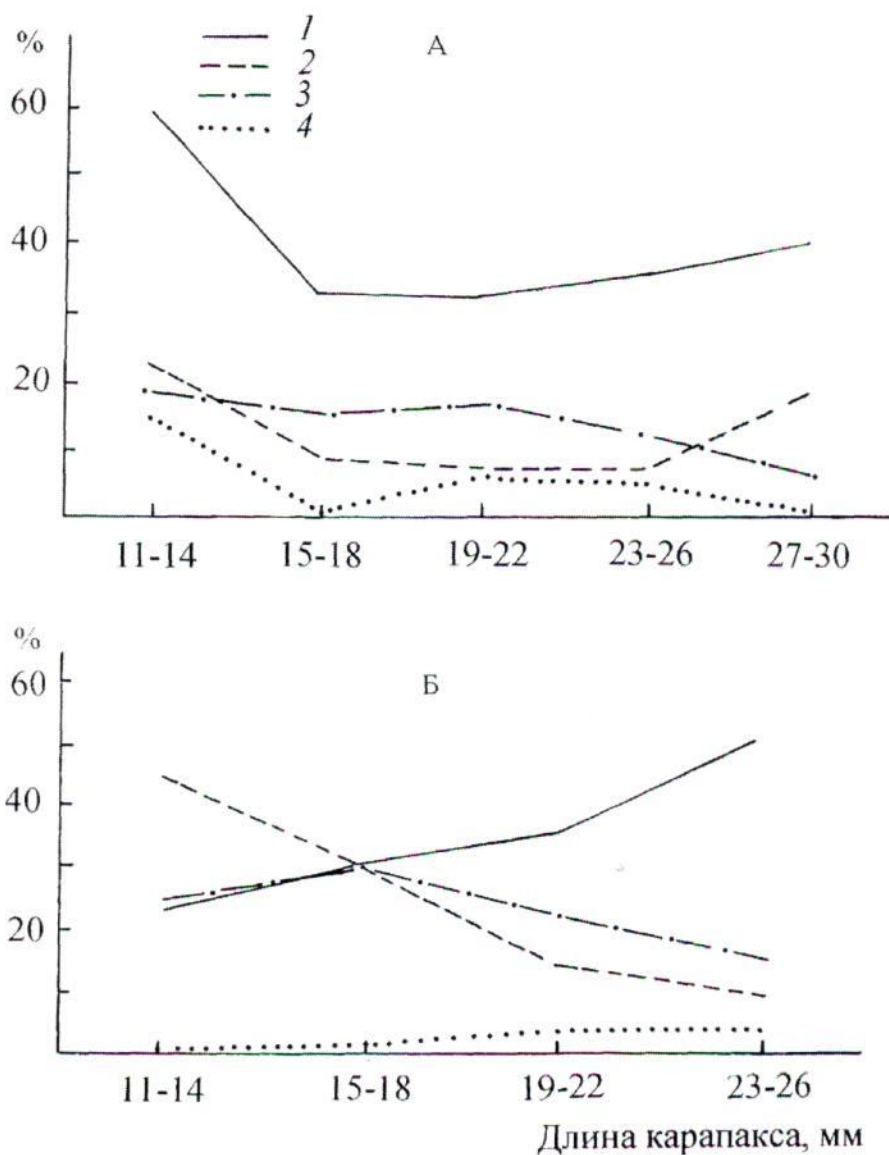


Рис. 27. Онтогенетическая изменчивость питания у *P.borealis* с банки Флемиш Кап: А — частота встречаемости; Б — доля в объеме виртуального пищевого комка.
 1 — детрит; 2 — амфипода; 3 — остатки мертвых животных; 4 — полихета

Fig. 27. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *P. borealis* from the Flemish-Cap bank: А - frequency of occurrence; Б - share in the volume of virtual food lump. 1 - detritus; 2 - amphipods; 3 — remains of dead animals; 4 — polychaete worms

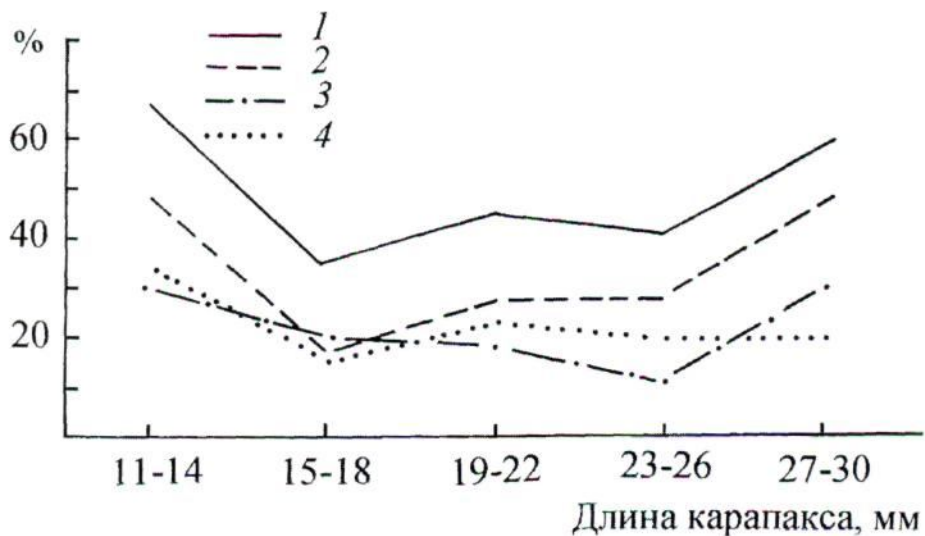


Рис. 28. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости в пищевых комках *P. borealis* непищевых остатков. 1 — песчинки; 2 — фораминиферы; 3 — спикулы губок; 4 — фрагменты скелетов иглокожих

Fig. 28. Ontogenetic variability of non-food remains frequency in stomachs of shrimp *P. borealis*. 1 - grains of sand; 2 - foraminifers; 3 — spicules of sponge; 4 — echinoderm's skeleton fragments

Общая картина изменения частоты встречаемости песка с увеличением длины креветок очень напоминает таковую у детрита, что еще раз подтверждает сделанный нами ранее вывод: песок захватывается креветкой в процессе сбора ею детрита. Это же относится и к изменениям частоты встречаемости спикул губок. Однако практически такие же изменения претерпевает частоты встречаемости фораминифер. Это позволяет предположить, что они, как песок и спикулы, не относятся к пищевым объектам. Креветка захватывает фораминифер безвыборочно, вместе с детритом, в котором они захоронены. То же самое, вероятно, относится к скелетным остаткам иглокожих.

Половая изменчивость питания

Онтогенетические изменения состава пищи у северной креветки могут быть обусловлены разными причинами. Но нельзя забывать, что для этого вида характерен протерандрический гермафродитизм и креветка до длины карапакса 19-22 мм — самец, а затем меняет свой пол на противоположный. Следовательно, онтогенетические изменения состава пищи могут как-то отражать это явление. Поэтому нами был предпринят анализ состава пищи у креветок обоих полов.

Общая картина питания у самцов и самок не меняется. По-прежнему главной пищей служит детрит (табл. 68). На втором месте по частоте встречаемости находятся остатки мертвых ракообразных, а на третьем — амфиподы. Различия между обоими полами сводятся к несколько большей встречаемости мертвых животных и амфипод у самцов. Интересной особенностью оказалась значительно большая частота встречаемости спикул губок в желудках самцов (почти в 17 раз!). Это заставляет предположить, что самцы и самки питаются на участках дна разного состава, то есть в период наблюдений в дневное время они держались по отдельности друг от друга.

Таблица 68

Сравнительная характеристика состава пищи у самцов и самок *Pandalus borealis*
Comparative characteristics of food composition in males and females
of shrimp Pandalus borealis

Объекты питания	Самцы		Самки	
	Частота встречаемости, %	Доля в пищевом комке, %	Частота встречаемости, %	Доля в пищевом комке, %
Детрит	33,9	32,9	33,3	42,6
Остатки мёртвых ракообразных	16,9	23,1	9,1	13,1
Amphipoda	10,3	16,9	7,3	12,3
Полихеты	5,1	1,8	1,2	—
Сперматофоры копепод	4,8	0,3	2,4	—
Фораминиферы	25,9	0,4	23,0	0,9
Иглокожие	20,0	4,1	14,5	—
Спикулы губок	17,9	0,6	1,2	—
Двустворчатые моллюски	5,5	1,4	5,4	5,3
Щетинкочелюстные	3,2	—	4,8	1,8
Чешуя, кости рыб	3,1	0,6	2,4	—
Эмбриональные раковины гастропод	1,7	—	—	—
Креветки	1,1	0,8	1,8	4,7
Эуфаузииды	—	—	0,6	2,8
Песок	44,5	17,1	35,7	16,5

Частота встречаемости детрита у креветок обоих полов практически одинакова (33,9% и 33,3%), но его доля в объёме ВПК у самок и самцов различна (32,9% и 42,6%) как этого и следовало ожидать исходя из того, что самки крупнее.

Наиболее чётко видно изменение частоты встречаемости мёртвых животных. У самцов частота встречаемости мёртвых животных (16,9%) почти в два раза больше, чем у самок (9,1%). Их доля в пищевом комке у самцов (23,1%) также выше почти в два раза, чем у самок (13,1%).

Различие в частоте встречаемости амфипод у самцов и самок было так же незначительно (соответственно 10,3% и 7,3%). Доля в пищевом комке у самцов несколько увеличилась (16,9% и 12,3%).

У одноразмерных самцов и самок (то есть у особей, задержавшихся со сменой пола и, наоборот, рано его поменявших) наблюдаются такие же различия в составе пищи. Это говорит о том, что онтогенетические изменения состава пищи у *P. borealis* не абсолютно зависят от длины креветок. Какую-то роль играет здесь и их пол.

Сравнительная характеристика питания креветок из рода *Pandalus*

В состав рода *Pandalus* входят всего 20 видов креветок, обитающих только в Северном полушарии, 2 из них (*P. borealis*, *P. montagui*) живут в бассейне Атлантического, а остальные — Тихого океана (Komai, 1999).

Обзор истории исследования питания и наши данные по особенностям питания первого вида приведен выше. О составе пищи *P. montagui* имеется информация в работах Мистакидиса (Mistakidis, 1957) и Аллен (Allen, 1963). Первый сообщает, что в водах Юго-Восточной Англии этот вид питается седентарной полихетой *Sabellaria*. Креветка подкрадывается к колониям этих червей и отрывает им головные отделы тела. Аллен пишет, что в северном Камберленде (Англия) она тоже предпочитает седентарных полихет, но *Pectinaria* sp. Кроме этого, оба автора упоминают, что пищевые комки этого вида содержат остатки ракообразных, фораминифер, гидроиды и чешуйки рыб. О детрите не сообщается ничего. Зато имеется работа, специально посвященная песчинкам, содержащимся в желудках этого вида (Warre, Sheldon, 1966). Авторы, которые вели исследования в эстуарии Темзы и двух других рек, также указывают на то, что *P. montagui* предпочитает седентарных полихет (в данном случае *Sabellaria spinulosa*), но их главной целью было выяснить особенности кратковременных миграций этого вида вверх и вниз по течению реки. Для этого они исследовали количественно и гранулометрически песчинки из желудков креветок параллельно с изучением состава грунтов в эстуарии и доказали, что креветка наиболее активно питается днем в низкой воде, слабее — ночью тоже во время отлива. В остальное время они мигрируют вместе с приливо-отливными течениями вверх или вниз по эстуарию. Главный результат этой работы — доказательство того, что *P. montagui* такой же гетеротопный вид, как и *P. borealis*. Он тоже днем ведет эпибентосный образ жизни, а ночью отрывается от субстрата, используя приливо-отливные течения для совершения полупассивных миграций в толще воды. Однако по данным Уэрен и Шелдона (Waren, Sheldon, 1966), *P. montagui* ночью практически не питается.

Хадон с соавт. (Hudon et al., 1992) сравнили состав пищевых комков у креветок из уловов пелагического орудия лова (multistage plankton sampler BIONESS) и донного трала. В пелагических ловах преобладали самцы (75%), то есть более мелкие особи (*P. montagui* — протерандрический гермафродит), и в пелагиали креветки питались активнее, чем на дне (соответственно 62% против 22% полных желудков). В желудках преобладали планктонные организмы, в основном копеподы, щетинкочелюстные, гиперидные амфиподы, головоногие и крылоногие моллюски-гетероподы. Имелись следы донных

жертв. В желудках креветок, пойманных донным тралом, были встречены обрывки хитина, песчинки и небольшое количество бентосных организмов. Суммируя все эти данные, можно сделать вывод, что по способу добывания пищи *P. montagui* и *P. borealis* очень близки, хотя о наличии детрита в желудках *P. montagui* эти авторы ничего не сообщают.

Изученность дальневосточных представителей рода значительно ниже. Из 18 видов, обитающих здесь, питание хоть в какой-то степени исследовано у 4-х (*P. latirostris*, *P. eous*, *P. goniurus*, *P. hypsinotus*).

P. latirostris (= *P. kessleri*: Komai, 1999) — самый мелководный вид рода. Он встречается в дальневосточных морях нашей страны вплоть до Северной Японии на глубинах от уреза воды до 18 м (Komai, 1999; Волова, Микулич, 1963). Спектр питания креветки очень широк, включая как растительную, так и животную пищу (Волова, Микулич, 1963). В заливе Петра Великого *P. latirostris* летом питается в основном зостерой, водорослями и брюхоногими моллюсками. В феврале в пище преобладали диатомовые водоросли, а в марте вновь появились брюхоногие моллюски, ракообразные (*Neomysis mirabilis*) и зостера. Креветка круглый год тесно связана с зарослями зостеры, поэтому и животные, которыми она питается, принадлежат именно к этому биоценозу. О наличии детрита в желудках *P. latirostris* упоминает Чучукало с соавт. (2003), утверждая, что макрофиты и детрит — главные объекты питания этого вида. Видимо, *P. latirostris* — донный вид, питающийся зостерой и сопровождающими ее животными, а также детритом растительного происхождения. Этим он напоминает *Palaemon elegans* и некоторых представителей рода *Alpheus* — виды из других семейств, хоть и очень удаленных географически друг от друга, но обитающих в сходных биотопах и характеризующихся сходным типом питания (см. соотв. разделы).

Белогрудов (1971) лаконично описал питание всех упомянутых выше видов, используя в основном только такой показатель, как частота встречаемости, и таким образом, что очень трудно понять, чем же оно у них отличается. Например, у *P. eous* из залива Аляска наиболее часто встречались фораминиферы (39,5%), двустворчатые моллюски (16,2%), десятиногие раки (13,9%), полихеты (6,9%). По значению в питании на первом месте — ракообразные, затем полихеты и моллюски. Для *P. goniurus* из Анадырского залива, как сообщает Белогуров (1971, с. 118), «...характерен очень ограниченный видовой состав пищи даже по сравнению с креветкой из Аляскинского залива (то есть с *P. eous* — Р.Б.). Наибольший процент в пищевом комке составляли ракообразные — бокоплавы и равноногие. Значителен процент двустворчатых и фораминифер». У *P. hypsinotus* из залива Петра Великого, по мнению Белогрудова (1971, с. 118), «Наибольший процент встречаемости из пищевых компонентов отмечен у двустворчатых моллюсков (34,7%), затем у полихет (20,2%) и десятиногих (10,1%)». Кроме этого, он упоминает, что в желудках встречался песок и гомогенная масса (вероятно, детрит), хотя роль их в питании креветок им не оценивается. Отмечает Белогрудов и находки в желудках пелагических беспозвоночных (бокоплава *Themisto libellula*), клювов кальмаров. Автор полагает, что все исследованные им креветки преимущественно питаются мертвыми остатками животных. По данным Чучукало (Чучукало, Шебанова, 2003; Чучукало с соавт., 2003; Чучукало, 2006), на шельфе Охотского моря (глубины 24–330 м) в 1997 и 2002 гг. основой питания *P. goniurus* послужили амфиподы (как донные, так и пелагические) — 25,2–40,43% от массы усредненного пищевого комка — и полихеты (14,2–15,1%). Он не упоминает о детрите (возможно, по тем же причинам, что и Б.И. Беренбойм), зато, наряду примерно с теми же компонентами пищевого комка, присутствуют бурые водоросли (до 60% от объема содержимого). Встречаются в питании планктонные организмы: копеподы, эуфаузииды, щетинкочелюстные и крылоногие моллюски. По его же данным (Чучукало, Шебанова, 2003) относительно близок с питанием этого вида состав питания у *P. goniurus* и *P. eous* в весенний период 2002 года в нижней части шельфа Охотского моря. У последних двух

видов автор тоже не указывает на наличие детрита в желудках. Не исключено, что *P. goniurus*, *P. eous* и *P. hypsinotus*, как и *P. borealis*, могут активно питаться как на дне, так и над ним, отрываясь от грунта довольно далеко.

Словом, на данном уровне изученности можно констатировать, что среди видов рода есть как аналоги *P. borealis*, ведущие донный и придонно-пелагический образ жизни, так и тесно связанные с субстратом (*P. latirostris*), эврифаги, по способу добывания пищи которых можно считать хищниками-оппортунистами, и виды с признаками более узкой специализации. Но в целом, конечно, по имеющимся материалам составить себе более четкое представление о трофическом облике рода пока невозможно.

***Plesionika heterocarpus* (Costa, 1871)**

Plesionika heterocarpus встречается в Средиземном море и в Восточной Атлантике от Португалии, о-ва Мадейра и Канарских о-вов до Намибии (25°10 ю.ш., 13°13 в.д.) Это была ювенильная особь, пойманная над глубинами 1590-1410 м на горизонте 500 м. Вероятно, она оказалась здесь в результате выноса в зону экспатриации на глубинах от 30 до 680 м (Holthuis, 1951; Zariquiey Alvarez, 1955; Lagardere, 1971; Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978, 1980, 1982, 1989, 1992в; Буруковский, Островский, 1983; Буруковский, Роменский, 1989, 1985, 1995). Это позволило нам отнести данный вид, обитающий в двух зоогеографических областях — Средиземноморско-Лузитанской и Западно-Африканской тропической — к видам с интеррегиональным ареалом (Буруковский, 1998а).

По его отношению к субстрату *P. heterocarpus* — эпибентосный вид (Буруковский, 1981). Диапазон его вертикального распределения (от 35 до 680 м: Буруковский, 1984) захватывает всю нижнюю часть шельфа, его кромку и заходит в самую верхнюю часть материкового склона. Однако в каждом из конкретных районов обитания этот диапазон в целом или же диапазон глубин, где *P. heterocarpus* встречается чаще всего или создает максимальную биомассу, значительно меньше (Буруковский, 1978, 1980, 1982, 1989; Буруковский, Островский, 1983; Буруковский, Роменский, 1989, 1985, 1995). Бросается в глаза, что, во-первых, в большинстве из исследованных районов *P. heterocarpus* тяготеет к кромке шельфа; во-вторых, с севера на юг и с юга на север к экваториальной зоне участки его наибольшей частоты встречаемости и биомассы смещаются на меньшие глубины. Наконец, в-третьих, северная часть его восточно-атлантического ареала характеризуется наибольшими показателями частоты встречаемости (особенно воды, омывающие побережье Западной Сахары).

Креветка *Plesionika heterocarpus* — излюбленный объект питания донных рыб. В водах Марокко, например, встречается в питании 12 видов рыб, среди которых такие важные промысловые виды, как *Pagellus acarne*, *P. erythrinus*, *Dentex polli*, *Merluccius merluccius* (подробнее — в отдельном разделе). В водах Западной Сахары встречен в желудках *Helicolenus dactylopterus*, *Scyliorhynchus canicula*, *Zeus faber*, *Trigla hirundo*, *Cantharus cantharus*, *Dentex macrophtalmus*, *Pomadasius incysus*, *Trachurus trachurus*, *Umbrina canariensis*, а также кальмара *Todarodes sagittatus*. Следовательно, этот вид должен занимать достаточно важное место в пищевых цепях.

Материал собирался в рейсах поисковых и научно-исследовательских судов АтлантНИРО и Запрыбпромразведки в период с 1974 по 1983 г. (суда типа СРТМ «Вяндра» и «Вайда», РТМ «Белогорск» и БМРТ «Эврика») в основном в трех районах: средиземноморских водах Марокко, водах Западной Сахары (южная часть этого района, примыкающая к п-ову Кап-Блан) и в водах северных районов Мавритании. Небольшая часть материала была собрана в водах атлантического побережья Марокко и в других районах вод Мавритании.

Исследовано 294 желудка с пищей, из которых 156 желудков были полными. Конкретное количество желудков, использованных для характеристики питания креветки в

отдельных частях ареала и его онтогенетической изменчивости, указывается в соответствующих местах данного раздела.

Ранее питание креветки *P. heterocarpus* было исследовано Лагардером (Lagardere, 1972, 1977) в водах Бискайского залива и атлантических водах Марокко. Им была использована несколько иная методика оценки состава пищевого комка у креветок, нежели предложенная нами. В частности, он учитывал только частоту встречаемости в нем различных пищевых объектов и подсчитывал количество жертв, обнаруженных в желудках. Лагардер не делал различий между составом пищи в полных и в полупустых желудках, что приводило к завышению роли в питании животных с трудно перевариваемыми скелетными остатками. Несколько меньшим был и общий объем исследованных материалов (соответственно 69 и 43 желудка).

По данным Лагардера (1972), у атлантического побережья Марокко *P. Heterocarpus* — некрофаг, поедающий трупы рыб. Он также отмечает, что в зависимости от глубины обитания список жертв может меняться, в результате чего мизиды в диете креветки сменяются эуфаузидами. Изучение его материалов, кроме этого, позволило сделать вывод, что *P. heterocarpus* — хищник-бентофаг, в питании которого доминируют (по встречаемости) фораминиферы, двустворчатые моллюски, эуфаузииды и рыба (от 60,9 до 39%). Все остальные объекты питания встречаются время от времени.

Данные Лагардера (1977) о питании *P. heterocarpus* в Бискайском заливе показывают несколько иную картину. На первом месте по частоте встречаемости оказываются десятиногие раки (зарывающиеся виды *Solenocera membranacea* и *Processa canaliculata*). Рыба по-прежнему играет одну из ведущих ролей в питании, а на смену эуфаузидам приходят полихеты. Лагардер в данном случае делает вывод, что *P. heterocarpus* — хищник, нападающий на ракообразных, моллюсков и полихет и демонстрирующий лишь некоторую тенденцию к некрофагии.

Различия в питании креветок Бискайского залива и Марокко он объясняет выбором наиболее доступных жертв своего конкретного биотопа, подчеркивает важность некрофагии, сохраняющейся у *P. heterocarpus* в обоих районах. Но в любом случае складывается несколько противоречивое представление о характере питания этого вида.

Картес с соавт. (Cartes et all., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова почему-то отнесли этот вид к потребителям немигрирующего макропланктона. По их данным 100% объема желудка занимают эуфаузииды.

Наши исследования (Буруковский, 1985; Буруковский, Потютко, 2001) показали, что наиболее бросающимся в глаза компонентом пищевого комка во всех районах исследования был детрит. Он представлял собой рыхлую, серовато-коричневую, значительно реже серовато-оливковую кашу без какой-либо видимой структуры или как бы спрессованную коричневую массу с мельчайшими обрывками различных остатков животного происхождения. В капле воды она превращается в серовато-коричневые хлопья. В массе детрита были заключены остальные пищевые объекты.

Вместе с детритом постоянно встречался песок: мелкие округлые или угловатые песчинки (преимущественно 0,1-0,15 мм). Часто встречался такой мелкий песок, который выглядел своеобразной пылью при размельчении пищевого комка в капле воды. Вместе с песком попадались поврежденные и целые мелкие спикулы губок.

Фораминиферы, попадающиеся вместе с песком, были представлены как донными, так и планктонными формами (глобигерина). Среди них были и целые, и разбитые раковинки, заполненные детритом. Возможно, креветка захватывает их вместе с детритом.

В комке детрита заметнее всего были щетинки полихет, тогда как сами полихеты обычно выглядели как бы потрепанными обрывками с торчащими наружу мышечными волокнами. Среди съеденных полихет попадались как эррантные, так и седентарные формы. Иногда встречались слизистые домики седентарных полихет. Однажды попались

фрагменты эррантной полихеты, которые позволили реконструировать ее примерную длину (25 мм). Складывается впечатление, что креветка может питаться как живыми, там и мертвыми особями.

Рыба представлена в желудках отдельными фрагментами косточек и чешуей. Целиком попадались лишь мелкие косточки из скелета головы, в том числе отоциты (длиной 2 мм). Более крупные куски костей всегда выглядели как бы полуразрушенными, явно принадлежащими мертвым особям. Отдельные чешуйки рыбы были, как правило, разорваны на мелкие кусочки, а целые чешуйки всегда более или менее обтрепаны. Размер костей не превышал 0,2 мм, а чешуи 0,2-3 мм, то есть они принадлежали мелким видам рыб или их молоди. Можно полагать, что креветка питалась исключительно трупами рыб. Это подтверждает вывод Лагардера (1972, 1977) о том, что исследуемый вид является некрофагом.

Ракообразные в пище *P. heterocarpus* встречались в виде отдельных фрагментов тела: обрывков конечностей, кусочков мандибул. Особенно обычны жевательные отростки эуфаузиид (размером 0,2-0,26 мм). Их количество в пищевом комке варьировало от 1-2 до 50, то есть креветка способна съесть до 25 экземпляров эуфаузиид. Но обычно в желудке встречаются остатки 2-3 экземпляров. Дважды были встречены практически целые эуфаузииды с длиной тела одна около 10, а вторая — 15-20 мм.

Изредка встречались целые веслоногие раки (в частности, *Oncaea* sp.). Но в одном из желудков, целиком заполненном фрагментами копепод, мы насчитали остатки 15 экземпляров. Это говорит о том, что по отношению к эуфаузидам и копеподам *P. heterocarpus* может себя вести как пасущийся хищник (Буруковский, 1985).

Один раз попался панцирь крабика размером 0,2 мм, заполненный детритом и песком. По обрывкам креветок определены зарывающаяся в грунт креветка из рода *Processa* (обломки мандибулы характерной формы), хвостовые и головогрудные части эпибентосной креветки *Merhippolyte ancistrota* на постличиночной стадии, наполненные детритом и песком, а также остатки пелагической креветки из рода *Pasiphaea* (*P. sivadoli*). Попадались и фурки личинок *Decapoda* в потрепанном состоянии, сперматофоры копепод, статоцисты мизид и отдельные амфиподы (чаще *Gammaridea* длиной до 6 мм).

Единственная раковина *Ostracoda*, встреченная в питании креветки, была совершенно целой.

Моллюски представлены чаще всего осколками раковин двустворчатых. Дважды были найдены радулярные зубцы крылоногого моллюска *Carinaria* и один раз — брюхоногого моллюска *Conus* sp. Единственный раз была обнаружена целая раковина брюхоногого моллюска (0,2 мм), не набитая детритом, и раковина *Dentalium* sp. (3 мм).

Остатки иглокожих представляли собой отдельные склериты скелета лучей офиур, реже обломки игл морского ежа. Встречались также остатки сифонофор (в том числе нектофор *Chelophyes* sp.). Один раз в желудке было найдено щупальце кальмара *Alloteuthis* sp. Вероятнее всего, оно было захвачено креветкой в трале.

Неопределимые остатки в пищевом комке, как правило, представляли собой обрывки хитина. По их виду можно предположить, что они принадлежали мертвым животным.

Приведенное выше описание пищевых остатков в желудках *P. heterocarpus* позволяет предположить, что она является в первую очередь бентосоядным видом, хотя встречаются и представители планктона (копеподы, личинки десятиногих раков) и макропланктона (эуфаузииды и крылоногий моллюск), и что присутствующие в ее пище остатки животных принадлежали преимущественно мертвым особям. Максимальные размеры добычи, доступные креветке, не превышают 20-25 мм.

Количественные соотношения различных компонентов питания в пищевых комках *P. heterocarpus* варьируют от района к району, поэтому мы будем их рассматривать по отдельности для каждого района исследований (табл. 69).

1. Средиземноморские воды Марокко

Были исследованы креветки с ОД 38-62 мм (ДК 8,5-16 мм). В пробе преобладали креветки с ОД 45-55 мм.

По частоте встречаемости в желудках в водах Марокко доминируют эуфаузииды. Две трети всех креветок имели в желудках их остатки (63,6%). Детрит, попадающийся в каждом втором желудке (57,7%), находится на втором месте. Фораминиферы — на третьем месте (36,5%). Эти три пищевых объекта полностью доминируют по частоте встречаемости в желудках *P. heterocarpus*. Мизиды встречаются уже в три раза реже эуфаузиид (19,2%), а прочие объекты питания можно считать случайными.

Почти в каждом желудке был отмечен песок (частота встречаемости 84,6%), доля которого в реконструированном пищевом комке достигает 12,9%. Это еще раз подчеркивает, что даже в тех случаях, когда креветка нападает на макропланктонных эуфаузиид, она это делает на дне или у дна.

Соотношение компонентов питания в реконструированном пищевом комке позволяет еще более контрастно подчеркнуть преобладание эуфаузиид и детрита в питании *P. heterocarpus*. Действительно, они вместе составляют 80,2% его объема (соответственно 33,8 и 46,4%); 12,9% объема пищевого комка приходится на песок. На долю всех прочих компонентов (в том числе и неопределимых остатков) остается очень мало. Можно заключить, что в средиземноморских водах Марокко исследуемый вид сочетает хищничество с некрофагией (в незначительных размерах) и детритофагией на дне и непосредственно у дна.

2. Воды Западной Сахары

В пробе присутствовали креветки с ОД 47-70 мм (ДК 12,5-18 мм), полностью преобладали особи с ОД более 55 мм.

Список объектов питания креветки в водах Западной Сахары изменился незначительно по сравнению со Средиземным морем и только за счет случайных объектов питания (табл. 69). Главные компоненты пищевого комка присутствуют, но частота их встречаемости заметно отличается. Почти не изменилась частота встречаемости только фораминифер. Практически в каждом желудке попадаются обрывки мелкой чешуи рыб (94,3%), тогда как частота встречаемости эуфаузиид уменьшилась до 46,4%. На второе место вышел детрит, также встречающийся почти в каждом желудке (88,6%). Именно эти компоненты питания можно считать фоновыми для креветок из вод Западной Сахары. Заметно возросла частота встречаемости офиур и полихет (соответственно 20 и 28,6%). Прочие объекты питания можно считать случайными.

Заметно упала частота встречаемости песка (42,3%), но почти в каждом пищевом комке появились характерные белые обломки, которые мы условно назвали «карбонатные остатки». Нам не удалось отнести их ни к какому из известных нам гидробионтов. Возможно, это компонент грунта, характерный именно для данного района. Весьма вероятно — продукт разрушения крупных раковин двустворчатых моллюсков. В уловах донных тралов в этом районе мы постоянно обнаруживали как живых *Glycimeris* sp., так и их танатоценоз. А при задевах в трал попадали куски ракушечника, сложенные из фоссилизированных раковин этого вида.

Реконструированный средний пищевой комок и в этом районе сложен в основном двумя компонентами питания, но здесь на смену эуфаузиидам приходит рыба чешуя (37,1%), то есть остатки мертвой молодежи или мелких видов рыб (возможно, из траловых уловов). Доля детрита снижается, но очень незначительно (до 29,0%). Вместе они составляют почти 70% объема реконструированного пищевого комка. Ярко выраженная бентофагия подчеркивается тем, что заметно возрастает доля офиур (7,6%) и полихет (5,2%). Одновременно увеличивается доля копепод (7,1%) за счет двух особей креветок, у одной из которых веслоногие занимали половину объема пищевого комка, а у второй желудок был полностью набит копеподами.

Словом, в водах Западной Сахары *P. heterocarpus* сохраняет свой *modus vivendi* бентофага — детритофага и некрофага, но ведущего себя иногда как собирающий или пасущийся хищник.

Состав пищи у креветки *P. heterocarpus*
 Food composition in shrimp *P. heterocarpus*

Объекты питания	Встр ечаемость, %			Роль в питании, %		
	1	2	3	1	2	3
Эуфаузииды	63,6	17,1	17,8	46,5	—	—
Детрит	57,7	88,6	96,0	33,8	29,0	53,4
Фораминиферы	36,5	34,3	85,1	0,5	0,6	3,4
Мизиды	19,2	—	20,8	0,2	—	—
Офиуры	5,8	20,0	5,9	—	7,6	—
Кости рыб	5,8	8,6	66,3	—	—	6,5
Чешуя рыб	1,9	94,3	+	0,2	37,2	5,3
Бивальвии	3,8	2,8	48,5	—	—	0,5
Кальмары	3,8	—	—	1,5	—	—
Амфиподы	3,8	5,7	2,0	0,8	—	—
Креветки	3,8	2,8	5,9	0,5	1,9	—
Копеподы	3,8	8,6	5,9	0,5	7,2	—
Полихеты	1,9	28,6	94,0	—	5,2	5,1
Щетинкочелюстные	1,9	11,4	—	—	—	—
Личинки ракообразных	1,9	—	—	—	—	—
Гастроподы	1,9	2,8	—	0,5	—	—
Крабы	—	2,8	—	—	—	—
Калианасса	—	2,8	—	—	—	—
Икринки	1,9	5,7	—	—	—	—
Остракоды	—	—	2,0	—	—	—
Неопределенные	17,3	14,3	+	2,1	1,4	+
остатки	—	—	—	—	—	—
Карбонатные остатки	—	80,0	—	—	9,0	—
Спикулы губок	—	—	75,2	—	—	—
Песок	84,6	42,3	95,0	12,9	0,9	25,8
Всего желудков	52	35	101	42	21	29
Коэффициент	2,36	3,51	4,52	—	—	—
Фроермана	—	—	—	—	—	—

Примечания: 1 — средиземноморские воды Марокко; 2 — воды Западной Сахары; 3 — воды Мавритании.

Annotation: 1 — Mediterranean waters of Morocco coast; 2 - waters of Western Sahara; 3 - waters of Mauritania.

3. Воды северной Мавритании южнее мыса Кап-Блан

Были обработаны креветки с ДК 14-16 мм. В пробе преобладали крупные особи.

Среди перечисленных выше объектов питания, встреченных у *P. heterocarpus*, практически в каждом желудке (табл. 69) попадают детрит и остатки полихет (частота встречаемости соответственно 96 и 94%). Им сопутствуют фораминиферы (85,1%). Эти три объекта питания можно считать фоновыми, хотя фораминиферы, встречающиеся примерно с такой же частотой, как и песок (95%), могут быть не пищевыми объектами, а лишь сопутствовать песку, как и спикулы губок.

Остатки рыбы, моллюсков, ракообразных и иглокожих встречаются в полтора-два раза реже (соответственно 66,4, 54,4 и 47,5%), что позволяет считать их второстепенными объектами питания.

Соотношение пищевых объектов в реконструированном среднем пищевом комке выглядит значительно более контрастным. В нем абсолютно преобладает детрит, составляющий более половины его объема (53,4%). Если добавить к этому долю, занимаемую в пищевом комке песком и фораминиферами, которые, вероятнее всего, сопутствуют детриту, эта цифра возрастет почти до 80%.

Остатки рыб (кости — 6,5% и чешуя — 5,3%), полихет (5,1%) и ракообразных (2,7%), которые, видимо, принадлежали мертвым особям, заметно уступают детриту по их значению в пищевом комке.

Можно заключить, что *P. heterocarpus* в водах Мавритании — преимущественно детритофаг, кроме детрита использующий в пищу остатки мертвых донных и придонных животных.

4. Онтогенетическая изменчивость (рис. 29)

Уже при описании состава пищи в разных частях ареала вида могло броситься в глаза, что размерный состав креветок в пробах был различным. Наибольшее количество мелких особей было в пробах креветок из средиземноморских вод Марокко. В двух других районах креветки были заметно крупнее. Это заставляет предполагать, что отличия в составе пищи креветок отчасти объясняются возрастной изменчивостью питания.

Для подтверждения этого мы разделили всех креветок на четыре группы в зависимости от их длины. Для более дробного деления мы не имели достаточно материала. По этой же причине мы смогли проанализировать изменение частоты встречаемости и роли в питании лишь четырех объектов питания, наиболее постоянно попадающихся в пищевом комке креветок (детрит, зуфаузииды, остатки рыбы и фораминиферы).

У самых мелких особей по частоте встречаемости и особенно по занимаемой ими части объема (более половины) реконструированного среднего пищевого комка доминируют зуфаузииды. Однако уже у этих особей присутствует детрит, составляя в среднем около четверти объема пищевого комка. С увеличением длины тела возрастает доля детрита и чешуи рыб.

Можно заключить, что *P. heterocarpus* с возрастом из хищника-макропланктофага и детритофага становится преимущественно некрофагом и детритофагом.

Сравнение полученных нами результатов с данными Лагардера (1972, 1977) позволило обнаружить, что последний вообще не указывает на наличие в желудках *P. heterocarpus* детрита. Однако нами было исследовано некоторое количество желудков креветок этого вида из восточно-атлантических вод Марокко (не вошли в статью, так как их было немного), и в каждом желудке мы обнаруживали то или иное количество характерной аморфной массы, идентифицированной нами, как детрит. Можно полагать, что Лагардер априорно исключил детрит из числа пищевых объектов и не учитывал его.

В остальном мы должны согласиться с ним в том, что *P. heterocarpus* — бентофаг, но это собиратель, преимущественно детритофаг и некрофаг. На ранних этапах онтогенеза он ведет себя не только как детритофаг и некрофаг, но и как хищник-собиратель и пасущийся хищник, то есть как хищник-оппортунист (классификация — Буруковский, 1985). Однако с увеличением размеров этот вид почти полностью переходит к детритофагии и некрофагии.

***Plesionika martia* (A. Milne-Edwards 1883)**

Plesionika martia — широко распространенный вид. В Атлантическом океане она встречается на западе — у Бермудских и Багамских о-вов, берегов США (Северная Каролина), в Мексиканском заливе и у Бразилии, в Средиземном море — от островов Киклады и вод Ливии до Испании и Марокко, а также в Адриатическом море. В Восточной

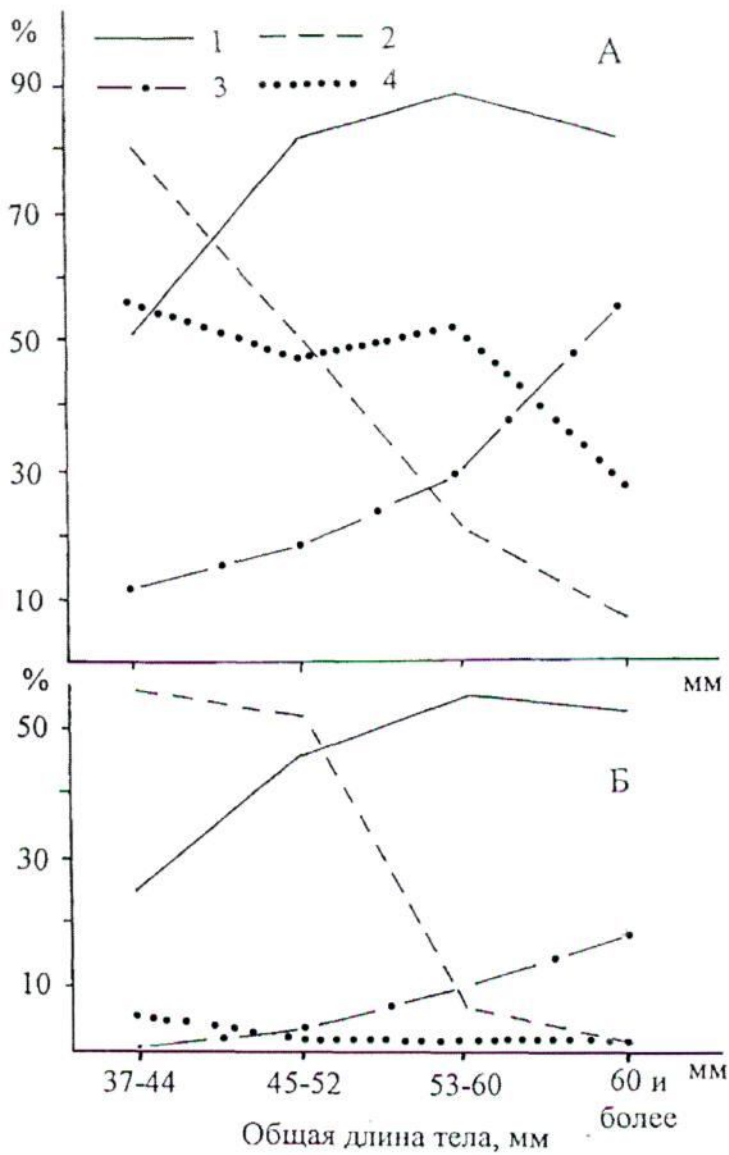


Рис.29. Возрастная изменчивость питания *Plesionika heterocarpus*: А — частота встречаемости; Б — доля в объеме пищевого комка: 1 — детрит; 2 — эуфаузииды; 3 — остатки рыб; 4 — фораминиферы

Fig. 29. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Plesionika heterocarpus*:

А - frequency of occurrence; Б - share in the volume of virtual food lump. 1 - detritus; 2 - euphausiids; 3 - teleost fishes; 4 - foraminifers

Атлантике (по литературным данным) — от Ирландии (52°07'с.ш.) и Бискайского залива до Западной Сахары, в Гвинейском заливе и от Рио-Муни до Анголы (2°09-11°59'ю.ш.). По нашим данным распространение *P. martia* вдоль западноафриканского побережья выглядит следующим образом. В районе от 35° 1Г до 11°24'с.ш. очень обычна. Между 11°24' и 4°27' с.ш. она встречена не была, хотя тралениями были охвачены все глубины, на которых известна эта креветка. Вновь появляется *P. martia* в уловах на юге Либерии (Буруковский, 1993б).

В Юго-Восточной Атлантике *P. martia* между 12° и 16° ю.ш. не известна, так как чрезвычайно крутой склон практически недоступен здесь для донных орудий лова. Далее на юг она начинает попадаться в уловах лишь с 28° ю.ш. (Буруковский, Роменский, 1985) и до южной оконечности материка. Обитает она, видимо, и на подводных возвышенностях, о чем свидетельствует пойма нескольких экземпляров на одной из банок хребта Вавилова (08°00' ю.ш., 00°56' в.д.).

В Индо-Вестпацифике *P. martia* встречена у южного и юго-восточного побережья Африки, в Аденском заливе, Аравийском море, у побережья Кочина (Индия), Цейлона, в Бенгальском заливе, Андаманском, Южно- и Восточно-Китайском морях, в водах Японии, Филиппин, архипелага Сулу, в водах Северо-Западной и Юго-Восточной Австралии, у овов Гавайских, Фиджи, Марианских, Кирибати (Буруковский, 1993 б).

Кроме этого *P. martia* встречается на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес (Буруковский 1990).

Известный по литературе диапазон глубин обитания очень широк. В Атлантике это 190-1215 м, а в Индо-Вестпацифике —165-1463 и даже 2195 м (?) (Буруковский, 1981). Но в каждом конкретном районе *P. martia* использует лишь часть этого диапазона вполне закономерно, в зависимости от широты места (обзор — Буруковский, 1993б). В результате складывается впечатление, что *P. martia* — обитатель в основном верхней части склона, освоивший в разных частях ареала разные участки этой глубинной зоны.

У средиземноморского побережья Франции (Maugin, Carries, 1968) в желудках креветок найдены остатки мелких ракообразных, фрагменты губок, чешуя рыб, многочисленные зерна песка и фораминиферы. Лагардер (Lagardere, 1972, 1976, 1977) проанализировал 50 желудков этого вида из Бискайского залива, где он питается в основном полихетами семейства Aphroditidae и остатками мертвых животных, а также из вод Марокко (табл. 70). На основании этих данных был сделан вывод, что *P. martia* — хищник-планктофаг, питающийся у дна и на дне. Картез (Cartes, 1993б) исследовала питание этого вида на материковом склоне Западного Средиземноморья. В зимнее время в пище преобладали *Meganictyphanes norvegica* и *Pasiphaea sivado*. Последняя доминировала в пище и в осеннее время. Второстепенное значение имели остатки рыбы, полихет (эврантных) и креветка *Sergestes arcticus*. В весенне-летний период в верхней части середины материкового склона доминировала *Pasiphaea multidentata*, составляющая более одной трети пищи. *Calocaris macandreae* или рыбные остатки находились на третьем месте. В осеннее время на первое место вышли эуфаузида и рыба. На втором месте находились птероподы и мезопелагические креветки (*Pasiphaea multidentata*, *Sergestes arcticus*).

Таблица 70 Состав пищи у креветки *Plesionika martia* в водах Марокко по материалам Лагардера (1972, с дополнениями) Food composition in shrimp *Plesionika martia* in the waters of Morocco coast by data of Lagardere(1972 with additions)

Объекты питания	Частота встречаемости, %
1	2
Эуфаузииды	70

1	2
Фораминиферы	58
Креветки:	
сем. Pasiphaeidae	32
сем. Penaeidae	6
сем. Oplophoridae	2
Изоподы	2
Рыба	16
Двустворчатые	4
моллюски	
Брюхоногие моллюски	4
Нематоды	2
Личинки ракообразных	2
Всего желудков	50
Коэффициент	2,48
Фроермана	

В другой, более поздней работе, Картез с соавт. (Cartes et all., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова почему-то отнесли этот вид к потребителям немигрирующего макропланктона.

Наши материалы были собраны в разных районах западноафриканских вод и в других регионах. Так, на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес в 12 исследованных желудках, в 8 из которых была пища, были найдены детрит, часто вместе с кусками чистого осадка (в 6 желудках), фораминиферы, иногда сотнями экземпляров (в 5 желудках), кости рыб (в 3 желудках), осколки раковины (в 2 желудках). По одному разу были встречены остатки птеропод, амфипода, клюв кальмара (Буруковский 1990).

Материалы, использованные в этой книге, были собраны в водах Марокко в рейсах НИС «Белогорск» и СРТМ «Вяндра» (20.05-27.06.1978 г., 35°14'-28°13'с.ш., 400-900 м) — 66 желудков, из них 47 были полными, и в рейсе НИС «Эврика» в водах Южной Африки (4-10.12. 1975 г., 3Г38'- 33°5Гю.ш., 400-512 м) — 77 желудков, 37 из них были полными (см. также Буруковский, 19936).

Наши результаты, при общем сходстве, настолько контрастировали с тем, что описал Лагардер (табл. 70), что мы сочли необходимым передать часть желудков для контроля М.Н. Соколовой, выводы которой полностью совпали с нашими.

В обоих регионах пищевой комок *P. martia* часто представляет собой темно-серую, коричневою, иногда черную с красноватым отливом массу, под иглой в капле воды распадающаяся на бесструктурные хлопья. В ней попадаются комки почти не измененного осадка. В тех случаях, когда эта масса не заполняет желудок целиком, в неё погружены обломки и фрагменты других животных. Правда, попадаются желудки, целиком заполненные остатками креветок (*Pasiphaea sivado*, *Oplophorus spinosus*, представители семейства Sergestidae, то есть пелагические виды), амфипод или эуфаузиид (у молоди). Остатки рыб представлены, как правило, чешуей диаметром 3-5 мм, реже хрусталиками глаз и отолитами длиной 0,7-2,7 мм. Однако основу пищевого комка составляет именно масса детрита, встречающегося почти в каждом желудке и составляющего в среднем почти половину объема пищевого комка.

Неясно, почему Лагардер (1972, 1976, 1977) совершенно не упоминает о наличии детрита в желудках этого и других видов креветок. Даже если расхождение в составе пищи кре-

веток в районе Марокко по его и нашим сборам попытаться объяснить сезонной изменчивостью (Лагардер собирал материалы в феврале-марте, а мы — в мае-июне), детрит в тех или иных количествах должен был присутствовать в желудках. Возможно, здесь сыграл роль метод учета жертв в желудках, с одной стороны, и предвзятый подход к значению детрита в пище креветок — с другой.

Регионы Марокко и Южной Африки расположены симметрично по отношению к экватору. И это, по-видимому, обуславливает некоторые черты, сближающие их между собой, например, сходство в батиметрическом распределении *P. martia* в обоих регионах (Буруковский, 19936). Но налицо и серьезнейшие различия между этими районами, особенно в характере седиментогенеза.

Марокко располагается в пределах средиземноморской и пустынной зон субтропического пояса, входя в состав своеобразной природной Атласской области Африки. Северная часть Марокко, в водах которой мы собирали материал, отделена горами альпийского происхождения — хребтом Высокий Атлас, который тянется с северо-востока на юго-запад, достигая побережья в районе Агадира (Горнунг, Уткин, 1966). К северо-западу от хребта располагаются типичные субтропики, а к югу — пустыня Сахара. В результате в северном районе преобладает терригенное осадкообразование благодаря денудации северных склонов Высокого Атласа (Страхов, 1961). Рельеф дна здесь относительно ровный и апвеллинг слабо выражен (Erimesco, 1967; Лушин, 1970; Furnestin, 1969, Allain, 1968; Maurin, 1968).

Южная Африка относится к южной аридной зоне (Физико-географический атлас мира, 1964), к которой приурочена чрезвычайно устойчивая в пространстве и времени система ветров — юго-восточные пассаты. Этот район представляет собой сочетание аридного типа питания обломочным материалом с исключительно высокой биологической продуктивностью среды отложения осадков гумидного типа (Сенин, 1974). Терригенные осадки в виде песка и алевритов располагаются лишь на узкой части шельфа (до глубин 100-150 м) у устьев рек Оранжевой и Кунене. Для района в целом характерны биогенное осадкообразование, преобладание мелких песков с крупными алевритами (Сенин, 1974, Шепард, 1976) и мощные апвеллинги (Shannon, 1972).

Таблица 71 Состав пищи у

Piesionika martia из разных частей ареала Food composition in shrimp *Piesionika martia* from different parts of species range

Объекты питания	Марокко		Южная Африка	
	Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %	Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %
1	2	3	4	5
Детрит	66,7	37,9	81,8	49,7
Рыба	21,2	4,2	72,2	12,5
Щетинкочелюстные	7,6	—	48,0	1,9
Креветки	27,3	14,2	6,5	3,2
Фораминиферы	27,3	—	18,2	—
Амфиподы	1,5	—	18,2	19,4
Эуфаузииды	47,0	42,8	7,8	2,4
Моллюски: брюхоногие	—	—	7,8	0,4
двустворчатые	1,5	—	3,9	—

1	2	3	4	5
головоногие	1,5	—	3,9	—
крылоногие	3,0	—	—	—
Крабы и близкие группы	—	—	1,3	—
Копеподы	—	—	1,3	—
Мегалопа краба	1,5	—	1,3	—
Личинки ракообразных	—	—	1,3	2,7
Мизиды	1,5	—	1,3	—
Полихеты	—	—	2,6	—
Диатомовые	1,5	—	—	—
Морские ежи	—	—	1,3	—
Неопределенные остатки	7,6	0,9	13,0	1,9
Песок	1,5	—	74,0	5,9
Всего желудков	66	47	77	37
Коэффициент Фроермана	2,17	—	2,80	—

В водах Марокко (табл. 71) детрит — доминирующий компонент в питании креветок по частоте встречаемости (66,7%). За ним следуют эуфаузииды (47%). Как правило, они сильно раздроблены, но в одном случае удалось установить, что размеры съеденного рачка были 2-2,5 см (примерно 30% длины тела креветки). В одном случае в желудке найдены остатки пяти экземпляров. Далее следуют креветки и фораминиферы (частота встречаемости 27,3%) и, наконец, рыба (21-2%).

Все прочие компоненты пищевого комка резко уступают им по частоте встречаемости и, вероятно, в районе Марокко могут служить лишь случайными объектами питания.

При реконструкции усредненного пищевого комка выясняется, что эуфаузииды и детрит составляют соответственно 42,8 и 37,9% его объема. Креветки и рыба — второстепенные объекты питания — вместе не составляют и 20% объема пищевого комка.

Наличие в желудках креветок песчинок, донного осадка, донных фораминифер, брюхоногих и двустворчатых моллюсков говорит о донном образе жизни этого вида. Однако не меньшее значение в пище имеют эуфаузииды и пелагические креветки. Следовательно, или креветки совершают вертикальные миграции, или добывают пелагических животных во время их пребывания у дна. Однозначный вывод сделать трудно, так как во многих желудках остатки эуфаузиид и креветок буквально перемешаны с донным осадком. Это и позволяет предположить, что креветка должна была поймать свою добычу или на дне, или у дна.

У креветок, обитающих в водах Южной Африки (табл. 71), спектр питания в общих чертах сходен с описанным выше, но, за исключением детрита, который встречается здесь почти в каждом желудке (частота встречаемости 81,8%) и составляет практически половину усредненного пищевого комка (49,7% — доля в объеме пищевого комка), роли других объектов меняются. Резко возрастает частота встречаемости рыбы (72,7%), а ее роль в питании увеличивается в три раза (12,4%). Частота встречаемости эуфаузиид уменьшается почти в шесть раз, а доля в объеме пищевого комка — почти в 20 раз. Это относится и к креветкам. Зато редко встречавшиеся в питании марокканских особей амфиподы вышли на второе место в объеме пищевого комка.

В результате детрит остается главной пищей креветки, рыба и амфиподы — второстепенной. Вряд ли можно отнести к случайным объектам питания щетинкочелюстных (их щетинки попадают в каждом втором желудке), креветок и эуфаузиид, так как в отдельных желудках они могли составить значительную часть пищевого комка. Скорее их

можно считать факультативными для данного сезона или района. В целом реконструированный пищевой комок креветок из Южной Африки содержит значительно большее количество компонентов. Не служит ли это признаком более бедной кормовой базы, что и заставляет креветку расширять спектр питания? Возможно, это косвенное следствие того, что терригенное осадкообразование в данном районе обеднено органическим веществом, а это не может не сказаться на кормовой ценности детрита. Еще одно следствие различий седиментогенеза между этими районами — то, что песок у креветок из Южной Африки встречается почти в каждом желудке (частота встречаемости 74%), составляя 5,9% в объеме пищевого комка.

P. martia демонстрирует несомненную детритофагию и некрофагию (о последнем говорят, например, размеры чешуи рыб, попадающихся в желудках — она должна была принадлежать особям, как минимум, тех же размеров, что и креветка); кроме того, *P. martia* попадает в ловушки (King, 1984), то есть привлекается мертвой приманкой. В то же время находки только что съеденных креветок и зуфаузиид свидетельствуют о том, что она может вести себя как нападающий хищник, питающийся макропланктоном. Интересно отметить, что известна находка одного экземпляра этого вида в желудке желтоперого тунца (*Thunnus albacare*) в юго-западной части Тихого океана. Это заставляет отнести *P. martia* в разряд преимущественно бентофагов, способных отрываться от грунта и питаться макропланктоном, по способу охоты — хищников-оппортунистов (Буруковский, 1985).

Общий объем имевшегося у нас материала не настолько велик, чтобы достаточно детально исследовать онтогенетическую изменчивость питания этого вида. Однако некоторые тенденции ее уловить можно (рис. 30). Главное, что бросается в глаза, это своеобразные «ножницы» между изменением роли детрита и зуфаузиид в питании. Особенно они хорошо выражены в изменении соотношения компонентов виртуального пищевого комка в онтогенезе. У молоди креветок в полных желудках доминируют зуфаузииды (до половины объема пищевого комка, а доля детрита составляет около 20%), но затем их доля очень быстро снижается, замещаясь именно детритом (до 57% от объема желудка). У креветок с длиной карапакса более 19 мм роль детрита начинает снижаться, в какой-то степени замещаясь креветками и другими объектами питания, в их числе остатками мертвых животных. И все-таки, детрит продолжает доминировать в питании креветок.

Будучи эпибентосным животным (об этом говорит и состав пищи), *P. martia* находится как бы на стыке двух пищевых цепей: детритной и пастбищной. Видимо, это и обуславливает ее пластичность, способность, с одной стороны, занимать доминирующее место в таксоценозе, становясь, например, эдификатором консорции креветок материкового склона Марокко (Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1987), а с другой — способность сохраняться в сообществах кромки шельфа.

***Plesionika carinata* Holthuis, 1951**

Plesionika carinata — эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области. Северная граница ее распространения — воды Западной Сахары (23°35' с.ш.: Буруковский, 1982), а южная — воды Намибии (25°49' ю.ш.: Буруковский, Роменский, 1985).

Биология этого вида еще не изучена, поэтому приводимая нами информация об этом отрывочна. *P. carinata* встречается как в донных, так и в пелагических орудиях лова на глубинах от 300 до 800-1000 м. Наиболее обычна на глубинах 500-600 м (Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978; 1982, 1992в; Буруковский, Роменский, 1985).

В водах Намибии, по данным сборов, выполненных только пелагическими орудиями лова, встречаемость *P. carinata* над разными глубинами и на разных горизонтах различна в разные сезоны. Осенью 1985 года креветка была обнаружена над верхней частью материкового склона, тогда как в летний период она попадает над всеми глубинами от 340 до более чем 2000 м, чаще всего составляя наибольшую часть уловов над глубинами более 2000 м. Это подтверждает способность *P. carinata* отрываться от грунта на очень большое

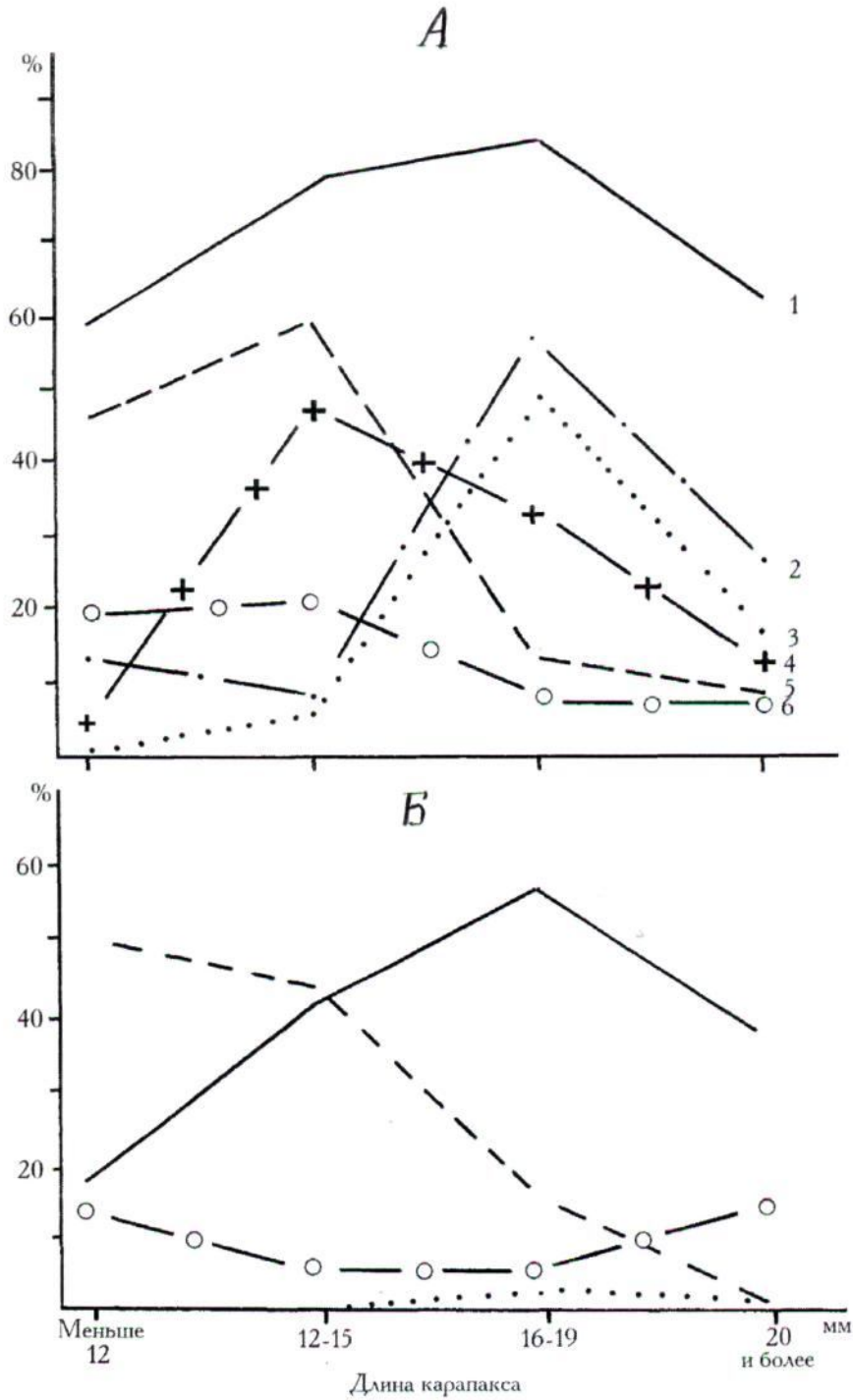


Рис. 30. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Plesionika martia*.
 А — частота встречаемости различных объектов питания. Б — изменение состава виртуального пищевого комка:
 1 — детрит; 2 — рыба; 3 — щетинкочелюстные; 4 — фораминиферы; 5 — эуфаузииды; 6 — креветки

Fig. 30. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Plesionika martia*.
 А - frequency of occurrence; Б - share in the volume of virtual food lump.
 1 - detritus; 2 - teleost fishes; 3 - chaetognaths; 4 - foraminifers; 5 - euphausiids; 6 - shrimps

расстояние, так как и осенью, и летом наиболее часто этот вид ловится на горизонте 200 м (Буруковский, 1992в).

Большая часть наших материалов была собрана в рейсе НИС «Эврика» в районе Намибии (23.01-05.02.1983 г., 17°32'-23°59' ю.ш., 13°17'-11°22' в.д. на глубинах 310-425 м, то есть на кромке шельфа, преимущественно в утреннее время). В предыдущем рейсе этого же судна (08.12 и 15.12.1982 г.) две пробы креветок были получены из района Анголы (08°25' ю.ш., 12°45' в.д., глубина 400 м; 11°44' ю.ш., 13°20' в.д., глубина 425 м). Кроме этого в водах Намибии креветки были пойманы в рейсе НИС «Бахчисарай» (18.01. и 25.01.1986 г., 19°16'-20°43' ю.ш., 1Г31'-12°19' в.д., глубины 420-426 м). В южной части района Западной Сахары материал был собран нами в рейсе НИС «Белогорск» (11.11.1980 г., 21°03' с.ш., 17°47' з.д., на глубине 770-780 м).

В рейсах НИС "Профессор Штокман" (20.04.1985 г.; 19°56'-19°53' ю.ш., 11°40' в.д., над глубинами 415-550 м, на горизонтах 50-200 м) и НИС "Академик Курчатов" (23.01.-31.01.1986 г., 17°30'-20°5Г ю.ш., 12°41'-10°55' в.д., над глубинами 690-2330 м, на горизонтах 100-7500 м), а также из района Намибии материал был собран пелагическим тралом РТАК-Самышева.

Вскрыто более 500 желудков. Пища была встречена в 263 из них, и 137 желудков было полными. В данном случае количество полных желудков завышено по сравнению с другими видами креветок, так как мы специально их отбирали при обработке некоторых проб.

Район сбора материалов — воды Намибии (17°30'-23°59' ю.ш.) — южная периферия ареала *P. carinata*. Креветки из донных уловов имели размеры (общая длина) 31-71 мм (самцы — 31-65, мода 52 мм, а самки 30-71, мода 57 мм). Почти 73% самок имели гонады во II стадии зрелости и лишь у 7% самок они демонстрировали созревание (III-V стадии зрелости), ни у одной из самок не было яиц на плеоподах. Следовательно, исследованные креветки находились преимущественно в нагульном состоянии.

В это же время года в уловах пелагическими орудиями лова большинство креветок были представлены неполовозрелыми особями, гонады которых или были полностью неразличимы, или находились в I стадии зрелости. Из 59 исследованных особей лишь 9 имели гонады во II стадии зрелости, а 4 из них (с размерами тела 59-68 мм) несли на плеоподах только что отложенные яйца. Эти особи были пойманы над материковым склоном (над глубинами 800 и 1500 м, в обоих случаях на расстоянии примерно 600-800 м от дна). Яйценосные самки несли на плеоподах 750-3330 икринок диаметром 0,45-0,5х0,5-0,65 мм.

Можно констатировать, что *P. carinata* — гетеротопное животное, на ранних этапах онтогенеза ведущее батипелагический образ жизни. Для нереста, вероятно, также может покидать придонные слои воды. В летний период, когда был собран материал, проникает дальше на юг, возможно, вместе с Ангольским течением. Нерест, видимо, приурочен к летнему периоду.

Наиболее заметный компонент содержимого желудков у *P. carinata* — детрит. Он представляет собой серую или оливково-коричневую, иногда с отчетливым зеленоватым оттенком рыхлую массу, легко рассыпающуюся в капле воды, но иногда слегка студенистой консистенции. Под микроскопом эта масса оказывается состоящей из мириадов мельчайших бесформенных частиц, среди которых попадаются пустые книдоцисты, обломки раковинок диатомовых. Основная масса сохраняет свою слабую зернистость даже при увеличении х900. Часто в ней попадаются скопления лепешковидных зеленоватых тел неправильной формы, возможно, бактериального происхождения. Эта основная масса включает в себе большое количество мелко раздробленного, но все же чуть более крупного, чем упомянутый выше, материала. В его состав входят мелкие фораминиферы (глобигерины), раковины тинтиноидей, книдоцисты, радиолярии, обломки спикул губок (ни разу не попала целая спикула), песчинки, жевательные придатки

мандибул зуфаузиид, щетинки ракообразных, бесформенные хитиноподобные обрывки, обломки скелетных пластинок иглокожих, обтрепанные чешуйки рыб. То обстоятельство, что наш материал собран на кромке шельфа преимущественно в аридных зонах с преобладанием биогенного седиментогенеза, (см. Буруковский, 1989 а), позволяет предположить, что креветка питалась аутохтонным детритом, который в зонах с высокой продуктивностью пастбищной трофической цепи может достигать и значительно больших глубин (Сапожников, 1975; Roberts et al., 2000).

Остальные компоненты пищевого комка могут быть разделены на две группы в зависимости от состояния их остатков. В первую очередь это зуфаузииды, среди остатков которых можно было определить лишь *Thysanopoda* sp. Они попадались как в виде иногда довольно многочисленных (до 10 экз.) жевательных поверхностей мандибул диаметром полмиллиметра, заключенных в детрит, так и в виде цельных чистеньких особей длиной 13-20 мм. В последнем случае в желудках креветок отсутствовал детрит. Между этими состояниями наблюдались все переходы от просто разорванных на куски или полупереваренных до откровенно полуразложившихся рачков, в той или иной степени заключенных в детрит. В первом случае можно было наблюдать один экземпляр свежепойманной зуфаузииды и остатки еще 2-3-х полупереваренных особей. Во втором случае особенно показательным было, когда в желудке обнаружилась совершенно целая, но помятая и словно жеванная зуфаузиид. Казалось, что креветка съела недавно погибшую особь.

Среди съеденных *P. carinata* креветок были представители четырех семейств: Sergestidae (обрывки панцирей без мягких тканей), Oplophoridae (фрагменты ювенильных особей *Oplophorus novaezealandiae*), Pasiphaeidae (*Pasiphaea semispinosa*, свежесъеденные, всегда по одному экземпляру в желудках; длина 30-40 мм) и Pandalidae (типичные для рода *Plesionika* листовидные чешуйки, локализованные на поверхности карапакса, или фрагменты тела, иногда занимающие весь объем желудка; возможно, каннибализм).

Остатки рыбы в желудках встречались или в виде скопления обрывков чешуек вместе с детритом, или в виде костей, один раз, например, — кости головы, но без выраженных тканей. Судя по зубам, это были остатки хищной рыбы — мелкого вида или, что вероятнее, молоди. Видимо, она была съедена мертвой.

Остатки кальмаров (сем. Euploteuthidae) — обрывки щупалец длиной 14 и 20 мм, вероятно, были захвачены уже в трале.

Копеподы (*Pleuromamma* sp.), съеденные живыми, встречены в желудках *P. carinata*, пойманных пелагическим тралом.

Все остальные пищевые компоненты встречались в виде мелких фрагментов или отдельных скелетных остатков (например, клешней у танаидацев).

Вышеприведенное описание позволяет представить себе трофический «облик» *P. carinata* как детритофага, некрофага и отчасти нападающего хищника. И коэффициент Фроермана, равный 2,31, в какой-то степени отражает эту «тройственность» *P. carinata*. Все это характеризует данный вид как хищника-оппортуниста. Вероятно, креветка нападает на живую добычу, находясь в толще воды, а будучи на дне, предпочитает трупы и детрит.

В пище *P. carinata* по частоте встречаемости (табл. 72) доминируют полностью и в равной мере зуфаузииды и детрит, встречающиеся почти в каждом желудке (73 и 68,1% соответственно). Фораминиферы попадают уже более чем в 3 раза реже, креветки, рыба, копеподы и щетинкочелюстные — не менее чем в 6-7 раз. Остальные многочисленные объекты можно считать случайными.

Виртуальный пищевой комок сформирован в основном тремя объектами питания: зуфаузиидами, составляющими почти половину его, детритом, немного не достигающим трети его объема. Третьим компонентом оказываются креветки (13% объема пищевого комка). Все вместе они формируют почти 90% (87,9) его объема, 2,9% объема занято

рыбой. Примерно 7% остаются на долю 9 пищевых объектов (см. табл. 72), которые встречались редко, но занимали не менее 10% конкретного пищевого комка.

Таблица 72

Состав пищи у креветки *P. carinata*
Food composition in shrimp *P. carinata*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования в пищевом комке, %
Эуфаузииды	73,0	45,8	47,4
Детрит	68,1	29,1	21,2
Фораминиферы	1,2	—	—
Креветки	12,2	13,0	11,2
Рыба	10,6	2,9	2,2
Рыбья чешуя	9,9	0,4	—
Копеподы	7,2	0,8	0,7
Щетинкочелюстные	7,2	0,3	—
Иглокожие	4,6	—	—
Тинтиноида	3,4	—	—
Книдарии	2,7	—	—
Изоподы	1,9	1,4	—
Кальмары	1,1	1,3	—
Жир капельный	1,1	0,2	—
Танаидацеа	0,4	—	—
Полихеты	0,4	0,1	—
Амфиподы	0,4	—	—
Радиолярии	0,4	—	—
Неопределенные	5,3	2,8	0,7
остатки			
Песчинки	14,1	0,7	—
Спикулы губок	10,3	—	—
Всего желудков	263	138	138
Коэффициент	2.31	Частота	84,9
Фроермана		доминирования	
Число доминант			7

Получается несколько парадоксальная картина: сочетание очень большого списка пищевых объектов, встреченных в пищевых комках, с абсолютным преобладанием в них всего трех: детрита, эуфаузиид и креветок. Если к этому добавить, что детрит — донный объект питания, а эуфаузииды — и встреченные креветки — обитатели макропланктона или микронектона, то парадоксальность «трофического портрета» *P. carinata* усугубляется. Складывается облик резко гетеротропного животного, которое одинаково активно охотится в толще воды на макропланктонных и молодь микронектонных ракообразных, питается на дне детритом и трупами тех же пелагических жертв.

Для анализа онтогенетической изменчивости состава пищи, к сожалению, оказалось мало материала, так как почти половина всех собранных креветок имеют размеры 50-59 мм, а самых мелких и самых крупных особей оказалось слишком мало. Поэтому всех креветок пришлось грубо разделить на три размерных группы. В результате этого выявляется лишь следующая тенденция (рис. 31) онтогенетических изменений состава пище-

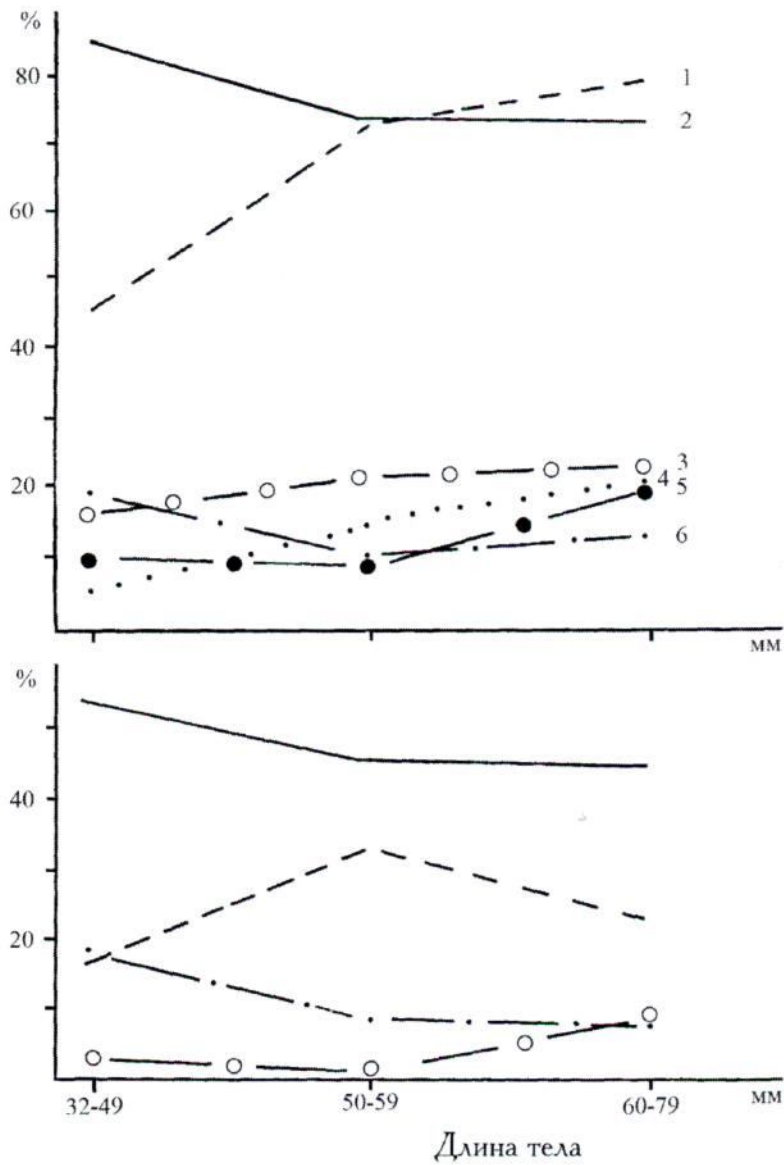


Рис. 31. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Plesionika carinata*. А — частота встречаемости различных объектов питания. Б — изменение состава виртуального пищевого комка:
 1 — детрит; 2 — эуфаузиида; 3 — рыба; 4 — песчинки; 5 — фораминиферы; 6 — креветки

Fig. 31. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Plesionika carinata*. А - frequency of occurrence; Б - share in the volume of virtual food lump. 1 - detritus; 2 - euphausiids; 3 - teleost fishes; 4 - grains of sand; 5 - foraminifers; 6 — shrimps

вых комков. Частота встречаемости эуфаузиид, оставаясь постоянно высокой, демонстрирует лишь небольшой тренд ее увеличения у более крупных креветок. А вот доля эуфаузиид в виртуальном комке у крупных креветок заметно падает — на 10%. Сходные изменения доли в виртуальном пищевом комке наблюдаются у креветки, и они относительно даже более резкие: в два раза. Частота встречаемости и доля детрита в пищевых комках тоже уменьшаются, но слабо. Зато возрастает доля рыбы в питании *P. carinata*. Изменения остальных пищевых объектов более или менее беспорядочны и вряд ли достоверны, поэтому мы их не обсуждаем. Можно только заметить, что частота встречаемости песчинок и обломков спикул губок изменяется параллельно таковой детрита, что вполне закономерно.

На данном этапе изученности (мы имеем сборы лишь в летний период) можно констатировать, что *P. carinata* — хищник оппортунист, сочетающий в течение всей жизни детритофагию и некрофагию со способом охоты нападающего хищника. На ранних этапах онтогенеза *P. carinata* значительно сильнее связана с пелагиалью, питаясь массовыми макропланктонными и микронектонными ракообразными, позднее, в связи переходом к жизни на дне, переходя в основном к детрито- и некрофагии.

Встречена в питании *Merluccius polli* (Merlucciidae) и *Hoplostethus petrosus* (Trachichthyidae).

***Pleslonika edwardsii* (Brandt 1851)**

Pleslonika edwardsii почти космополит тропиков и субтропиков. Она встречается в Атлантическом океане от Багамских о-вов и в Мексиканском заливе на западе, а на востоке — в Средиземном море и от юга Испании и Канарских о-вов до Анголы. В Индийском океане — на банке Сая-де-Малья, а также в водах Филиппин (залив Давао, Минданао) и Индонезии (Северный Калимантан), Восточной Австралии, а также у о-вов Туа-моту, Тубуаи и Муруроа. Встречена на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес. Обитает на глубинах 50-680, чаще всего 300-500 м, хотя в каждом районе своего ареала в более узком диапазоне глубин (de Man, 1920; Crosnier, Forest, 1973; Santaella, Bravo de Laguna, 1975; Chase, 1985; Буруковский, 1981, 1990).

У южного побережья Франции (Maugin, Carrie, 1968) в желудках креветок была обнаружена смесь из зерен песка, песчаного ила с органическим содержимым (мелкими фрагментами ракообразных, спикулами губок и даже растительными остатками). В западной части материкового склона Средиземного моря в длинном списке жертв, перечисляемых Картеc (Cartes, 19936), в зимнее время по частоте встречаемости доминируют *Meganyci-phanes norvegica*, *Pasiphaea sivado* и полихеты. Рыбы же выступают в роли второстепенной пищи и по частоте встречаемости, и по их доле в объеме пищевого комка. В осеннее время в пище по обоим параметрам полностью доминирует батипелагическая микронектонная креветка *Pasiphaea sivado*. О наличии или отсутствии детрита автор не сообщает ничего. В более поздней работе Картеc с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли этот вид к потребителям немигрирующего макропланктона.

Наши материалы были собраны в западноафриканских водах в рейсах промыслового судна СРТМ «Маяк» у Сенегала (04.12.1964 г., 15°40'с.ш., 17°00'з.д., глубина 120-130 м) и НИС «Эврика» в водах Гвинеи-Бисау (3-5.06.1984 г., 11°09'-1Г34' с.ш., 17°14'-17°19'з.д., глубина 150-200 м) и на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес (Тихий океан) в рейсе НИС «Профессор Штокман» (27.04.-06.05.1987 г., 25°55'-25°47' ю.ш., 100°40'-86°15' з.д., глубины 290-330 м). Исследовано около 300 желудков из вод Западной Африки (213 из них было с пищей, 97 — полными). Из сборов на хребте Сала-и-Гомес было вскрыто 40 желудков, 37 из которых оказалось с пищей, а 6 — полными.

Размеры креветок с подводных возвышенностей Сала-и-Гомес колеблются от 46 до 77 мм. У самцов они 46-71, у самок — 46-77 мм. Среди самок примерно в равных соот-

ношениях представлены особи с гонадами в разных стадиях зрелости. Большая часть самок несет на плеоподах яйца.

Креветки из западноафриканских вод имеют размеры тела 53-92 мм. У самцов длина 53-92, а у самок — 56-91 мм. Модальные размеры обоих полов различаются очень слабо. Среди самок большинство находятся в состоянии нагула (стадии зрелости гонад II, яиц на плеоподах нет), но около 40% имеют гонады в IV-V стадиях зрелости, и лишь три особи с яйцами на плеоподах. Следовательно, население района, где была взята проба, находится в преднерестовом состоянии.

Все встреченные в желудках *P. edwardsii* объекты можно разделить на две категории: детрит со связанными с ним объектами (песчинки, фораминиферы, обрывки хитина и чешуи рыб) и остатки различных животных, явно с детритом непосредственно не связанные.

Детрит представляет собой более или менее рыхлую, иногда даже плотную массу, цвет которой варьирует от серого до темно-коричневого. Он в качестве наполнителя может содержать щетинки ракообразных, обрывки хитина и рыбьей чешуи, мелкие обломки рыбных костей, единичные фораминиферы и очень мелкие песчинки (0,1-0,2 мм). Обрывки хитина, чешуи, обломки костей обязательно несут на себе следы мацерации, потертости, сглаженности (кости). Можно предполагать, что это фрагменты мертвых животных.

Остальные объекты питания, представленные, как правило, фрагментами тел животных разной таксономической принадлежности, могут быть подразделены на две группы. Членов первой группы, вероятно, надо считать артефактами потому, что они или попали в состав пищевого комка *P. edwardsii* уже в трале («траловое питание» — Nigmatullin, 2005), или в желудках съеденных ею жертв — «загрязнение диеты» (Foxton, Roe, 1974), или «транзитные пищевые объекты» (Нигматуллин, Топорова, 1982).

Если рассматривать содержимое желудков *P. edwardsii* с этой точки зрения, сразу обращают на себя внимание остатки головоногих моллюсков. Они встречаются в желудках *P. edwardsii* или в виде крючков и роговых чехлов присосок эноплетевтидных кальмаров, или в виде обрывков их же щупалец. Так, в одном случае в желудке были найдены обрывки щупальца, в том числе его булавки длиной 10 мм. А суммарная длина всех фрагментов была равна 31 мм. Кроме этого попадались просто обрывки рук и щупалец длиной до 10 мм. У западноафриканских креветок ни разу в желудках не были встречены мандибулы («клювы») кальмаров или легко узнаваемые хрусталики их глаз. Это и позволило нам уверенно отнести остатки кальмаров в желудках *P. edwardsii* к числу трофических артефактов и исключить их из дальнейшего рассмотрения. Но исключить их из списка возможных жертв нельзя, так как у креветок из Тихого океана один раз была встречена мандибула головоногого.

Сложнее оценить источник появления в числе жертв креветок, которые, как будет показано ниже, относятся к одному из основных объектов питания *P. edwardsii*. И в том, что это так, усомниться трудно, так как остатки креветок в желудках *P. edwardsii* встречаются во всех видах — от совершенно свежих фрагментов головогруды и абдомена, а также придатков тела, до кусков хитина разных размеров — от сохраняющих форму карапакса или отдельных сегментов абдомена до обрывков. Следует обратить внимание, что полупереваренные обрывки хитина креветок и его лохмотья, заключенные в детрите, хорошо различимы, что и заставляет нас предполагать способность *P. edwardsii* и охотиться на живых креветок, и питаться их трупами. Однако определить, какая часть креветок поймана в результате «тралового питания», нам не удалось. Судя по частоте встречаемости обрывков кальмаров в желудках (табл. 73) и предположив, что интенсивность нападений на креветок и кальмаров в трале сравнимы между собой, эта часть незначительна.

Состав пищи у креветки *Plesionika edwardsii*
Food composition in shrimp *Plesionika edwardsii*

Объекты питания	Частота встречаемости, %		Значение в виртуальном пищевом комке, %		Частота доминирования в пищевом комке, %	
	З.А.	Си Г.	З.А.	Си Г.	З.А.	Си Г.
Детрит	64,8	56,8	43,9	10,0	39,2	16,7
Щетинкочелюстные	42,2	13,5	0,8	—	—	—
Креветки	38,5	43,2	34,1	55,0	32,0	50,0
Рыба	32,9	18,9	7,2	1,6	4,1	—
Копеподы	26,8	2,7	2,3	—	—	—
Рыбья чешуя	16,9	—	0,8	—	—	—
Фораминиферы	16,0	48,6	0,4	—	—	—
Иглокожие	12,2	—	1,5	—	1,0	—
Крабы	9,4	—	2,3	—	2,1	—
Полихеты	6,6	—	1,0	—	—	—
Эуфаузииды	5,6	—	—	—	—	—
Кальмары	5,2	5,4	1,6	—	1,0	—
Крылоногие моллюски	3,3	29,7	0,1	16,7	—	—
Гастроподы	2,3	—	—	—	—	—
Амфиподы, изоподы	2,3	—	0,2	—	—	—
Мегалопа крабов	1,4	—	0,4	—	—	—
Аномуры	0,9	—	1,0	—	—	—
(раки-отшельники)						
Мизиды	0,9	—	—	—	—	—
Остракоды	0,9	2,7	—	—	—	—
Личинки декапод	0,9	—	—	—	—	—
Постличинки	0,5	—	0,1	—	—	—
стоматопод						
Танаидацеа	0,5	—	—	—	—	—
Стоматоподы	0,5	—	0,4	—	—	—
Радиолярии	0,5	—	—	—	—	—
Капельный жир	0,5	—	—	—	—	—
Неопределенные	1,9	—	—	—	—	—
ракообразные						
Книдарии	—	2,7	—	—	—	—
Обрывки хитина	7,0	10,8	1,6	16,7	—	16,7
Спикулы губок	0,5	—	—	—	—	—
Донные обломки	1,9	51,3	—	—	—	—
Песок	64,8	—	0,3	—	—	—
Всего желудков	213	37	97	6	97	6
Коэффициент Фроермана	3,01	2,80			79,4	83,4

Примечание. З.А. — западноафриканские воды; С. и Г. — подводная возвышенность Сала-и-Гомес.

Annotation. З.А. - Western African waters; С. и Г. - seamount Sala-y-Gomez.

Видовое разнообразие креветок в желудках *P. edwardsii* довольно велико. Правда, на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес среди них полностью преобладают креветки сем. Sergestidae, то есть пелагические формы. У Западной Африки, напротив, среди съеденных креветок преобладают эпибентосные донные (сем. Pandalidae: *Plesionika* sp., в том числе *P. ensis*, *Parapandalus narval*, и зарывающиеся (сем. Crangonidae: *Pontophilus* sp. и сем. Processidae: *Processa* sp.). Среди представителей семейства Penaeidae тоже преобладали остатки донных форм. Их фрагменты не поддавались измерению, но было ясно, что *P. edwardsii* питалась мелкими ювенильными особями. Единственный раз в детрите был найден обломок тельсона креветки из семейства Oplophoridae. По его состоянию мы предположили, что креветка была съедена мертвой.

Другие высшие ракообразные (крабы, мизиды, амфиподы и тому подобное) встречались настолько редко, что не дают материала для аналогичного анализа.

Остатки рыбы в большинстве случаев были представлены костями или их обломками. Единственный раз вместе с хорошо сохранившимися костями в желудке находились и мягкие ткани рыбы, что дало нам основание предположить, что она была захвачена в трале. В остальных случаях мягкие ткани обнаружены не были. Дважды вместе с костями черепа рыбы попадались отолиты, принадлежащие явно представителю Gadiformis, то есть в западноафриканских водах рыбе из семейства Merluccidae (*Merluccius cadenatil*). Длина отолитов была равно 2,5 мм. Это значит, что владелица этих отолитов должна была иметь длину тела 60-70 мм — сравнимую с длиной съевшей ее креветки. Следовательно, эта ювенильная особь мерлузы была съедена мертвой.

Иглокожие в желудках встречались в виде скелетных остатков морских ежей, офиур и голотурий.

Редко попадающиеся гастроподы были представлены *Marginella* sp. с раковиной высотой 5 мм.

Мизиды и зуфаузииды встречались только в виде статолитов (первые) или жевательных площадок мандибул (вторые) вместе с детритом. Крылоногие моллюски (и птеро-пода — раковина Cavolinidae, и хетеропода — радулярные зубы *Carinaria*) встречались преимущественно у креветок с хребта Сала-и-Гомес. Щетинкочелюстные, как и в большинстве случаев, представлены лишь околоротовыми щетинками. По ним невозможно определить, к какой группе относились их обладатели: донным или пелагическим щетинкочелюстным.

Отдельно нужно остановиться на копеподах из питания *P. edwardsii*. Определение их было затруднено тем, что рачки были всегда разорваны на кусочки. Один раз удалось определить *Oncaea* sp., дважды — *Pareuchaeta* sp. Фрагменты копепод выглядели особенно контрастно по сравнению с значительно более крупными кусками съеденных креветок. Но в одном из желудков была найдена головогрудь ювенильной *Plesionika* sp., находившаяся уже в состоянии начавшегося разрушения, и желудок ее был буквально набит копеподами. Это позволило нам предположить, что копеподы служат транзитной пищей для *P. edwardsii*.

Вероятно, к этому же разряду можно отнести личинок десятиногих раков и радиолярий, десять экземпляров последних были встречены один раз.

Можно заключить, что *P. Edwardsii* — хищник, преимущественно бентофаг, но не пренебрегает и пелагическими жертвами. Одновременно может быть некро- и детритофагом. Следовательно, его предварительно можно считать хищником-оппортунистом.

Соотношение отдельных пищевых объектов имеет смысл рассматривать по отдельности в каждом районе.

В западноафриканских водах (табл. 73) по частоте встречаемости доминирует детрит, попадающийся почти в каждом желудке (64,8%). Ему сопутствует группа жертв (щетинкочелюстные, креветки, рыбы; копепод мы не включаем в этот список), которые встречаются в каждом втором-третьем желудке (42,2-32,9%). Это второстепенные объекты питания. Рыбья чешуя и фораминиферы вряд ли можно считать объектами

питания. Они, как и песчинки, попадающиеся с такой же частотой встречаемости, и детрит, сопутствуют последнему. Остатки иглокожих и крабов, а также обрывки хитина, служащие признаком некрофагии (частота встречаемости 12,2, 9,4 и 7,0%), можно условно назвать характерными объектами питания.

Весь остальной длинный список жертв можно было бы отнести к случайным компонентам пищевого комка. Это впечатление нарушается тем, что многие из них хотя бы один раз занимали в пищевом комке более 10% его объема и попали благодаря этому в состав виртуального пищевого комка. Но большую часть его объема, конечно, занимают детрит (43,8%) и креветки (34,0%). На третьем месте находится рыба (7%), и все вместе эти три объекта питания составляют 85% объема виртуального пищевого комка. Лишь иглокожие (голотурии) и краб занимали 1-2 раза объем 60% и более (частота доминирования в пищевом комке соответственно 1,0-2,1%)

Песок занимает в нем всего 0,3%. Это еще раз подтверждает, что он лишь сопутствует детриту.

В водах Гвинеи-Бисау/*, *edwardsii* (табл.73) питается детритом и бентосными животными, в первую очередь живыми и мертвыми эпибентосными креветками и молодью рыб. По способу охоты его можно отнести к хищникам-оппортунистам.

На подводных возвышенностях Сала-и-Гомес общая картина сохраняется примерно той же (с учетом относительно малого объема материалов): чаще всего встречаются в желудках детрит и остатки креветок. Резко возросла частота встречаемости фораминифер, зато полностью исчезли из желудков песчинки, замененные мелкими обломочками карбонатного состава. Вероятно, они вместе с фораминиферами сопутствуют детриту так же, как песчинки в западноафриканских водах. Значительно реже стали встречаться второстепенные объекты питания. Но это не главное, так как может быть следствием небольшого количества исследованных желудков.

В виртуальном пищевом комке на первое место вышли креветки, занимающие больше половины его объема. На втором месте оказались крылоногие, а на третьем — щетинкочелюстные, встречающиеся довольно редко. Детрит, составляющий всего 10,0% виртуального пищевого комка, оказывается лишь на 4-м месте. Правда, по частоте доминирования он все же сопутствует креветкам вместе с обрывками хитина. Если учесть, что среди креветок в этом районе преобладают пелагические сергестиды, то *P. edwardsii*, в питании которого доминируют пелагические креветки, крылоногие моллюски и щетинкочелюстные, сразу превращается в макропланктофага. С одной стороны, это словно еще сильнее подчеркивает облик хищника-оппортуниста. Но нельзя исключать, с другой стороны, и того, что креветки питались обитателями ЗРС, опускающимися в дневное время (траление производилось в 09-09.25) на большие глубины и в районе подводных возвышенностей благодаря этому становящимися доступными донным хищникам.

Онтогенетические изменения частоты встречаемости и роли в виртуальном пищевом комке различных пищевых объектов можно свести к следующему (рис. 32, 33). Частота встречаемости детрита колеблется незначительно — между 60 и 80%, в то время как его роль в виртуальном пищевом комке меняется очень сильно — в 2,5 раза. У молоди креветок с длиной тела до 60 мм он занимает лишь 18-18,5% объема пищевого комка. Постепенно его роль возрастает, достигая почти 50% у креветок длиной 70-80 мм, и опять уменьшается до 36,7% у самых крупных особей.

Обратная картина наблюдается в онтогенетических изменениях частоты встречаемости и роли в виртуальном пищевом комке креветок. Они чаще всего попадают у молоди с длиной тела до 60 мм, занимая в их пищевых комках до 70% объема. И чем крупнее *P. edwardsii*, тем реже у нее встречается в желудке съеденная креветка и тем меньшую роль она играет в виртуальном пищевом комке. «Освобождающееся» место занимает рыба, час-

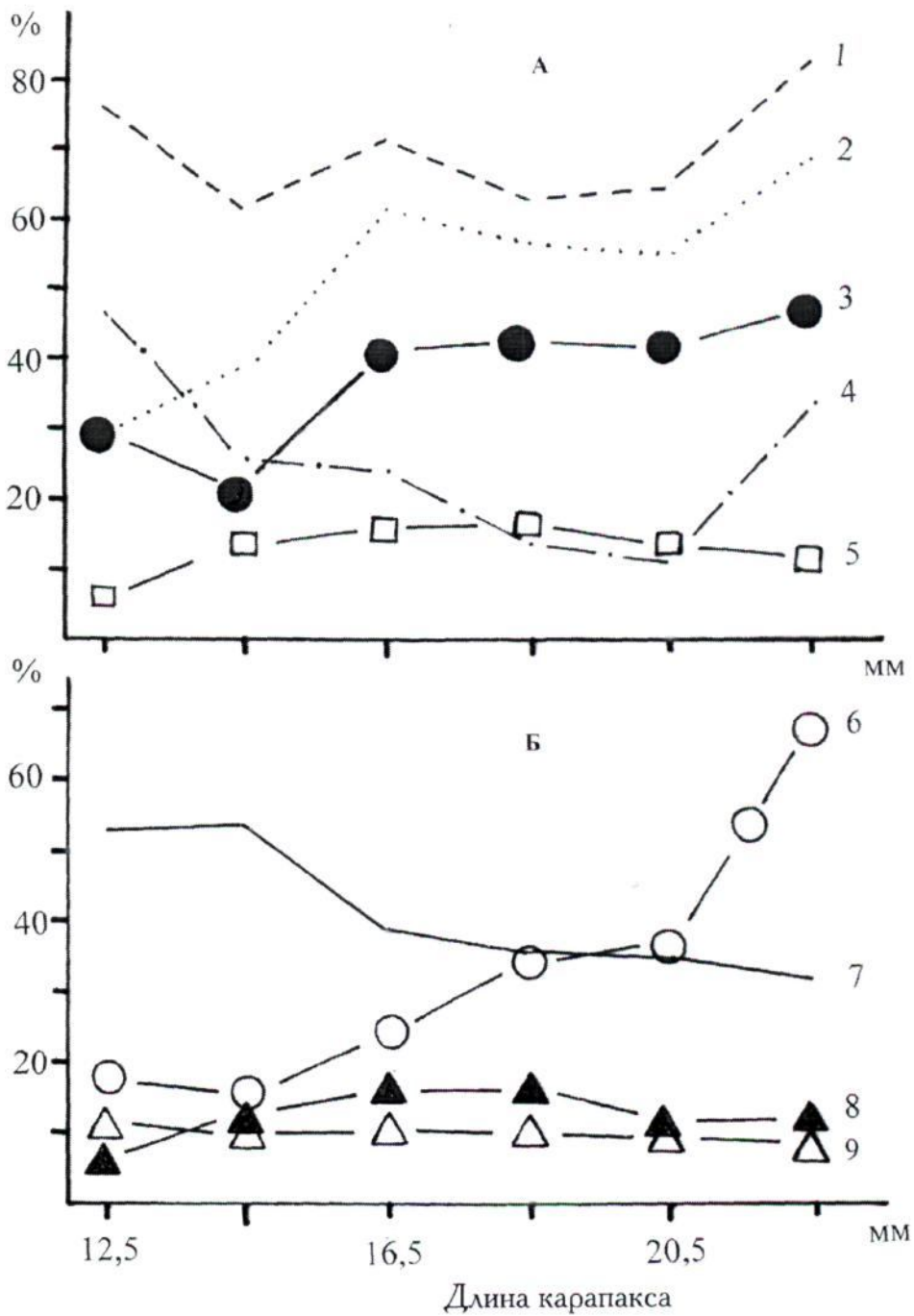


Рис. 32. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Plesionika edwardsii*.
 А, Б — частота встречаемости пищевых объектов.
 1 — детрит; 2 — песчинки; 3 — щетинкочелюстные; 4 — фораминиферы; 5 — чешуя рыб; 6 — рыба; 7 — креветки; 8 — копепода; 9 — крабы и раки-отшельники

Fig. 32. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Plesionika edwardsii*.

А, Б - frequency of occurrence. 1 - detritus; 2 - grains of sand; 3 - chaetognaths; 4 - foraminifers; 5 scales of teleost fishes; 6 — teleost fishes; 7 - shrimps; 8 - copepods; 9 — crabs and Diogenes-crabs

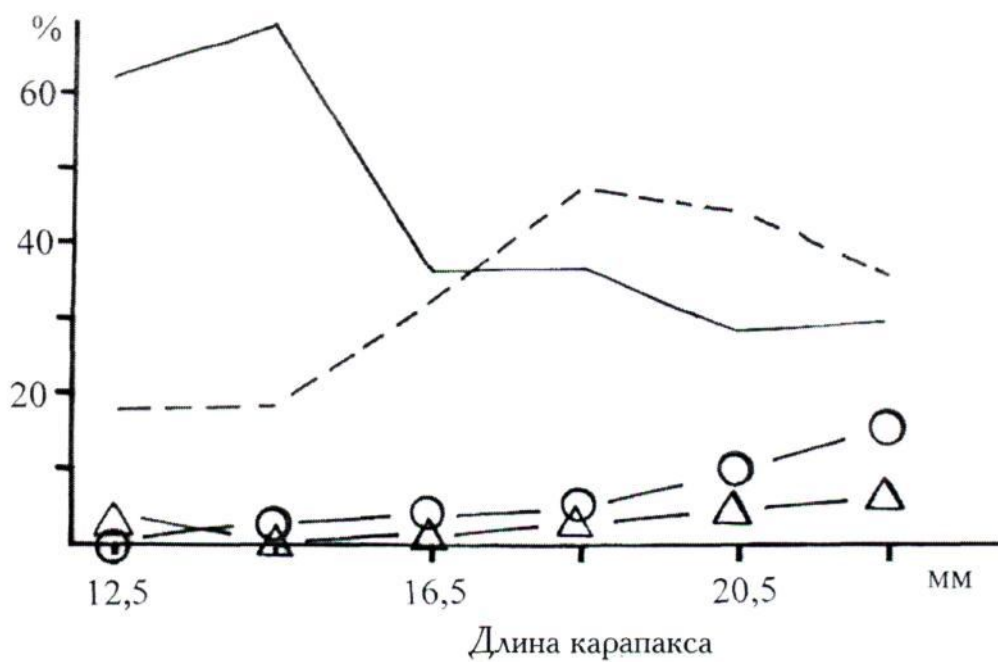


Рис. 33. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Plesionika edwardsii*.

Доля в объеме виртуального пищевого комка (обозначения, как на рис. 32)

Fig. 33. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Plesionika edwardsii*.

Share in the volume of virtual food lump (symbols are same as in fig. 32)

тота встречаемости которой возрастает в 4 раза у самых крупных особей. Ей сопутствуют крабы и раки-отшельники.

Еще одно наблюдение. Частота встречаемости песчинок и щетинок щетинкочелюстных у среднеразмерных и крупных креветок меняется параллельно таковой детрита. Это подтверждает наше предположение (во всяком случае, для крупных особей), что они захватывались креветкой вместе с детритом.

Можно заключить, что за исключением детрита, который почему-то не упоминается Картес (Cartes, 19936) в составе пищи *P. edwardsii* из Средиземного моря, наши данные по остальным объектам питания в общих чертах совпадают. Вероятнее всего, *P. edwardsii* - хищник, детритофаг и некрофаг, в питании которого обязательно присутствуют эпибентосные, придонные и пелагические креветки.

Исходя из этого предположения, мы все же считаем, что *P. edwardsii* — преимущественно бентофаг, питающийся в первую очередь донными креветками и детритом. Величина коэффициента Фроермана близка к таковой хищника-собираателя.

***Plesionika acanthonotus* (Smith 1882)**

Plesionika acanthonotus обитает в Атлантическом океане. На западе — у Южной Каролины и Флориды, в Мексиканском заливе и до Бразилии. В Восточной Атлантике известна в Средиземном море, а также от Бискайского залива до Юго-Западной Африки на глубинах 190-864 м (de Man, 1920; Хольтхойс, 1951; Кронье, Форест, 1973; Requegnat, 1970; Буруковский, 19816; Буруковский, Роменский, 1985, 1989).

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Эврика» в водах Намибии (Южная Африка, 24.01-5.02.1983 г., 17°42'-23°59' ю.ш., 11°21'-13°17' в.д., на глубинах 300-390 м). Было исследовано 158 желудков, из которых 125 было с пищей, а 31 — полным. Длина креветок 46-73, у самцов — 46-63 мм. Следовательно, в наших материалах полностью отсутствовали неполовозрелые особи. Среди самок полностью доминировали креветки в нагульном состоянии (II стадия зрелости гонад, без яиц на плеоподах).

По данным Картес (Cartes, 19936), в западной части Средиземного моря в питании этого вида выделяются 4 батиметрических и сезонных группы видов. В летнее время в средней части склона в желудках доминируют остатки рыбы. Сифонофоры *Chelophies appendiculata*, креветка *Pasiphaea multidentata* и изоподы занимают второе место. Донный десятиногий рак *Calocaris macandreae* и зуфаузида *Meganictyphanes norvegica*, напротив, встречаются очень редко. Осенью в средней части склона начинают доминировать зуфаузииды. Относительно важными объектами питания в это время становятся брюхоногие моллюски и амфиподы-гиперииды. В более поздней работе Картес с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова почему-то отнесли этот вид к потребителям немигрирующего макропланктона.

Летом состав пищи в верхней части материкового склона значительно более разнообразен, чем в его нижней части. Большое значение имели сифонофоры и гиперииды (*Vibilia armata*). Им сопутствовали остатки рыбы. Осенью первое место занимают остатки рыб, им сопутствуют зуфаузииды, остатки птеропод, гастропода *Benthonella tenella*, полихеты и фораминиферы.

По нашим данным, в водах Намибии наиболее заметный пищевой объект в желудках *P. acanthonotus* — детрит. Это бесструктурная, рыхлая, в капле воды хлопьевидная масса преимущественно серого или коричневатого цвета. Он присутствует практически во всех желудках, хотя бы в виде следов, но иногда заполняя желудок больше чем на половину его объема. Детрит сопровождают очень мелкие песчинки — десятками, а максимально до 50-60 и даже более сотни песчинок размерами от 0,05 до 0,2, самое большое до

0,5 мм. По частоте встречаемости они совпадают только у самых мелких креветок (рис. 34). С увеличением размеров частота встречаемости песчинок падает в два раза. А в объеме виртуального пищевого комка они практически не играют никакого значения. С детритом же связаны и фораминиферы, хотя они встречаются в три с лишним раза реже. Но с увеличением размеров тела их частота встречаемости, напротив, возрастает, меняясь в целом так же, как частота встречаемости детрита. Среди фораминифер попадаются как донные (*Miliolidae*, *Textulariidae*), так и планктонные (*Globigerina*) виды. И те и другие в поврежденном состоянии и наполненные детритом. Размеры их не превышают 1 мм, а количество варьирует от единичных экземпляров до полутора-двух десятков.

Остатки рыбы были, как правило, представлены чешуей, преимущественно ее обрывками. Диаметр редких целых чешуек не превышал 4,5 мм, обычно составляя 1,5-2,5 мм. Мягкие ткани рыбы не были встречены ни разу. Чаще всего очень мелко раздробленные кости рыб попадались почти в пять раз реже обрывков чешуи. Но трижды в полных желудках кости составляли 30, 50 и 100% их объема. Все вместе взятое заставляет нас предположить, что *P. acanthonotus* питалась трупамии рыбы. Если учесть, что материалы по данному виду собраны в районе активного промысла рыбы, можно предположить, что наличие обрывков чешуи и раздробленных костей рыб, наряду с отсутствием их мягких тканей, — артефакт. Хотя он и свидетельствует о потенциальной способности данного вида к некрофагии. Это подтверждается и находками обрывков хитина. С увеличением размеров тела частота встречаемости остатков рыбы уменьшается в два раза, образуя «ножницы» с детритом. Последний словно сменяет ее в питании креветки.

Эуфаузииды в желудках попадают в разном состоянии. Один раз это была целенькая, неповрежденная особь длиной 8-10 мм, что заставило нас предположить наличие тралового питания. Но значительно чаще нам попадались как обрывки их тел, так и одни лишь мандибулы. То же относится к съеденным креветкам, среди которых преобладали остатки *Pasiphaea semispinosa*.

Это описание позволяет считать *P. acanthonotus* преимущественно детритофагом и некрофагом, а также хищником. По способу охоты, вероятнее всего, этот вид можно считать хищником-оппортунистом.

По частоте встречаемости (табл. 74) абсолютно доминирует детрит (84,0%), На втором месте, встречаясь почти в два раза реже (45,6%), находится мертвая рыба (судя по частоте встречаемости обрывков чешуи и обломков костей рыбы как индикатора некрофагии). Эуфаузииды встречаются почти в три, а креветки — в шесть с лишним раз реже (соответственно 30,4 и 12,8%). Все остальные объекты питания можно считать случайными, так как они встречаются с частотой меньше 5%, хотя, например, встретившийся единственный раз (частота встречаемости 0,8%) рак-отшельник занимал полностью объем желудка.

Детрит доминирует и в реконструированном усредненном пищевом комке, занимая треть его объема (32,5%). На втором месте эуфаузииды (22,8%), на третьем — мертвая рыба (табл. 74) (обрывки чешуи и обломки костей вместе занимают 15,3% объема пищевого комка). И, наконец, на 4-м месте — креветки (12,5%).

Возникает противоречивый облик креветки, питающейся на дне детритом и остатками мертвой рыбы, а также, хоть и редко, крабами, гидроидами, раками-отшельниками, иглокожими и в то же время нападающей на планктонных эуфаузиид и микронектонную *Pasiphaea semispinosa*. Возможно, правда, что упомянутые пелагические ракообразные были обловлены непосредственно у дна.

Коэффициент Фроермана (2,41) больше, чем у нападающего хищника, но меньше, чем у хищника-собирателя. Можно отнести, по-видимому, *P. acanthonotus* к хищникам-бентофагам, способным к детрито- и некрофагии, а также к нападению на макропланктонных и микронектонных жертв. По способу питания этот вид относится к хищникам-оппортунистам.

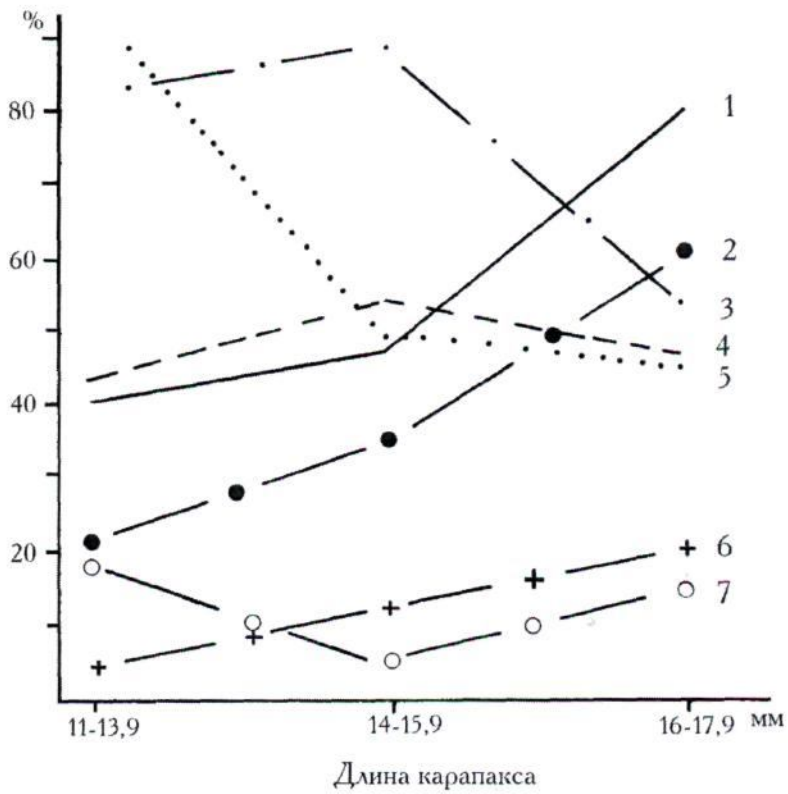


Рис. 34. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Plesionika acanthonotus* (частота встречаемости).

1 — детрит; 2 — фораминиферы; 3 — рыба; 4 — эуфаузида; 5 — песчинки; 6 — щетинкочелюстные; 7 — креветки

Fig. 34. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Plesionika acanthonotus* Frequency of occurrence. 1 - detritus; 2 - foraminifers; 3 - teleost fish es; 4 - euphausiids; 5 - grains of sand; 6 - chaetognaths; 7 - shrimps

Состав пищи у креветки *Plesionika acanthonotus* Food composition in shrimp *Plesionika acanthonotus*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Детрит	84,0	32,5	21,9
Обрывки чешуи	45,6	9,7	3,1
Эуфаузииды	30,4	22,8	18,7
Фораминиферы	26,4	—	—
Креветки	12,8	12,5	6,2
Кости рыб	9,6	5,6	3,1
Обрывки хитина	4,8	—	—
Щетинкочелюстные «Фекалии»	4,8	—	—
	4,0	—	—
Гастроподы	2,4	—	—
Бивальвии	2,4	—	—
Амфиподы	2,4	1,9	—
Иглокожие	2,4	—	—
Полихеты	1,6	—	—
Мизиды	1,6	—	—
Копеподы	0,8	—	—
Крабы	0,8	—	—
Гидроиды	0,8	1,6	—
Раки-отшельники	0,8	3,1	—
Радиолярии	0,8	—	—
Тинтиноидея	0,8	—	—
Сифонофоры	0,8	—	—
Обломки	0,8	—	—
Песок	85,6	10,3	—
Всего желудков	125	32	32
Коэффициент Фроермана	2,41		
Частота доминирования			53,0
Число доминант			5

***Plesionika ensis* (A. Milne-Edwards 1881)**

Plesionika ensis встречается в тропической и субтропической зоне трех океанов. В Атлантике на западе обитает у Флориды, в Мексиканском заливе, у Антильских о-вов, у Бразилии (от 20°49' с.ш. до 9°05' с.ш.), а на востоке — от Касабланки и Канарских о-вов до Анголы (11°56' ю.ш.). В Индо-Вестпацифике известен из Андаманского и Аравийского морей, Гавайских о-вов и Индонезии, а также на подводном хребте Сала-и-Гомес. В Индо-Вестпацифике на глубинах — 101-1251 м, в Атлантике — 270-732 м, а на подводном хребте Сала-и-Гомес — 380-1080 м (De Man, 1920; Holthuis, 1951; Crosnier, Forest, 1973; Santaella, Bravo de Laguna, 1975; Буруковский, 1981б, 1990).

Питание этого вида ранее не изучалось. В нашем распоряжении был 31 желудок с пищей (табл. 75), 18 из которых были полными, из двух проб креветок, взятых в районах Марокко (СРТМ-8802, 18.06.1978 г., глубина 460 м; координаты отсутствуют) и в Восточной Атлантики (НИС «Гижига», 25.10.1979 г., координаты и глубины неизвестны). Кроме этого, мы имели возможность исследовать еще 30 желудков, из которых 24 содержали пищу, а 3 были полными, собранных в рейсе НИС «Профессор Штокман» на подводных возвышенностях Наска и Сала-и-Гомес (28.04.1987 г., 25°4Г ю.ш., 86°35'9" з.д., глубина 380 м).

Детрит представляет собой черную или серую массу, в капле воды распадающуюся на хлопья. В одном желудке из Юго-Восточной Атлантики мы обнаружили смесь черного и серого детрита, хорошо различающихся между собой.

Среди прочих пищевых объектов выделяются эуфаузииды, часто съеденные почти целиком, что позволило среди них определить до вида *Euphausia krohni*, *Meganicthiphanes norvegica* и *Nyctiphanes couchii*. Размеры тела эуфаузиид 15-20 мм, что составляет около 20% длины тела креветки. В одном из желудков были обнаружены остатки ювенильной креветки из семейства Stangonidae с длиной мандибулы 1 мм. Остатки рыб, как правило, представлены косточками и остатками мягких тканей. Это, видимо, молодь с диаметром хрусталиков глаз около 1 мм и длиной тела позвонка 0,7 мм. Один раз удалось реконструировать по остаткам примерную длину съеденной рыбы (примерно 20-25 мм, или около 25%

Таблица 75

Состав пищи у креветки *Plesionika ensis* Food composition in shrimp *Plesionika ensis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования, %
Детрит	54,8	25,3	16,7
Фораминиферы	54,8	2,0	—
Эуфаузииды	41,9	32,7	27,8
Рыба	41,9	25,3	16,7
Щетинки сагитт	19,3	—	—
Кальмары	6,4	0,7	—
Креветки Крылоногие	6,4	5,6	5,5
моллюски	3,2	0,7	—
Остракоды	3,2	—	—
Икра	3,2	—	—
Мизиды	3,2	—	—
Неопределенные остатки	9,7	0,7	—
"Фекалии"	19,3	5,3	—
Песок	35,5	0,7	—
Всего желудков	31	18	—
Коэффициент Фроермана	2,68	—	—

длины тела съевшей ее креветки). Но одновременно встречалась чешуя рыб (2,5-3,5 мм), как правило, обтрепанная или ее обрывки. Попадались характерные радулярные зубы крылоногого моллюска *Carinaria* и не менее характерный хрусталик кальмара диаметра ≈ 1 мм, а также крючок со щупальца эноплетевидного кальмара. Вырисовывается противоречивый трофический облик данного вида. Он сочетает в себе черты хищника (полные желудки, забитые остатками свежесъеденной креветки, зуфаузииды, рыбы, как правило, единственный экземпляр) и детритофага и некрофага, в желудке которого содержатся явные остатки мертвых животных и детрит. Вероятно, *P. ensis* — хищник-оппортунист. Может охотиться как на дне, так и у дна, о чем говорят остатки зуфаузиид и крылоногого моллюска.

Суммарный состав пищи приведен в табл. 75. Частота встречаемости характеризуется выровненностью четырех главных объектов питания — детрита, фораминифер, зуфаузиид и рыбы, попадающихся в каждом втором желудке. Но основу питания, конечно, составляют детрит, зуфаузииды и рыба, в значительно меньшей степени — креветка (вместе — почти 90% объема виртуального пищевого комка). Но состав пищевых комков у этого вида в разных районах сбора материалов, столь удаленных друг от друга, довольно сильно различается. У берегов Марокко его основу составляют зуфаузииды и рыба. В каждом втором желудке обнаруживаются фораминиферы, иногда сотнями экземпляров. Детрит встречается часто, но составляет ничтожную часть пищевого комка.

У креветок из Юго-Восточной Атлантики основу пищевого комка составляет детрит, часто встречаются щетинки сагитт. В каждом желудке попадают оральные образования (0,1x0,4 мм), напоминающие фекалии, подобные тем, что мы обнаруживали в желудках креветки *Parapandalus narval* (см. ниже). Фораминиферы не были встречены ни разу.

У креветок, собранных на подводном хребте Сала-и-Гомес в 21 желудке были лишь следы пищи. В трех полных желудках преобладали креветки, рыба, детрит, копепода и остатки полуразложившихся ракообразных. В полупустых желудках чаще всего (в 19 из 21, то есть в 90%) встречались фораминиферы, затем детрит и осколки раковин (соответственно в 8 и 5 желудках). Все остальные объекты питания (полихеты, щетинкочелюстные, копеподы, зуфаузииды) встречались не более чем по 1-2 раза.

***Plesionika holthuisi* Crosnier, Forest, 1968**

Plesionika holthuisi — амфиатлантический вид. В Западной Атлантике известен из Мексиканского залива (Requegnat, 1970). В Восточной Атлантике найден у берегов Сенегала, Экваториальной Гвинеи, Конго-Браззавиль, Кабинды и Анголы (08°35' ю.ш., 12°5Г в.д.). Обитает на глубинах от 480 до 800-900 м (Holthuis, 1951, 1952; Requegnat, 1970; Crosnier, Forest, 1973).

P. holthuisi — довольно редкий вид. Наши материалы были собраны в водах Анголы в рейсе СРТМ-1257 «Лангуст» (24.05.1973 г., 18.40-22.00, 06°44' ю.ш., 11°38' в.д., на глубинах 510-540 м). В нашем распоряжении было 10 желудков с пищей, один из которых был полным. Из исследованных креветок были измерены лишь 2 особи (самка длиной 93 мм с гонадами в IV стадии зрелости, без яиц на плеоподах и самец длиной 49 мм).

В полном желудке мы обнаружили бесформенные хлопья коричневого цвета вперемешку со щетинками ракообразных, перемолотыми в мелкую кашу рыбьей чешуей и костями с четкими следами мацерации. Кроме этого, там же мы нашли обрывки конечностей амфипод и несколько раковинок диатомей.

Еще в одном желудке, заполненном более чем на половину его объема, мы обнаружили мелко раздробленные остатки креветки из рода *Plesionika* (*carinata?*), небольшое количество детрита, щетинки щетинкочелюстных и опять-таки обрывки чешуи. В остальных желудках находилось примерно то же самое, с добавлением в одном желудке щетинок эр-

рантных полихет и большого количества мелких песчинок (0,05 мм), а в другом — хрусталиков глаз рыбы (диаметром 2 мм), обрывков хитина и обломков мандибулы креветки. Это позволяет предположить, что *P. holthuisi*, по крайней мере, детритофаг и некрофаг.

***Parapandalus longicauda* (Rathbun 1901)**

Parapandalus longicauda — амфиатлантический вид. В Западной Атлантике он встречается у Багамских о-вов, в Мексиканском заливе и Карибском море до Суринама. В Восточной Атлантике обитает от Южного Сенегала до Анголы. Известен на глубинах 55-500 м (Chan, Crosnier, 1991).

Наши материалы собраны в рейсах НИС «Эврика» и «Белогорск» в трех районах западноафриканских вод: в Гвинее-Бисау (04.06.1983 г., 11°31'с.ш., 17°15' з.д., на глубинах 100 м, 30 экземпляров длиной 56-75 и с модой 62 мм), Сьерра-Леоне (10.02.1981г., 08°45'с.ш., 14°35' з.д., на глубинах 89-93 м, 107 экземпляров длиной 42-72 и с модой 57 мм) и, наконец, в водах Экваториальной Гвинеи (11.11.1972 г., 01°40'с.ш., 09°33' в.д., на глубинах 40-49 м, 23 экземпляра длиной 40-69 и с модой 65 мм).

В западноафриканских водах глубины обитания этого вида и его частота встречаемости варьируют. В районе от 11° до 7° с. ш. *P. longicauda* обитает на глубинах от 40 до 150 м, в основном 75-80 м, у Либерии опускается ниже 200 м. И, напротив, в водах Бенина встречается лишь на глубинах 60-84 м.

Частота встречаемости вида достигает максимума в районе между 12° и 7° с. ш. Здесь *P. longicauda* в диапазоне своих глубин обитания попадает в каждом 2-3-м лове. Южнее его роль в таксоценозах креветок снова уменьшается.

P. longicauda имеет типичный «пандалоидный» облик: стройное тело, умеренно развитые плавательные ноги (плеоподы), хорошо развитые 3-5 пар ходильных ног (перепод), обеспечивающих креветке передвижение по субстрату, мощный саблевидный рострум, типичный для эпибентосных креветок (Буруковский, 1972). Принадлежность к этой жизненной форме подтверждается также тем, что, например, в водах Сьерра-Леоне *P. longicauda* был встречен в питании такой донной рыбы, как *Brotula barbata* (Brotulidae).

В каждом из районов исследования размеры креветок варьируют, но в пробах преобладают особи с длиной тела 57-67 мм, что позволяет сравнивать спектры питания креветок каждого района между собой, не опасаясь заметного воздействия онтогенетической изменчивости питания. Описание состава пищи мы начнем с южного района (табл. 76).

Экваториальная Гвинея

В пищевом комке наиболее характерен детрит. Это рыхлая, серая, слегка слоистая каша без какой-либо видимой структуры, или как бы спрессованная коричневая масса с мельчайшими обрывками различных остатков животного происхождения. Она составляет от 40 до 90% объема пищевого комка, превращаясь в капле воды в серовато-коричневые хлопья. В массе детрита заключены остальные пищевые объекты. Остатки рыб представлены хрусталиками глаз (до девяти экземпляров диаметром 0,1-0,2 мм, лишь однажды 1 мм, то есть остатки пяти экземпляров), чешуей или ее обрывками, очень мелкими косточками. Ракообразные — преимущественно мелкими амфиподами или конечностями рачков покрупнее (клешни амфипод длиной 4-5 мм; клешненосная нога краба *Lambrus massena* длиной 5 мм, то есть явно ювенильного; панцирь неопределенного краба длиной 3,5 мм), раковинами ювенильных брюхоногих (например, *Prunum* sp. 0,6-1 мм высотой, *Cerithium* sp. — 0,7 мм). Часто эти остатки словно «обтрепаны», что наводит на мысль об их принадлежности уже мертвым животным. Это подтверждается курьезным фактом находки в желудках *P. longicauda* остатков насекомых: каких-то перепончатокрылых,

похожих на наездника, с длиной тела 5 мм и размахом крыльев около 15 мм. Вероятно, время сбора материалов совпало с периодом их массового ветрового выноса, и трупы, достигнув дна на глубине 40 м, пополнили рацион креветки.

В спектре питания на первом месте находится детрит (табл. 76), встречающийся в каждом желудке и составляющий более половины объема пищевого комка. На втором месте — остатки рыб, но их значение в объеме пищевого комка примерно в 5 раз меньше. Далее следуют щетинкочелюстные (истинное значение которых в пище креветки неясно, так как мы ни разу не находили их тел), насекомые (более 10% объема пищевого комка) и, наконец, мелкие крабы. Остатки мертвых животных в сумме составляют более 30% объема пищевого комка. Следовательно, доминирующей пищей *P. longicauda* служит детрит, а дополнительной — трупы мелких рыб, ракообразных и других доступных для этой креветки животных. Более мелкие рачки — амфиподы, зуфаузииды, возможно, поедаются креветкой живьем, будучи случайными объектами питания.

Следовательно, *P. longicauda* можно считать в этом районе детритофагом и некрофагом.

Сьерра-Леоне

Детрит встречается лишь в каждом третьем желудке (табл. 76). Как правило, желудок или полупустой, или он содержит значительное количество полуразложившихся остатков, но не превышающих 50% объема пищевого комка. Почти в каждом желудке присутствуют песок и своеобразные овальные тельца размером 0,2-0,3 мм, напоминающие фекальные комочки, но чрезвычайно плотной консистенции. Они как бы создают общий фон пищевого комка. Спектр питания в два с лишним раза шире, чем в предыдущем районе. Складывается впечатление, что в желудках находится практически все (табл. 76), что может попасться на дне и у дна. Регулярно встречаются целые изоподы (до 4-6 экземпляров размером 1,5-5,0 мм), по несколько экземпляров амфипод (1-2 мм), реже танаидацеа (4-7 мм), обрывки полихет длиной 15-20 мм, крупные куски постларвальных особей рака-богомолы длиной до 20 мм (30% длины тела креветки) из семейства Eurisquillidae (Manning, 1977), крупные куски их личинок. Некоторые желудки до половины их объема заполнены личинками десятиногих раков, молодью зуфаузиид (десятками экземпляров). Нередки мегалопы крабов, радулярные зубы пелагических брюхоногих моллюсков, гетеропод, эмбриональные раковины брюхоногих (до 1 мм) и двустворчатых моллюсков (0,5 мм), а осколки их раковин попадают в каждом 3-м желудке. В каждом 2-м желудке присутствуют нектофоры эвдоксий сифонофор *Chelophyes* sp. размером до 10 мм. Рыба представлена чешуей (до 3 мм) или откровенно полуразложившимися остатками. Хрусталики глаз отсутствуют. Постоянное присутствие песка, «фекалий» и обломков раковин, находки спикул губок и игл морских ежей говорят (вопреки преобладанию пелагических объектов питания) о тесной связи креветки с грунтом. В пище доминируют нектофоры сифонофор. По частоте встречаемости они слегка уступают изоподам (56,1% — изоподы, 45,8% — нектофоры), но почти в два раза превышают их по доле в объеме реконструированного пищевого комка (соответственно 15,7 и 28,6%).

Эта двойственность питания вообще типична для *P. longicauda* в районе Сьерра-Леоне. Среди дополнительных объектов питания анизоподам и изоподам можно противопоставить пелагических зуфаузиид и всю совокупность личинок десятиногих раков, вероятно, уже перешедших к донному образу жизни постличинок стоматопод и филлозом.

Проба на питание взята после наступления темноты (20 ч 50 мин — 21 ч 20 мин), когда планктонные организмы поднимаются к поверхности, поэтому можно полагать, что такие планктеры, как филлозомы и сифонофоры, попадают в желудок *P. longicauda* в мертвом состоянии. Это тем более вероятно, что у данного вида отсутствуют специальные ловчие органы и он тесно связан с субстратом.

Видимо, в Сьерра-Леоне *P. longicauda* ведет себя, как донный хищник (собиратель и пасущийся), способный, тем не менее, к некрофагии.

Гвинея-Бисау

Детрит присутствует почти в каждом желудке (частота встречаемости 83,3%), составляя около половины объема реконструированного пищевого комка (табл. 76). В некоторых случаях роль детрита невольно занижена, так как чрезвычайно трудно отделить оформленные остатки различных животных от буквально обволакивающего их осадка. Складывается впечатление, что в этом районе креветки большую часть пищи добывали, роясь в поверхностном слое осадка, обогащенного органикой. Действительно, сходное значение по частоте встречаемости в желудках *P. longicauda* этого района имеют обрывки копепода, личинки десятиногих раков, ювенильная особь пелагической креветки *Pasiphaea semispinosa* и другие не поддающиеся определению мелкие ракообразные, буквально вываленные в осадке (80,0%). Они же занимают второе место в объеме реконструированного пищевого комка (24,3%). Вместе с детритом это почти 70% его объема. Налицо также некоторое количество полуразложившихся остатков (слизистые массы с кусками хитина и обтертыми, как бы окатанными краями и т. п.), а также постоянно встречающейся чешуи рыб (частота встречаемости — 63,3%), порванной и как бы потертой.

Это позволяет предположить, что основу питания *P. longicauda* в данном районе составляют детрит и трупы различных животных. Отдельные находки полихет, гастропод из семейства Naticidae (размером около 1 мм) и танаидацей не изменяют общего впечатления. Следовательно, здесь *P. longicauda* — в первую очередь, детритофаг и некрофаг.

При сравнении состава пищи у *P. longicauda* из разных районов может сложиться впечатление, что мы имеем дело, чуть ли не с разными видами креветок. Диапазон типов питания у этого вида захватывает всю гамму: от детритофагии к некрофагии и до нападающего хищника.

Кроме географической изменчивости состава пищи и способов ее добывания (от района к району) налицо тенденция их изменения с глубиной: переход от детритофагии на малых к некрофагии на промежуточных и к хищничеству на больших глубинах. Учитывая, что с глубиной происходит увеличение размеров креветки, эти изменения, видимо, должны быть связаны с возрастной изменчивостью питания (рис. 35), но у крупных особей доля детрита в пище не уменьшается (см. выше). Вероятно, поэтому уменьшение доли детрита и мертвых животных и возрастание роли хищничества на больших глубинах связано с условиями питания креветок.

С глубиной в желудках креветок в 5 раз возрастает частота встречаемости фораминифер. Это не связано с изменением встречаемости песка (табл. 76), и, следовательно, фораминиферы не случайно потребляются креветкой. С другой стороны, изменения частоты встречаемости песка обратны изменению роли детрита в пище креветок. Возможно, это связано с типом грунта. В экваториальном районе (табл. 76) на глубинах 40 м расположено илистое пятно. В районе 8°45' с. ш. как раз на глубинах около 100 м тянется полоса песчаных грунтов. Для района 11°31' с.ш. характерно очень сильное развитие илов терригенного происхождения (Буруковский, 1989).

С увеличением размеров наблюдается переход от питания преимущественно донными ракообразными (амфиподами, изоподами, крабами и т.п.) через некрофагию к активному хищничеству, что происходит на фоне постоянного присутствия в пище детрита, частота встречаемости и доля в объеме пищевого комка которого с возрастом меняются незначительно. Правда, заметно, что крупные особи питаются детритом реже, но в несколько большем количестве. В целом онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка выражена плохо, что объясняется географической изменчивостью

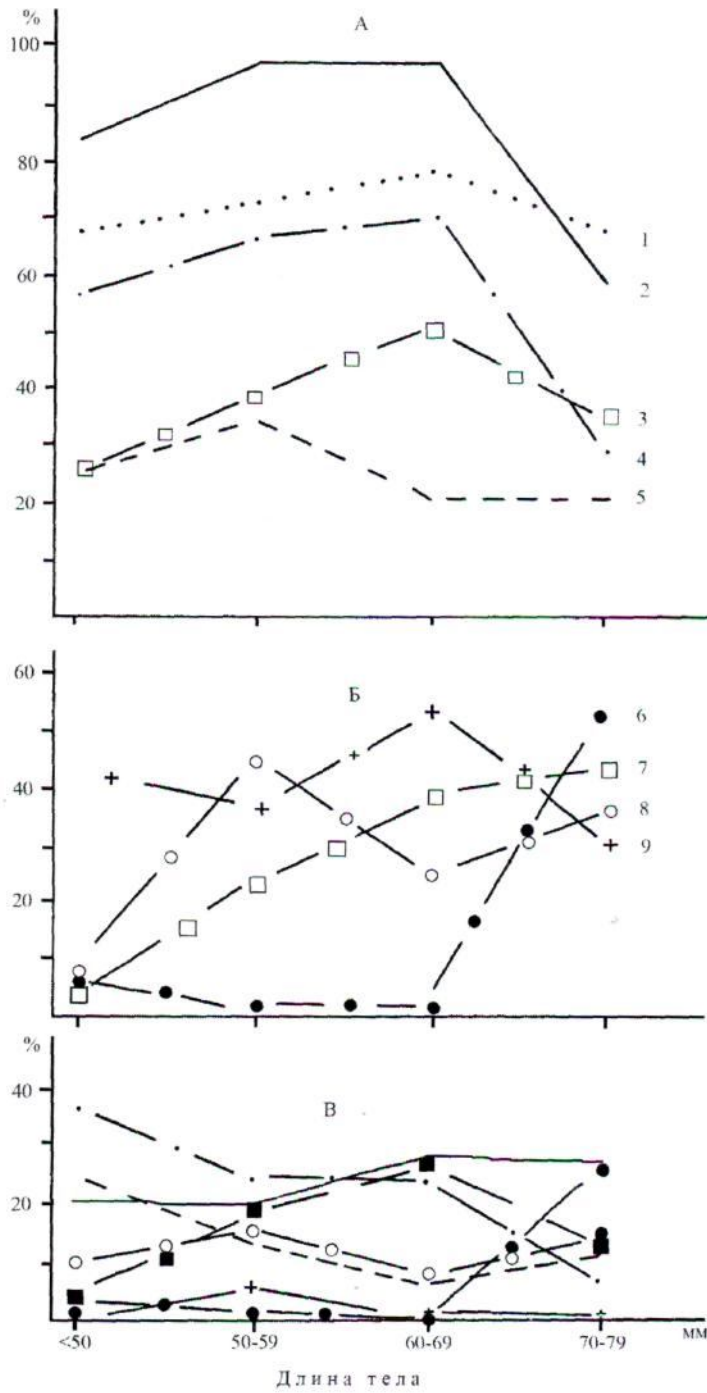


Рис. 35. Онтогенетическая изменчивость питания креветки *Parapandalus narual*. А и Б — частота встречаемости различных объектов питания. В — изменение состава виртуального пищевого комка: 1 — песчинки; 2 — детрит; 3 — остатки мертвых организмов; 4 — донные ракообразные (без креветок); 5 — зуфаузииды; 6 — креветки; 7 — фораминиферы; 8 — эвдоксии сифонофор; 9 — щетинкочелюстные

Fig. 35. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Parapandalus narual*. A and Б - frequency of occurrence. В - share in the volume of virtual food lump. 1 - grains of sand; 2 - detritus; 3 remains of dead animals; 4 — bottom crustaceans (without shrimps); 5 - euphausiids; 6 - shrimps; 7 - foraminifers; 8 - eudoxids of siphonophores; 9 - chaetognathes

питания. В результате на рисунке наблюдается наложение нескольких объектов питания, маскирующих изменения их доли в пищевом комке.

Такая характеристика питания, вероятно, очень типична для *P. longicauda*, который, в зависимости от возраста, типа грунта и доступности того или иного объекта питания, может переходить от детритофагии с некрофагией и поеданием мелких живых ракообразных к преимущественно некрофагии, а затем и к хищничеству. Значение в пище детрита зависит не только от размеров креветки, но и в какой-то степени от типа грунта в каждом данном районе. Объектами питания креветки в первую очередь становятся донные ракообразные, а также трупы животных, попадающих на дно в периоды их массовой гибели. Следовательно, это типичный санитар-мусорщик, а по способу добывания пищи — хищник-оппортунист.

P. longicauda относится к большой группе эпибентосных креветок из семейства Rapadidae. Они выделяются относительно тесной связью с грунтом (особенно во взрослом состоянии), очень сходными мандибулами с жевательным и режущим отростками, хотя и претерпевшими некоторую редукцию, но достаточно развитыми для сохранения мультифункциональности мандибул (Буруковский, 1986а). Поэтому не случайно, что они оказались объединены и тем, что, наряду с достаточно подвижными животными, все без исключения используют в пищу детрит и трупы животных как один из главных или дополнительных объектов питания (Буруковский, 1985). Они обитают в основном на кромке шельфа, служащей своеобразным экотонном между сообществами шельфа и материкового склона, а в районах с ослабленным терригенным осадкообразованием (при условии общей низкой биомассы креветок — Буруковский, 1987) доминируют по биомассе среди креветок шельфа, как бы «вытесняя» к сублиторали зарывающихся креветок (хищников-собирателей).

Обитание в таком биотопе (или биотопах со сходными характеристиками), имеющем огромное распространение в Мировом океане, и привело к появлению обширнейшей группы креветок из родов *Parapandalus* и *Plesionika*, которые способны заполнить любую брешь в донных сообществах, переключаясь по необходимости из детритной в пастбищную трофическую цепь и обратно.

***Parapandalus narval* (Fabricius 1787)**

Parapandalus narval — широко распространенный вид. Он обычен в Средиземном и Адриатическом морях. В Атлантическом океане этот вид известен у Азорских и Канарских о-вов, о-ва Мадейры, на банке Метеор, а также у о-ва Св. Елены. Широко распространен в Индо-Вестпацифике: в Красном море и в Индийском океане (у о-вов Мадагаскар, Реюньон, Сейшелл), в западной части Тихого океана (Япония, Тайвань, Филиппины, Индонезия, Новая Каледония, о-в Таити). Вид ловится обычно на глубинах от 50 до 300 м, но в Красном море — от 512 до 910 м (Balss, 1925; Holthuis, 1949, 1951; Crosnier, Forest, 1973; Crosnier, 1976; Chan, Crosnier, 1991; Буруковский, 1980; Буруковский, Роменский, 1995).

К сказанному выше можно добавить, что в западноафриканских водах частота встречаемости вида и плотность его поселений увеличиваются с севера на юг. У Марокко этот вид предпочитает глубины 200-300 м, у Мавритании — 51-200 м (в основном 130-200 м).

Картес с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова почему-то отнесли этот вид к потребителям немигрирующего макропланктона.

Наши материалы собраны в рейсах СРТМ-8004 и РТМ «Белогорск» в водах Марокко (01.06.1978 г., 29°51'с.ш., 10°11' з.д., на глубинах 250-220 м, 35 экземпляров длиной 63-80 и с модой 67 мм).

В водах Марокко *P. narval* после исследования состава пищи 137 видов рыб (11407 желудков с пищей) мы находили в питании или у типично донных рыб (*Raja montagui*, *Trigla hirundo*, *T. pini*), или у ярко выраженных бентофагов (*Mullus barbatus*, *Pagellus acarne*, *Dentex polli*) (Буруковский, Патокина, 2001). Это позволяет предположить, что *P. narval* не совершает вертикальных миграций.

На первом месте в питании *P. narval* находятся креветки. Они встречаются почти в каждом желудке (частота встречаемости 74,3%), составляя 40% в объеме реконструированного пищевого комка. Это молодь *Penaeopsis serrata* (иногда 4-5 разноразмерных экземпляров), реже — *Piesionika* sp. В нескольких желудках креветки составили 100% в объеме пищевого комка, представляя собой раздробленные остатки придатков, панциря, мышц. Детрит в питании этого вида находится на 2-3-м местах (табл. 76), но встречаясь в каждом втором желудке (частота встречаемости 42,8%) и составляя у некоторых особей до 80% объема пищевого комка. Это сероватая или серовато-оливковая рыхлая масса, в которой заключены остальные пищевые компоненты. С такой же частотой встречаются и нектофоры сифонофор. Часто они как бы окутаны осадком. Размеры их колеблются от 6 до 20 мм (в одном желудке найдено 3 нектофора). Видимо, *P. narval* собирает погибших эвдоксий с субстрата, и детрит попадает к нему в желудок вместе с трупами жертв креветки. Относительно велико значение эуфаузиид, которые также достигали в нескольких случаях 100% объема пищевого комка. Напротив, резко снижено в пище количество мелких амфипод, изопод и рыбы. Дополнительными объектами питания служат нектофоры и детрит (частота встречаемости по 42,8%, а значение в объеме реконструированного пищевого комка соответственно 16,4 и 22,3%). За ними следуют эуфаузииды, которые встречаются в два раза реже, но по значению в объеме реконструированного пищевого комка приближаются к нектофорам сифонофор.

Следовательно, в районе Марокко *P. narval* ведет себя как нападающий хищник, сочетающий хищничество с некрофагией. Детрит, возможно, не служит здесь специальным объектом питания, будучи лишь попутным источником органики.

Морфология *P. narval* и *P. longicauda* чрезвычайно близка. Из-за этого их долгое время путали. В частности, и мы считали, что в западноафриканских водах от Марокко до Анголы обитает один вид — *P. narval*, и наша работа по его питанию (Буруковский, 1992) объединила материалы по двум видам. Работа Чана и Кронье (Chan, Crosnier, 1991), к сожалению, попала к нам в руки уже после выхода статьи по питанию *P. narval*. К счастью, мы словно что-то почувствовали и обсуждали питание креветок по отдельности для каждого места сбора материалов. Это позволило вычленивать состав пищи каждого из двух видов и в книге охарактеризовать оба вида по отдельности. И, резюмируя, можно предположить, что, исходя из сходства этих двух видов, *P. narval* тоже должен быть отнесен по способу его охоты к хищникам-оппортунистам.

***Parapandalus brevipes* Crosnier, Forest 1968**

Parapandalus brevipes — эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области. Встречается в Юго-Восточной Атлантике у побережий Конго-Браззавиль и Анголы между 05°00' и 11°58' ю.ш. на глубинах между 190 и 700 м (Crosnier, Forest 1973; Буруковский, 1978).

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Аргус» (08.11.1976 г., 05°29'7" ю.ш., 11°33'в.д., глубины 300-305 м). Было вскрыто 16 желудков, в 10 из которых присутствовала пища, и лишь один был полным. Размеры креветок 35-39 мм.

Единственный полный желудок содержал остатки каких-то ракообразных, таксономическую принадлежность которых установить не удалось. Это была смесь щетинок и обрывков розового цвета.

В пяти желудках найден детрит довольно плотной консистенции, с трудом распадающийся на хлопья в капле воды. В одном случае он содержал мельчайшие рыбки косточки, в двух — обрывки копеподы. Остатки копепод были найдены всего в четырех желудках — от одной до трех особей. Длина целых копепод 1,5 мм. В трех желудках встречены кости молоди рыб, судя по размерам хрусталика (0,2 мм), и в одном — остатки седентарной полихеты. Еще в одном желудке находились лишь обрывки антенны креветки. Можно полагать, что они были захвачены в трале.

Для заключения материала мало, но можно предположить, что *P. brevipes* детрито- и некрофаг, питающийся преимущественно на дне.

Был встречен в водах Анголы в питании *Merluccius polli* (Merlucciidae).

***Pandalopsis ampla* Bate 1888**

Pandalopsis ampla обитает в Восточной Пацифике от Калифорнии (Сан Диего, 32°28'с.ш.) до Огненной Земли и в Юго-Западной Атлантике (у берегов Аргентины и Уругвая между 44 и 55°ю.ш., на глубинах 480-2200 м (Hendrickx, Wicksten, 1989)).

Наши материалы собраны в рейсе НИС «Патриот» в аргентинских водах (07.05.1983 г., 46°04'2" ю.ш., 60°02'в.д., глубины неизвестны). В нашем распоряжении было 7 желудков, в одном из которых находился только песок, в пяти была пища, а два из них оказались полными. Размеры креветок (общая длина) 87-109 мм. Все самки, которых было 3, имели нерестовые гонады. В их желудках находились следы пищи. Полные желудки принадлежали самцам.

В обоих полных желудках 90% их объема составляли амфиподы. В одном 10% объема занимали песчинки, а также остракода, скелетные пластинки иглокожих и мелкие фораминиферы. Во втором оставшиеся 10% объема были заняты иглокожими. Песчинки тоже присутствовали.

В полупустых желудках обязательно имелись песчинки, а вместе с ними детрит и иглокожие (в двух желудках), и по одному разу попались остатки гидроидного полипа и кости рыбы.

На столь малом материале можно заключить лишь, что *P. ampla* — хищник-бентофаг.

***Stylopandalus richardi* (Coutiere, 1905)**

Stylopandalus richardi обитает в Атлантическом океане к югу от 48°02' с.ш., у Бермудских, Азорских, Канарских о-вов, Мадейры, в Адриатическом и Средиземном морях, в Мексиканском заливе, у берегов Западной Африки от 01°55' ю.ш. до 16°05' ю.ш.; в Индийском океане — от юго-западных пределов Австралии, в водах Малайского архипелага, Тасмановом море до 31°49' ю.ш. В Тихом океане между Гавайскими о-вами и Аляской от глубин в несколько метров до 3600 м (Bals, 1925; Kemp, 1925; Chase, 1940; 1985; Hayashi, Miyake, 1969; Paquegnat, 1970; Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1982а) По нашим данным, южная граница распространения этого вида в Восточной Атлантике — 23° 12 ю.ш (Буруковский, 1992в).

В районе Бермудских о-вов наиболее обычен на глубине около 900 м (Chase, 1940); у Канарских о-вов днем на глубине 650 м (Foxton, 1970). Совершает вертикальные миграции, поднимаясь ночью к поверхности, а днем опускаясь в среднем до 500 м (Crosnier, Forest, 1973). По Омори (Omori, 1974) — ниже-мезопелагический вид (то есть ночью 100-300 м, днем — 500-700 м). По нашим данным в водах Намибии *S. richardi* в ночное время встречается над глубинами 1450-3600 м на горизонтах между 50-200 м (Буруковский, 1992в).

Размеры креветок (ОД) колебались от 22 до 36 мм, у самцов от 22 до 37 мм, а у самок — от 29 до 38 мм. Из 14 исследованных самок две с размерами 29 и 34 мм имели зрелые гонады, но не несли яиц на плеоподах, 6 особей (35 -38 мм) несли на плеоподах

только что отложенные яйца, а одна имела зрелые гонады и на плеоподах — яйца с эмбрионами, готовыми к выклеву. Следовательно, большая часть самок или только что отнерестились, или готовы к нересту. Абсолютная индивидуальная плодовитость колебалась от 211 до 250 ооцитов у особей 29-38 мм. Реализованная плодовитость составляет 73-308 яиц. У самки с длиной 38 мм в гонаде имелось 250 ооцитов, а на плеоподах — 73 яйца, готовых к вылуплению. Размеры яиц 0,5-0,6x0,7-1,0 мм.

Питание *S. richardi* исследовано по материалам, собранным в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» в зоне Северо-Атлантической субтропической конвергенции (33 желудка). Пища была обнаружена в 19 из них, и лишь 5 были полными.

По форме остатков в желудках *S. richardi* производит двойственное впечатление. Обрывки эуфаузиид, щетинки щетинкочелюстных, целые и разрушенные копеподы, кости и куски мягких тканей рыб, целые остракоды (*Conchaecia* sp.) и крылоногие моллюски (*Limacina* sp.) позволяют утверждать, что *S. richardi* можно отнести к достаточно активным хищникам.

Таблица 77

Состав пищи у креветки *S. richardi*
Food composition in shrimp *S. richardi*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %
Радиолярии	26,3	12,0
Рыба	21,0	20,0
Копеподы	21,0	20,0
Эуфаузииды	15,8	20,0
Фораминиферы	15,8	—
Зеленоватая масса	10,5	20,0
Кишечнополостные	10,5	—
Фитопланктон	10,5	—
Неопределенные ракообразные	10,5	—
Икра	10,5	—
Тинтиноидея	6,3	—
Щетинкочелюстные	5,3	—
Инфузории	5,3	—
Остракоды	5,3	6,0
Крылоногие моллюски	5,3	2,0
Всего желудков	19	5
Коэффициент Фроермана	1,80	

Однако встречаются желудки, заполненные целиком или частично бесструктурной зеленоватой массой. По мнению Фокстона и Рое (Foxton, Roe, 1974), она представляет собой продукты разрушения в желудке фораминифер. В этой массе встречаются отдельные клетки диатомей, тинтиноидеи, фораминиферы (глобигерины).

Это впечатление подкрепляется тем, что по частоте встречаемости в пище доминируют радиолярии (табл. 77).

Можно констатировать, что *S. richardi* — планктофаг, сочетающий в себе черты нападающего хищника (по отношению к рыбе, копеподам, эуфаузидам) и хищника-собираателя или, скорее, пасущегося хищника (по отношению к простейшим и прочим подобным объектам питания). Это подчеркивается и коэффициентом Фроермана, равным 1,8, который ближе к тому, что характерно, скорее, для нападающих хищников.

***Chlorotocus crassicornis* (Costa 1871)**

Chlorotocus crassicornis встречается в Средиземном и Адриатическом морях, а также в Восточной Атлантике от юга Испании до Конго. Кроме того, известен из Южной и Восточной Африки, Андаманского моря, Южно- и Восточно-Китайских морей и Австралии. Обитает на глубинах 75-450 м (Maurin, 1961, 1963; Lagardere, 1971; Holthuis, 1952; Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1980).

Донный вид (Crosnier, Forest, 1973), но имеется информация о находке одного экземпляра *Ch. crassicornis* в улове пелагической сетью на горизонте 100 м в водах Юго-Восточной Атлантики (Kensley, 2006). К сожалению, глубина места не указана. Питание *Ch. crassicornis* изучалось в районе Марокко Лагардером (Lagardere, 1972, 1977). Им было исследовано 29 желудков, в которых чаще всего встречались эуфаузииды (72,3%), фораминиферы (27,5%) и рыба (20,6%).

Картез с соавт. (Cartes et all., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова почему-то отнесли его к потребителям инфавуны, одновременно указывая на наличие в его пище моллюсков и эуфаузиид.

В нашем распоряжении имелось 50 желудков *Ch. crassicornis*, собранных в водах Марокко (рейсы СРТМ-8002 «Вяндра», 17.06-04.07.1978 г. и НИС «Белогорск», 21-23.05.1978 г, 34°22'-35°11' с.ш., 06°34'-06°48' з.д., глубины 100-300 м). Длина креветок 30-61 мм. Самцы мельче самок (32-54 мм). Большинство самок имели гонады во II-III стадиях зрелости.

Наиболее бросающийся в глаза компонент питания *Ch. crassicornis* — эуфаузииды (табл.78). Состояние их сильно варьировало. Среди них имелись и только что съеденные особи, разорванные на части так, что можно лишь предполагать об их принадлежности к роду *Euphausia*. Наблюдались и все переходы в степени их перевариваемости вплоть до того, что в желудках находились лишь характерные, легко узнаваемые жевательные площадки мандибул. Реконструированные размеры эуфаузиид от 15-18 до 20-30 мм (30-60% длины тела креветки). В желудках, как правило, имелась одна недавно съеденная особь и мандибулы еще нескольких, оставшихся, вероятно, от предыдущих актов питания. Максимальное количество недавно съеденных рачков — 4 экз. А количество мандибул достигало 10-18, то есть это остатки, как минимум, 5-9 эуфаузиид, съеденных ранее. Это позволяет нам быть уверенными, что *Ch. crassicornis* действительно питается эуфаузидами, а не нападает на них в трале, следовательно, мы можем отнести его к нападающим хищникам.

Еще одним заметным компонентом пищевых комков оказались головоногие, точнее кальмар *Alloteuthis (subulatal)* (Loliginidae), обрывки щупалец которого попадались в желудках. Их длина достигала 10-20 мм. В одном случае удалось по длине булавки щупальца восстановить длину мантии кальмара, которому оно принадлежало. Она должна была быть равна 30 мм, то есть весь кальмар, с головой, оказывался практически равен длине креветки (46 мм). Это заставляет предположить, что остатки кальмаров в желудках *Ch. crassicornis* — результат тралового питания, артефакт. Предположение тем более вероятно, что в желудках ни разу не было найдено полупереваренных остатков кальмара.

В желудках также присутствовали (далеко не в каждом) мельчайшие обломочки, бесструктурная масса, очень мелкие бесформенные обрывки, неорганический осадок, включающий в себя обрывки чешуи и раздробленные кости рыб. Мы посчитали, что это детрит, хотя он и не очень похож на то, что мы наблюдали у других детритоядных

креветок. Наряду с этим, встречались желудки, заполненные обрывками, в которых удалось узнать скелетные элементы каких-то ракообразных. Они также были смешаны с осадком, обтрепаны, мацерированы. Вероятнее всего, они принадлежали трупам каких-то рачков. Вместе с ними и по отдельности встречались донные фораминиферы. Как правило, они попадались поодиночке, но несколько раз в желудке было обнаружено по 50-60 фораминифер. Вероятно, они тоже служат объектом питания.

Таблица 78

**Состав пищи у креветки *Chlorotocus crassicornis*
Food composition in shrimp *Chlorotocus crassicornis***

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Эуфаузииды	70,0	73,0	80,0
Детрит	28,0	3,0	—
Фораминиферы	24,0	0,5	—
Кальмары	18,0	17,5	15,0
Кости рыб	12,0	—	—
Обрывки чешуи	10,0	1,5	—
Креветки	10,0	0,5	—
Мизиды	6,0	0,5	—
Щетинкочелюстные	4,0	—	—
Гетероподы	2,0	—	—
Гастроподы	2,0	—	—
Неопределенные остатки	10,0	3,0	5,0
Песок	20,0	0,5	—
Всего желудков	50	20	20
Коэффициент Фроермана	1,96		
Частота доминирования			100
Число доминант			3

По частоте встречаемости (табл.78) абсолютно доминируют эуфаузииды (70% — хорошо совпадает с данными Лагардера, 1972). Прочие пищевые компоненты попадают, как минимум, в два с половиной раза реже. Этот контраст подчеркивается составом виртуального пищевого комка, 73% объема которого занято именно эуфаузиидами. Если исключить из рассмотрения кальмаров, которые, вероятнее всего, захвачены в трале, эуфаузииды останутся единственным значимым пищевым объектом. Детрит занимает лишь 3%, а остатки мертвых пищевых объектов, которые маркируются неопределенными остатками и обрывками чешуи, еще 4,5%.

Это хорошо подчеркивается высокой частотой доминирования эуфаузиид (80%). А суммарная частота доминирования равна 100%. Следовательно, во всех полных желудках обязательно имеется пищевой объект, составляющий более 60% его объема.

Коэффициент Фроермана равен 1,96, что ближе к таковому у нападающих хищников. И по отношению к эуфаузиидам так оно и есть.

Сочетание детрита и других донных остатков с эуфаузиидами, обломками мандибул пелагической креветки *Pasiphaea* sp. (*sivado?*), радулярными зубами крылоногих моллюсков (*Carinaria* sp.) создает противоречивый облик *Ch. crassicornis*: с одной стороны, он

ведет себя как макропланктофаг, нападающий хищник, с другой — как некрофаг и отчасти детритофаг (хотя, возможно, детрит лишь сопутствует полуразложившимся остаткам в желудках у *Ch. crassicornis*). Вероятно, он все же охотится не только на дне и у дна, но и может подниматься в толщу воды. Это подтверждается упомянутой выше находкой в водах Юго-Восточной Атлантики данного вида в улове пелагической сетью на горизонте 100 м (Kensley, 2006).

***Heterocarpus ensifer* A. Milne Edwards 1881**

Род *Heterocarpus* включает в себя около 30 видов, обитающих на подводных горах и материковых склонах тропических и субтропических широт всех океанов, ареалы некоторых видов заходят в южную часть бореальной зоны в Атлантике, а также в пределы нотальной зоны у тихоокеанского побережья Южной Америки и у Южной Африки (обзор — Буруковский, 1986; Crosnier, 1988). В состав рода входят довольно крупные креветки, часть из них, в том числе и *H. ensifer*, представляют некоторый интерес для промысла (Clarke, 1972, 1972a; Struhsaker, Aasted, 1974; Holthuis, 1980; Gooding, 1984; King, 1988; Saunders, Hastie, 1992). *H. ensifer*, кроме того, был найден нами в желудках таких крупных пелагических рыб, как большеглазый (*Thunnus obesus*) и желтоперый (*T. albacores*) тунцы, выловленные над абиссальными глубинами в центральных районах Гвинейского залива. В отношении последнего это подтверждает Бородулина (1981), в желудках 6 тунцов обнаружены 312 экземпляров *H. ensifer*. В водах Либерии был найден нами в желудке кальмара *Illex coindetii*. Большая часть сведений об этих креветках ограничена таксономией,

фаунистикой и предварительными промыслово-биологическими характеристиками. В частности, питание *H. ensifer* не изучено вообще.

H. ensifer встречается в Западной Атлантике от берегов Северной Каролины (34°00' с.ш., 76° 10' з.д.) до Карибского моря, у Антильских о-вов и в Мексиканском заливе. В Восточной Атлантике известен у о-ва Мадейра, берегов южной Испании, Марокко, у побережья Западной Сахары, Сенегала, Гвинеи, Либерии, Бенина, Нигерии, Камеруна и Конго. Равным образом он известен в Южной Африке, кроме того, из юго-западной части Индийского океана (Мадагаскар), а в Тихом океане, вероятно, у о-вов Кирибати и Гавайских (Crosnier, 1988).

Как и другие виды рода, *H. ensifer* — обитатель верхней части материкового склона. Встречается на глубинах 57-885, но чаще всего 400-600 м. Попадает как в донные (тралы, ловушки), так и в пелагические орудия лова. Как упоминалось выше, его находят в желудках крупных пелагических рыб, иногда над очень большими глубинами (Holthuis, 1952; Forest, 1974; Crosnier, 1976, 1988; Crosnier, Forest, 1973; Clark, 1972, 1972 a; Gooding, 1984; Struhsaker and Aasted, 1974; King, 1981, 1984, 1987, 1988; Saunders and Hastie, 1992).

Вероятнее всего, *H. ensifer* можно отнести к бенто-пелагическим видам (Буруковский, 1986).

Материал для данной работы был собран в рейсах научно-исследовательского судна Запрыбпромразведки РТМ «Белогорск» в западноафриканских водах в период с 1969 по 1970 гг. и с 1980 по 1981 гг. в районе Западной Сахары (24-22°с.ш.) и Сьерра-Леоне (8-7° с.ш.) на глубинах 80-400 м. Орудие лова — донный трал «Хек-4М» с мелкочейной вставкой в кутке.

Были исследованы 121 желудок, 46 из которых были полными.

Среди исследованных креветок было 52 самки и 36 самцов (остальные креветки до пола не были определены). Общая длина креветок 39-72 мм, длина карапакса 13-24 мм. Общая длина самцов 38-70 мм, самок — 39-72 мм. У большинства самцов длина карапакса равна 17-20 мм, самок — 13-20 мм. Среди изученных самок доминировали особи с гонадами во II стадии зрелости (50,8%).

В полных желудках *H. ensifer*, как правило, преобладают мягкие ткани различных животных. Почти не встречаются желудки, заполненные осадком или детритом целиком.

Детрит присутствует в полупустых желудках или в незначительных количествах в полных, но далеко не в каждом (см. ниже). Лишь дважды в районе Сьерра-Леоне были встречены желудки, в одном из которых детритоподобная масса, состоявшая из частиц белого и черного цвета, заполняла его полностью, а в другом желудке остатки съеденной пелагической креветки были заключены в белую детритоподобную массу. Очень редко в пищевых комках попадались обрывки хитина, чья принадлежность к какому-либо таксону ракообразных была неопределима из-за их общей разрушенности. Складывается впечатление, что *H. ensifer* — преимущественно хищник и что детритофагия и некрофагия, если и встречаются у этого вида, то в малой степени.

Ракообразные в желудках *H. ensifer* представлены в первую очередь креветками в виде обрывков плеопод, антенн, усов, абдоменов, кусков мягких тканей, иногда яйцами каридных креветок. В полупустых желудках попадались мандибулы. Это позволяет утверждать, что креветки служат естественной добычей *H. ensifer*, а не вынужденной, попавшейся в трале при выборке. Съеденные креветки относятся к семействам Sergestidae (*Sergestes* sp. и *Sergia* sp., среди которых до вида удалось определить *Sergia talismani*), в меньшей степени Pandalidae (*Plesionika* sp.), еще реже Pasiphaeidae (характерные для этого семейства яйца) и Crangonidae (обломок очень характерных мандибул).

Остатки сергестид встречаются значительно чаще и в больших количествах, чем остальные креветки. *S. talismani* — бентопелагический вид, обитающий между контактной зоной материкового склона и эпипелагиалью. Днем большинство особей держатся на глубинах до 700 м (преимущественно 200-500 м), а ночью — 30-200 м (Vereshchaka, 2000). Исходя из того, что мы знаем о батиметрическом распределении *H. ensifer*, он должен питаться креветкой *S. talismani* в дневное время. Восстановленная длина съеденных креветок равна 20-50 мм, что составляет 60-80% длины хищника. К пелагическим относятся также креветки из семейства Pasiphaeidae. Креветки из рода *Plesionika*, обитающие на этих глубинах, эпибентосные, а Crangonidae — зарывающиеся.

Из других ракообразных в пищевых комках попадались целые эуфаузииды с длиной тела 15-17 мм (примерно 25% длины тела хищника) и их фрагменты, мегалопа краба (2-3 мм), личинки ротоногих раков (*Stomatopoda*), амфиподы (Hyperiidia? — длиной 6 мм). Все они относятся к макропланктону. Единственный раз в желудке были найдены остатки равноногого рака (Isopoda), то есть донного ракообразного.

Веслоногие раки попадались редко, не целиком, а только их фрагменты. Иногда это были фрагменты, связанные с остатками рыбы. Можно предположить, что копеподы, также как диатомовые (*Nitzschia bicapitata*) и тинтиноидея, относятся к транзитным объектам питания *H. ensifer* (Нигматуллин, Топорова, 1982), попадая в их пищевой комок вместе с пищеварительными трактами съеденных жертв.

Как следует из написанного выше, подавляющее количество ракообразных, служащих жертвами для *H. ensifer*, — макропланктонные или бентопелагические животные. Донные среди них очень немногочисленны.

Рыба в желудках креветки представлена кусочками мягких тканей, чешуей, хрусталиками глаз, косточками. Наличие скелетных остатков говорит о том, что рыба попала не в трале, а действительно служит объектом питания. Диаметр хрусталиков глаз 0,15-2,5 мм. В тех случаях, когда удавалось восстановить длину рыбы, она была примерно равна 20-30 мм, или примерно 40-50% длины хищника. Те остатки съеденной рыбы, которые удалось хотя бы приблизительно идентифицировать, относились к семействам Mucrophiidae и Gonostomatidae, то есть к батипелагическим макропланктонным или микронектонным формам.

Головоногие моллюски в желудках *H. ensifer* представлены присосками, обрывками щупалец длиной 25 мм, хрусталиками глаз диаметром 1-2,5 мм. Они принадлежат кальмарам семейства Euplotheuthidae (*Abralia veranyi*). Судя по тому, что в желудках встречаются не только куски свежезаглоченных кальмаров, но и их полупереваренные остатки,

они действительно служат объектами питания, а не попадают в тралах во время их выборки. Восстановленная длина съеденных кальмаров (по рисункам из книги Несиса, 1982) близка к 50 мм или несколько больше.

Среди других моллюсков тоже преобладают пелагические формы (Heteropoda: *Carinaria* sp., реже Thecosomata: *Cavolinia* sp). Брюхоногие представлены или эмбриональными раковинами или очень мелкими обломками. То же самое и двустворчатые моллюски. Возможно, их тоже нужно отнести к транзитным объектам питания.

Следовательно, и в этой группе жертв полностью преобладают пелагические: макропланктонные или микронектонные формы.

От щетинкочелюстных (Chaetognatha) в желудках *H. ensifer*, как и у большинства других изученных видов креветок, остались лишь челюстные щетинки. Их количество может достигать сотни экземпляров. По ним невозможно определить, к каким формам — пелагическим или донным — принадлежали жертвы.

Книдарии (Cnidaria) в желудках представлены полупереваренными нектофорами сифонофор, которые у некоторых особей занимали большую часть объема пищевого комка. Это еще одно подтверждение того, что *H. ensifer* предпочитает пелагические объекты питания.

Фораминиферы, как правило, встречались единично. Среди них попадались целые и разрушенные формы. Это были *Globigerina*, то есть планктонные формы.

Но вместе с перечисленными выше объектами питания в желудках креветки попадают обломки, встречающиеся на дне: мелкие песчинки, скелетные остатки офиур.

Можно заключить, что ведущий бенто-пелагический образ жизни *H. ensifer* питается бентопелагическими, макропланктонными и микронектонными животными в толще воды и у дна, иногда на дне.

Таблица 79

Состав пищи у креветки *H. ensifer*
Food composition in shrimp *H. ensifer*

Объекты питания	Частота встречаемости %	Значение в виртуальном пищевом комке. %	Частота доминирования в пищевом комке. %
1	2	3	4
Креветки	56,0	45,0	46,8
Рыба	54,5	18,2	17,0
Детрит	33,9	5,4	2,1
Щетинкочелюстные	23,1	1,1	—
Фораминиферы	17,4	0,9	—
Эуфаузииды	11,6	4,1	2,1
Сифонофоры	9,1	8,9	10,6
Головоногие	5,8	4,1	2,1
Копеподы	5,0	2,2	—
Икринки	3,3	0,7	—
Мегалопы крабов	2,5	0,7	—
Иглокожие	2,5	—	—
Двустворчатые	2,5	—	—
моллюски			
Пелагические моллюски	1,7	1,3	—

1	2	3	4
Диатомовые	1,7	—	—
Изоподы	0,8	1,9	—
Амфиподы	0,8	—	—
Полихеты	0,8	—	—
Неопределенные ракообразные	0,8	—	—
Мизиды	0,8	—	—
Тинтиниды	0,8	—	—
Неопределенные остатки	16,5	4,8	4,2
Песчинки	8,3	—	—
Донные обломки	3,3	0,7	—
Всего желудков	121	46	87,0
Коэффициент Фроермана	2,5		

По частоте встречаемости (табл. 79) все объекты питания *H. ensifer* можно разделить на несколько групп. Первая — доминирующие. В нее входят чаще всего встречающиеся в желудках креветки (56%) и рыба (54,5%). К второстепенным объектам питания можно отнести детрит (33,9%), щетинкочелюстных (23,1%), фораминифер (17,4%) и эуфаузиид (11,6%).

Сифонофора, головоногие моллюски и веслоногие раки (частота встречаемости 9,1-5,0%) занимают промежуточное положение между второстепенными и случайными объектами питания. Их можно назвать характерными объектами питания.

И главные, и второстепенные объекты питания (за исключением детрита) представляют собой пелагические или бенто-пелагические формы. Они же полностью преобладают и среди других групп жертв. Выделяется несколько лишь частота встречаемости песчинок. Это, видимо, происходит потому, что песчинки могут попадаться вместе с разными объектами питания тогда, когда *H. ensifer* охотится у дна, или же вместе со съеденными придонными и донными жертвами, питавшимися донными животными.

Среднее количество объектов питания в пищевом комке (коэффициент Фроермана: Буруковский, Фроерман, 1974) равно 2,5. Это заметно больше, чем у нападающих хищников, но меньше, чем у хищников-собирателей и хищников-оппортунистов.

Виртуальный пищевой комок, который рассчитывается только по данным анализа желудков, заполненных пищей, содержит значительно меньшее количество компонентов питания (табл.79). Среди них резко выделяются креветки, которые составляют почти половину объема пищевого комка (45%). Это, без сомнения, главный объект питания *H. ensifer*. Рыба, частота встречаемости которой практически равна таковой у креветок, занимает в два с половиной раза меньшую часть виртуального пищевого комка (18,2%). Это говорит о том, что в желудках *H. ensifer* она попадает в меньших количествах, чем креветка. Вместе же рыба и креветки составляют более 60% объема виртуального пищевого комка.

На третьем и четвертом местах находятся, соответственно, сифонофоры и детрит (8,9 и 5,4%). К значению этих двух компонентов виртуального пищевого комка приближаются головоногие и эуфаузииды (4,1% у тех и у других).

Роль креветок в питании *H. ensifer* выступает еще более контрастно при оценке того, как часто встречаются особи, в чьих полных желудках они абсолютно доминируют, то есть составляют 60-100% объема пищевого комка. Для креветок частота абсолютного

доминирования составляет 46,8%. Это почти в четыре и более раза чаще, чем остальные компоненты в виртуальном пищевом комке.

Небольшое количество исследованного материала, всего 46 полных желудков, не позволяет оценить пищевую ценность детрита для данного вида. Высокая частота встречаемости в совокупности с его второстепенной ролью в виртуальном пищевом комке свидетельствуют о том, что детрит преимущественно встречается в желудках в очень небольших количествах и как сопутствующий компонент.

Можно сделать вывод, что *H. ensifer* преимущественно креветкоядна, питаясь в основном бенто-пелагическими креветками. Судя по размерам съеденных жертв, *H. ensifer* в процессе охоты на них ведет себя как нападающий хищник.

Как сообщалось выше, длина самцов варьирует в диапазоне 38-70 мм, а самок -39-72 мм. Их размерный состав практически идентичен, что исключает влияние на спектр питания каждого пола онтогенетической изменчивости питания. Несмотря на это, состав пищи самцов и самок немного различен (табл. 79).

У самцов и креветки (50%), и рыба (50%) встречаются в каждом втором желудке. Их роль в объеме пищевого комка также практически одинакова (26,5 и 27,3% соответственно). Второстепенными объектами служат детрит (33,3 и 10,7%), эуфаузида (25 и 7,4%), сагитта (25 и 5,6%). Все остальные объекты можно считать случайными.

Таблица 80

Состав пищи у самцов и самок креветки *H. ensifer* Food composition in shrimp in males and females of shrimp *H. ensifer*

Объекты питания	Частота встречаемости, %		Значение в пищ. комке, %	
	самцы	самки	самцы	самки
Креветки	50,0	67,3	26,5	60,0
Рыба	50,0	52,0	27,3	14,4
Детрит	33,3	40,4	10,7	-
Сагитты	25,0	40,4	5,6	-
Фораминиферы	19,4	9,6	2,4	0,6
Эуфаузииды	25,0	1,9	7,4	-
Книдарии	2,8	11,5	-	17,5
Головоногие		3,8		0,6
Копеподы	2,8	1,9	-	-
Икринки		3,8		1,9
Мегалопы крабов	2,8	1,9	2,4	-
Двустворчатые		1,9		-
моллюски				
Пелагические	5,6	1,9	0,7	-
моллюски				
Диатомовые	2,8	1,9	-	-
Изоподы	2,8		7,4	
Амфиподы	2,8		2,4	
Неопределенные		1,9		-
ракообразные				
Мизиды	2,8		-	
Тинтиноида		1,9		-
Неопределенные	2,8	36,5	6,5	4,4
остатки				
Песчинки	8,3	5,8	-	-
Донные обломки	2,8	3,8	0,7	0,6
Количество	36	52	12	16
желудков				
Коэффициент				
Фроермана				

В желудках самок доминирующим объектом питания по частоте встречаемости (67,3%) и по роли в объеме пищевого комка (60%) служит креветка (табл. 80). Рыба встречается в каждом втором желудке (52%), однако роль в объеме пищевого комка невелика (14,4%). Второстепенную роль играют сифонофоры (частота встречаемости 11,5%, роль в объеме пищевого комка 17,5%). Второстепенными объектами можно считать также детрит и щетинкочелюстных (частота встречаемости по 40,4%). Но в объеме пищевого комка они не играют никакой роли. Остальные объекты случайны (табл. 80).

Несмотря на заметные различия в составе пищи у обоих полов, сделать какие-либо определенные выводы затруднительно ввиду малого объема материалов. Кроме того, на результатах могло сказаться то, что материал был собран в двух далеко отстоящих друг от друга районах. Поэтому пока мы вынуждены просто констатировать факт существования различий в питании самцов и самок *H. ensifer*.

Поскольку количество полных желудков в наших материалах было очень невелико, мы могли оценить лишь некоторые тенденции к онтогенетическим изменениям частоты встречаемости доминирующих пищевых объектов исследуемого вида. Для этого все креветки были разделены на три группы в зависимости от длины их карапакса: 13-16, 17-20 и 20-24 мм.

У креветок двух первых групп частота встречаемости рыбы и креветок примерно одинаковы и находятся на уровне 50-60%. У самых крупных особей их частота встречаемости заметно меняется. Она возрастает до 76,9%, а рыбы — уменьшается до 53,8%.

Частота встречаемости в пище *H. ensifer* детрита и щетинкочелюстных у крупных особей имеет тенденцию к снижению. Маленький объем материала не дает возможности выяснить причины описанной картины. Можно лишь констатировать, что роль пелагических креветок в питании *H. ensifer* несколько возрастает.

Материал по питанию был собран в двух районах Западной Африки примерно в одно время: в зимний период 1980-1981 года, если точнее в декабре (воды Западной Сахары) и в феврале (воды Сьерра-Леоне). Эти два района сильно отличаются друг от друга не только географическим положением, но и приуроченностью к разным климатическим зонам. Действительно, Западная Сахара лежит примерно между 26 и 21°30' с.ш., то есть на границе между субтропиками и тропиками. Для этого района характерен аридный климат. В районе нет рек с постоянным стоком, что приводит к тому, что терригенное осадкообразование практически отсутствует (Генин, 1963).

Сьерра-Леоне простирается примерно между 9 и 7° с.ш., то есть уже в приэкваториальной зоне. Климатически это зона экваториальных муссонов. Страна характеризуется густой речной сетью. Реки очень многоводны и выносят в океан большое количество осадков терригенного происхождения (Дубровская, Субботин, 1963).

Состав пищи *H. ensifer* мы будем описывать отдельно для вод Западной Сахары и вод Сьерра-Леоне. Рассматриваться будут только те объекты питания, которые не входят в разряд случайных.

Западная Сахара

Чаще всего в желудках креветок, обитающих в водах Западной Сахары, встречается рыба (71,9%), которая составляет 39,2% объема пищевого комка. В данном районе это главный объект питания *H. ensifer*. Креветка здесь служит второстепенным объектом (частота встречаемости 28,1%, значение в объеме пищевого комка 27,5%). Также к второстепенным объектам можно отнести детрит (частота встречаемости 18,8%) и зуфаузиид (34,4%). Однако они не играют никакой роли в объеме пищевого комка (табл. 81).

Сравнив состав пищи в двух этих районах, мы можем увидеть следующее. В водах Западной Сахары количество объектов питания в пищевом комке значительно меньше, чем в водах Сьерра-Леоне (соответственно 9 и 17), в основном за счет выпадения в водах Западной Сахары случайных и транзитных объектов питания. В результате сильно различаются и коэффициенты Фроермана (соответственно 1,7 и 2,6). Это может быть

следствием маленького объема исследованных желудков. Но, главное, при сохранении общего спектра питания меняется на обратную частота встречаемости и роль в виртуальном пищевом комке основных объектов питания — креветок и рыбы. В обоих районах они вместе составляют более 60% объема пищевого комка, но в водах Западной Сахары главным объектом питания служит рыба, а в водах Сьерра-Леоне — креветки.

Таблица 81

Географическая изменчивость состава пищи у креветки *H. ensifer*
The geographical variability of food composition in shrimp *H. ensifer*

Объекты питания	Частота встречаемости, %		Значение в виртуальном пищевом комке, %	
	Западная Сахара	Сьерра-Леоне	Западная Сахара	Сьерра-Леоне
Креветки	28,1	63,0	27,5	52,0
Рыба	71,9	43,2	39,2	12,4
Детрит	18,8	35,8	-	7,7
Сагитты	-	43,2	-	1,7
Фораминиферы	-	22,2	-	1,7
Эуфаузииды	34,4	1,2	-	3,0
Сифонофоры	3,1	6,2	8,3	6,0
Головоногие	3,1	4,9	-	6,0
Копеподы	3,1	6,2	8,3	3,3
Икринки	-	3,7	-	1,3
Мегалопы крабов	-	2,5	-	1,0
Двустворчатые моллюски	-	1,2	-	-
Пелагические моллюски	-	2,5	-	0,3
Диатомовые	-	2,5	-	-
Изоподы	3,1	-	7,6	-
Неопределенные ракообразные	-	1,2	-	-
Тинтиноидея	-	19,7	-	-
Неопределенные остатки	9,4	2,5	8,3	3,3
Песчинки	12,5	4,9	-	-
Донные обломки	-	-	-	0,3
Количество желудков	81	30	32	12

Сьерра-Леоне

В желудках креветок, обитающих в водах Сьерра-Леоне (табл. 81), чаще всего встречаются креветки (63%), которые составляют чуть больше половины объема пищевого комка (52%). Это, несомненно, главный объект питания в данном районе. Рыба, которая встречается практически в каждом втором желудке (43,2%), составляет лишь 12,4% объема пищевого комка. Второстепенными объектами здесь служат сагитты (частота встречаемости 43,2% и значение в объеме пищевого комка 1,7%), детрит (35,8 и 7,7%), фораминифера (22,2 и 1,7%), сифонофоры (6,2 и 6%) и кальмары (4,9 и 6%).

***Heterocarpus sibogae* de Man 1917**

Heterocarpus sibogae известен из вод Мадагаскара, Андаманского и Южно-Китайского морей, моря Бали, найден у Северо-Западной и Восточной Австралии, о-вов Кай, Новой Каледонии, в Макассарском проливе, у Фиджи, Вануату, Таити, Тубуаи, Западного Самоа и Тонга, а также на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес. В северной части тропической Пацифики, за исключением о-вов Тиниан (Марианские острова), неизвестен (King, 1984; Chase, 1985; Hanamura, Takeda, 1987; Kensley et al., 1987; Crosnier, 1988; Буруковский, 1986, 1990). Обитает на глубинах 238-1080 м (Буруковский, 1990).

Ранее мы приводили краткую трофическую характеристику этого вида в работе, посвященной описанию фауны креветок подводных возвышенностей Сала-и-Гомес (Буруковский, 1990). Питание этого вида на материковом склоне Северо-Западной Австралии было описано Райнером (Rainer, 1992). Он исследовал 189 желудков, в 146 из которых была обнаружена пища. Райнер не разделял полные и неполные желудки, поэтому значение пищевых объектов, встречавшихся в полупустых желудках, должно быть завышено. По его данным по частоте встречаемости в питании *H. sibogae* доминируют ракообразные, в первую очередь креветки. Среди брюхоногих — крылоногие моллюски из Cavolinidae. Кроме них были встречены фораминиферы, квидарии, остатки рыб. Среди жертв попадались формы, обитающие в толще воды. Автор предполагает, что *H. sibogae* активно питается и днем (на дне), и ночью (в толще воды).

Наши материалы собраны в Тихом океане на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес в рейсах НИС «Професор Штокман», (25.04-04.05.1987 г., 24°04'-29°34' ю.ш., 85°05'-97°21' в.д., на глубинах 380-1080 м); креветки были пойманы донными ловушками, то есть непосредственно на дне) и НИС «Ихтиандр» (31.10.1979 г., банка Барала), в юго-западной части Индийского океана в рейсе НИС «Витязь» (02.12.1988 г., 22°21'4"-22°17' ю.ш., 43°04'-43°03' в.д., на глубинах 500-480 м). Было исследовано 235 желудков, 193 из которых были с пищей, а 28 — полными.

Размеры исследованных креветок 47-145 мм, у самцов — 48-110, а самок 47-145, в основном 119 мм. Соотношение полов близко 1:1 (53% — самцы, 47% — самки). Самки находились в преднерестовом состоянии. Модальные размеры ювенильных креветок 55, впервые созревающих — 65, а преднерестовых — 95 мм.

Среди пищевых объектов, встреченных в желудках *H. sibogae*, наиболее бросаются в глаза детрит, креветки, фораминиферы, рыба и головоногие, а также те, что мы обозначили как неопределенные остатки.

Детрит по своему внешнему виду, окраске и консистенции варьирует. Это может быть почти черная, но в падающем свете приобретающая серо-коричневый оттенок масса. Иногда она образует очень плотный комок, с трудом разрушаемый иголкой в капле воды. В его составе довольно много чистого осадка почти черного цвета. В некоторых желудках эта масса приобретает студенистую консистенцию. В ней могут быть заключены очень мелкие обломочки рыбных костей со следами мацерации.

С детритом связаны различные компоненты пищевого комка, которые мы отнесли к неопределенным остаткам. Прежде всего, это обрывки хитина неизвестного происхождения, часто обтрепанные, со следами разложения. Кроме этого сюда же были отнесены слизистая масса, обрывки мягких тканей, напоминающие по консистенции рыбы, но без всяких следов скелетных элементов. Мы квалифицировали их как остатки мертвых животных (падаль).

Креветки в желудках представлены обрывками только что съеденных особей, а также остатками на всех стадиях переваривания, вплоть до обломков мандибул и различных частей экзоскелета. Это позволяет снять подозрение относительно того, что питание креветками происходит во время пребывания *H. sibogae* в трале. Среди съеденных креветок удалось определить представителей четырех семейств: Oplophoridae (*Oplophorus spinosus*), Pasiphaeidae (*Pasiphaea* sp.), Pandalidae (*Plesionika* sp.) и Crangonidae. Среди них

присутствуют пелагические (представители первого и второго семейств), эпибентосные (третье) и зарывающиеся (последнее). Но чаще всего встречаются пелагические и эпибентосные креветки. В желудке, как правило, попадают остатки одной особи. Один раз были найдены остатки двух экземпляров *O. spinosus*. Нет сомнений, что по отношению к креветкам *H. sibogae* ведет себя как нападающий хищник.

Рыба в желудках также находится на всех этапах ее усвоения: от только что пойманных особей до наиболее долго сохраняющихся в желудках креветок отолитов и хрусталиков глаз. Диаметр последних варьировал от 0,15 до 1,5, чаще всего 0,8-0,9 мм. Длина отолитов— 0,3-1,2 мм. Следовательно, *H. sibogae* питается молодью или мелкими видами рыб. Один из отолитов принадлежал рыбе из семейства Mucrophidae. Несомненно, что по отношению к большей части съеденных рыб *H. sibogae* ведет себя как нападающий хищник. Однако в некоторых желудках, несомненно, рыбные остатки не содержали костей и имели явно ослизненный вид. Мы оценили это как следы разложения и предполагаем, что это остатки трюпов рыбы.

Таблица 82
Состав пищи у креветки *H. sibogae* Food composition in shrimp *H. sibosae*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комплексе	
		Т _о	В _о м комплексе %
Детрит	49,2	23,9	25,0
Креветки	41,4	32,5	32,1
Фораминиферы	34,2	0,7	
Рыба	32,1	21,4	21,4
Головоногие	10,7	15,7	17,9
Книдарии	3,1		—
Амфиподы, изоподы	2,6	1,1	—
Иглокожие	2,1	—	—
Аномуры	2,1	—	—
Мизиды	1,5	—	—
Сагитты	1,5	—	—
Птероподы	1,5	—	—
Эуфаузииды	1,5	—	—
Стоматоподы	1,5	—	—
Гетероподы	1,5	—	—
Крабы	1,0	1,4	—
Копеподы	1,0	—	—
Мшанки	1,0	—	—
Нематоды	1,0	—	—
Кумацеи	1,0	—	—
Неопределенные остатки (трупы)	12,9	3,3	3,6
Карбонатные обломки	7,2	—	—
Спикулы губок	3,6	—	—
Песчинки	3,1	—	—
Коэффициент	2,02		100
Фроермана			
Всего желудков, шт.	193	28	—

Среди фораминифер преобладали донные формы. Лишь один раз были встречены 2 глобигерины. Размеры фораминифер варьировали в широких пределах: от 0,05 до 1 мм.

Как правило, в желудке попадалось несколько экземпляров, но часто количество фораминифер исчислялось десятками, а в отдельных желудках — сотнями экземпляров. Можно предположить, что у *H. sibogae* они могут играть роль специфического объекта питания.

Головоногие тоже, вероятнее всего, служат равноправным объектом питания, так как кроме остатков мягких тканей в желудках *H. sibogae* встречаются и их мандибулы («клювы»), а также полупереваренные остатки.

Среди прочих жертв необходимо отметить сочетание планктонных и донных животных. Среди первых — птеропода (до пяти экземпляров в одном желудке, принадлежащих трем видам с размером раковинки 1,3 мм), радулярные зубы *Carinaria* sp., сифонофора, Amphipoda-Нуретиіда. Среди вторых — иглокожие, кумовые, изоподы, крабы, мшанки. Кроме них есть еще обломки карбонатного состава, песчинки и спикулы губок.

Если еще учесть, что *H. sibogae* активно облавливаются донными ловушками, то бентосный образ жизни этого вида будет несомненным. Возможно, что планктонными и нектонными животными она питается если не на дне, то непосредственно у дна. В результате приведенного выше описания возникает облик креветки-бентофага и макропланктофага, сочетающего в себе черты нападающего хищника, некрофага и детритофага, то есть хищника-оппортуниста.

По частоте встречаемости (табл. 82) в питании *H. sibogae* доминируют детрит и креветки (49,2 и 41,4% соответственно), но они встречаются лишь в каждом втором желудке и обычно по отдельности друг от друга. Фораминиферы и рыба образуют вторую группу объектов питания, встречающихся в каждом третьем желудке (соответственно 34,2 и 32,1%). Почти в три раза реже попадаются неопределенные остатки, которые как мы предполагаем, относятся к мертвым животным. Еще в два раза реже встречаются головоногие. Все прочие объекты питания можно считать случайными.

Еще контрастнее это соотношение вырисовывается при оценке роли наиболее обычных объектов питания в виртуальном пищевом комке. На первое место выходят креветки, занимающие треть его объема (32,5%). Второе и третье места делят детрит и рыба (23,9 и 21,4%, соответственно), и с ними сравнима роль головоногих моллюсков. Они занимают 93,5% от объема усредненного пищевого комка. Это подчеркивается тем, что суммарная частота доминирования равна 100%, то есть во всех полных желудках какой-то объект питания занимал не менее 60% (а обычно — 80-100%). Фораминиферы, даже встречаясь сотнями экземпляров, максимально в некоторых случаях достигают 10% объема пищевого комка. Это и определило их низкую роль в виртуальном пищевом комке (всего 0,7%).

Сравнительно небольшой материал, особенно по крупным креветкам, позволил нам оценить лишь тенденции онтогенетических изменений частоты встречаемости основных объектов питания (рис. 36). Они сводятся к следующему. Категория пищевых объектов, которую мы назвали «неопределенные остатки» и которая в основном включает в себя полуразложившихся мертвых животных, чаще всего встречается у молодежи. Они попадают тем реже, чем крупнее креветка, полностью исчезая у самых крупных особей. Изменения частоты встречаемости детрита и фораминифер сначала идут совершенно параллельно друг другу. Вероятно, на этом этапе фораминиферы потребляются креветкой в составе детрита. Частота встречаемости последнего у более мелких особей выше, чем у самых крупных, даже с учетом наблюдающихся флуктуации. У самых крупных особей детрит встречается реже, зато частота встречаемости фораминифер продолжает расти. Креветки и живая рыба реже попадают у молодежи, чаще всего у относительно крупных особей (длина 85-104 мм), а у креветок крупнее 105 мм опять начинают встречаться реже — почти в 2 раза. Зато чем крупнее креветка, тем чаще в ее пищевых комках начинают попадаться остатки головоногих.

Можно заключить, что *H. Sibogae*, в целом демонстрируя признаки нападающего хищника, каждый данный момент питающегося довольно узким кругом наиболее доступных ему жертв (детритом, креветками, живой и мертвой рыбой), на самом деле в течение

жизни меняет модус пищевого поведения. Молодые особи — больше некрофаги и детритофаги, значит, молодь сильнее связана с дном. Взрослые креветки становятся прежде всего нападающими хищниками, хотя по отношению к фораминиферам, наверное, ведут себя как хищники-собиратели. Возможно, вывод Райнера (1992) о том, что креветка днем охотится у дна, а ночью — толще воды, в первую очередь относится к крупным взрослым особям. Однако делать окончательный вывод без оценки онтогенетических изменений виртуального пищевого комка трудно.

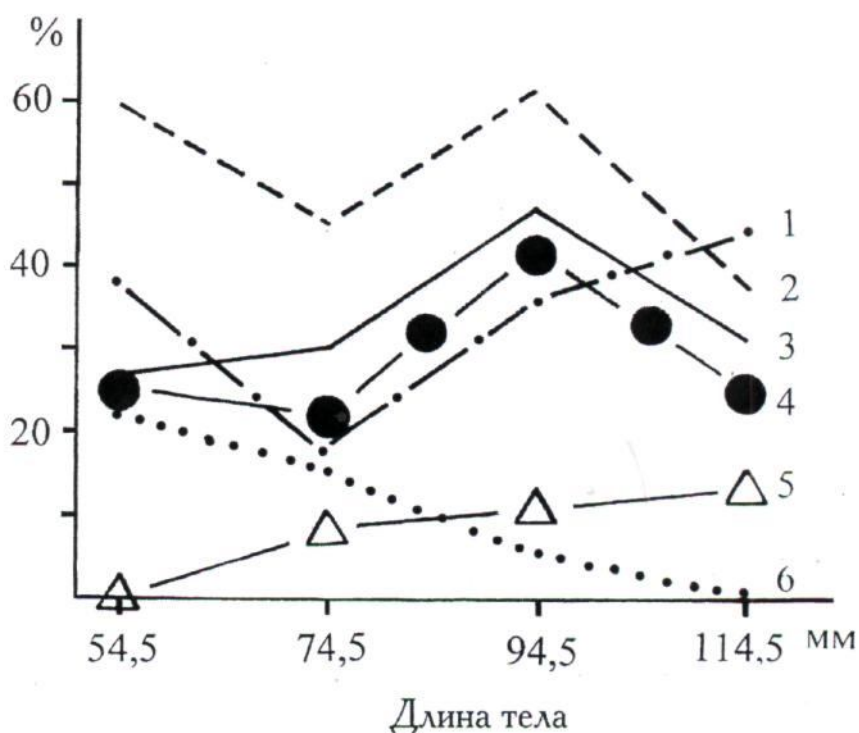


Рис. 36. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости компонентов пищевого комка у *Heterocarpus sibogae*:

1 — фораминиферы; 2 — детрит; 3 — креветка; 4 — рыба; 5 — головоногие моллюски; 6 — неопределенные остатки

Fig. 36. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Heterocarpus sibogae*

1 - foraminifers; 2 — detritus; 3 - shrimps; 4 — teleost fishes; 5 - cephalopods; 6 — not identified remains

***Heterocarpus grimaldii* A. Milne-Edwards, Bouvier 1900**

Heterocarpus grimaldii — восточно-атлантический вид. Он известен от Азорских о-вов, юга Португалии, Канарских о-вов, Мавритании, о-вов Зеленого Мыса, Гвинеи-Бисау, а также в южной Атлантике из вод Габона, Конго и Анголы до 8°05' ю.ш. Обитает на глубинах 495-1473 м (Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978).

Наши материалы были собраны в рейсах научно-исследовательских судов Запрыб- и Югрыбпромразведки, в том числе НИС «Фиолент» в водах Габона (19.04.1976 г., 03°17' ю.ш., 09°33' в.д., на глубинах 510-495 м), РТМ «Белогорск» в районах Западной Сахары (04.12.1980 г., 22°42'9 с.ш., 17°26'2 з.д. на глубинах 1080-1090 м) и Либерии (19-21.02.1981 г., 06°47'-05°14'8" с.ш., 09°56'8"-11°59'7" з.д., на глубинах 488-515 м), НИС «Бахчисарай» в водах Гвинеи-Бисау (20.03.1985 г., 10°07'6" с.ш., 17°03'2" з.д., на глубинах 606-605 м).

В нашем распоряжении было около 60 желудков, в 33 из которых находилась пища, а 14 были полными. Размеры креветок колебались от 72 до 137 мм, единственный самец имел длину 110 мм. Среди самок полностью преобладали преднерестовые особи (с гонадами в IV-V стадиях зрелости).

В пищевых комках хорошо заметен детрит в виде коричневато-красной кашицеобразной массы с обрывками хитина (в районе Гвинеи-Бисау), светло-серой бесструктурной массы иногда с многочисленными мелкими песчинками, а порой черного цвета, глинистого по консистенции (Западная Сахара и Либерия). Вместе с детритом, облепленные им, попадались единичные песчинки, бесформенные обрывки хитина, явно в состоянии полуразложения, мелкие обломки костей рыб и фораминиферы. Количество последних варьировало в широких пределах: от единичных экземпляров до десятков и сотен. Размеры их колебались от 0,1 до 0,5 мм.

С детритом в какой-то степени были связаны и щетинки полихет, но полихеты попадались и крупными обрывками, занимая весь объем желудка. Судя по состоянию этих остатков, полихеты были съедены живыми.

Это же относится и к креветкам. Среди них встречались остатки *Nematocarcinus africanus*, *Plesionika carinata* (?), Sergestidae (в том числе один раз, возможно, *Sergestes diapontius*). Длина *S. diapontius* была равна примерно 37 мм или 30% длины тела съевшей его креветки. Изредка попадавшиеся кумовые были съедены целиком, их длина 10-15 мм, или 9-12% длины хищника.

Рыба находилась на всех этапах переваривания — от свежесъеденных особей до отдельных скелетных элементов. Диаметр хрусталика, найденного в желудке, был равен 2,5 мм, а восстановленная по фрагментам длина рыбы — около 20 мм, или 15% длины съевшей ее креветки.

Головоногие также были представлены кусками их тел. В одном желудке была найдена рука осьминога длиной 54 мм. Неоднократно попадались остатки кальмаров из семейства Euploteuthidae — как свежесъеденные, так и их мандибулы. Один раз кальмар *Abralia veranyi* был найден практически целиком. Он имел мантию длиной 15 мм, а общую длину около 30 мм (около 25% длины съевшей его креветки). При относительно малой переваренности кальмара на его руках отсутствовали крючья. Кроме того, в желудке, занимая 20% его объема, находилась зеленоватая масса, состоящая из бесформенных частиц. Никаких структурных элементов в ней обнаружить не удалось. Это заставило нас предположить, что кальмар был съеден мертвым, вместе с продуктами его разложения.

Можно допустить, что *H. grimaldi* сочетает черты хищника-бенитофага, по способу охоты нападающего хищника, который может одновременно питаться детритом и трупами.

По частоте встречаемости детрит и фораминиферы (соответственно 60 и 54,5%, см. табл. 83). На втором месте находятся полихета и рыба (36,4 и 33,3%), встречающиеся примерно в два раза реже, и третью группу объектов питания образуют головоногие и креветки (частота встречаемости 21,2 и 18,2%). Остальные объекты питания (за исключением обрывков хитина, которые служат скорее маркерами некрофагии) по их частоте встречаемости можно считать случайными.

доминируют **Состав пищи у креветки *H. grimaldii***
Food composition in shrimp *H. grimaldii*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования в пищевом комке, %
Детрит	60,6	27,2	28,6
Фораминиферы	54,5	—	—
Полихеты	36,4	40,0	35,7
Рыба	33,3	5,0	—
Головоногие	21,2	10,0	7,1
Креветки	18,2	9,3	7,1
Иглокожие	9,1	—	—
Эуфаузииды	6,1	1,4	—
Кумовые раки	6,1	5,7	—
Гидроиды	3,0	—	—
Зеленоватая масса	3,0	1,4	—
Обрывки хитина	6,1	—	—
Песчинки	36,4	—	—
Коэффициент Фроермана -		2,58	Всего 78,5
Всего желудков, шт.	33	14	14

По их доле в виртуальном пищевом комке на первое место выходят полихеты, занимающие почти половину его объема (40,0), а детрит оказывается лишь на втором месте (27,3%). Это говорит о том, что количество поедаемых за один раз полихет (разовая порция) почти в два раза больше, чем детрита. А фораминиферы вообще ни разу не составили хотя бы 10% в полном желудке. Нечто подобное обнаруживается при сравнении доли рыбы, головоногих и креветок в пищевом комке. Рыба составляет лишь 5% виртуального пищевого комка, встречающиеся в полтора-два раза реже головоногие и креветки соответственно 10 и 9,3%, а в шесть раз реже встречавшийся кумовый рак занимает 5,7% от объема усредненного пищевого комка. Даже с учетом небольшого количества исследованных полных желудков можно констатировать что полихеты, креветки и головоногие встречаются в полных желудках значительно большими порциями, чем другие объекты питания, в том числе и детрит. Коэффициент Фроермана относительно высок (2,58), но все равно *H. grimaldii* производит впечатление в первую очередь нападающего хищника, питающегося на дне и не пренебрегающего трупами животных и детритом. Однако одновременно он способен нападать на микронектонных креветок.

***Heterocarpus laevigatus* Bate, 1888**

Heterocarpus laevigatus почти космополитический вид. Он встречается в Восточной Атлантике у о-ва Мадейра и о-вов Зеленого Мыса, в водах Западной Сахары; в Индо-Вестпацифике; у Южной Африки, Мадагаскара, Реюньона, в Аравийском море, в водах Северо-Западной Австралии, Индонезии, Вануату, Тонга, Западного Самоа, Гуама, Марианских и Гавайских о-вов, на хребте Сала-и-Гомес от 83° 19' до 97°2Г з.д. Тяготеет к материковым склонам островов и подводным возвышенностям, обитает на глубинах 300-1160 м, обычно 500-800 м (Bate, 1888; de Man, 1920; Crosnier, Forest, 1973; Crosnier, 1976; King, 1981, 1984; Chase, 1985; Буруковский, 1986; Hanamura, Takeda, 1987).

«Профессор
Штокман»
(04.05.1987 г.,
25°04'-25°09'ю.ш.,
90°187"-97°2Г з.д.,
на глубинах 545-
800 м, донный
трал). Было
исследовано 34
желудка, пища
обнаружена в 24, из
них 11 желудков
были полными.
Размеры самок *H.*
laevigatus коле-
бались от 47 до 175
мм, самцов — от
ПО до 155 мм.

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования в пищевом комке, %
Фораминиферы	41,7	3,6	—
Головоногие	25,0	27,3	27,2
Рыба	25,0	16,4	18,2
Креветки	16,7	15,5	18,2
Детрит	12,5	1,8	—
Гастроподы	8,3	9,1	9,1
Гетероподы (Каринарии)	8,3	15,4	18,2
Амфиподы	4,2	1,8	—
Кладка яиц	4,2	9,1	9,1
Неопределенные остатки	8,3	—	—
Песчинки	4,2	—	—
Коэффициент Фроермана - - 1,54		Всего	100
Всего желудков, шт.		24	11
		11	И

Самки, диапазон размерного состава которых был значительно шире, представлены двумя размерными группами: 47-102 и 135-75 мм. Первая целиком состоит из ювенильных особей. Большая часть особей второй группы имеет гонады на II стадии зрелости, недавно отложенные яйца на плеоподах. Лишь одна особь имела гонады на IV стадии зрелости.

Как ни странно, наиболее заметны в питании *H. laevigatus* фораминиферы. Они не встречаются поодиночке, а иногда насчитывают сотни экземпляров. Детрит не выглядит самостоятельным объектом питания, а в одном случае он практически представляет собой почти чистый грунт. Креветки, головоногие и рыба попадают в виде довольно крупных фрагментов. То же самое относится и к пелагическому моллюску *Carinaria* sp. Нет сомнений, что *H. laevigatus* — хищник.

Полностью доминирующих по частоте встречаемости пищевых объектов нет, что, вероятно, объясняется небольшим объемом материала (табл. 84). Чаще всего попадающиеся в желудках фораминиферы встречаются лишь в каждом втором желудке (41,7%). На втором месте рыба и головоногие, за ними следуют креветки (соответственно, 25,0; 25,0 и 16,7%), что соответствует их находкам в 4-6 желудках из 24 исследованных.

Чаще всего встречающиеся фораминиферы, однако, составляют ничтожную часть виртуального пищевого комка, хотя в отдельных желудках их доля достигает 10-20% их объема. Это необычайно много для данного объекта питания!

Четверть объема виртуального пищевого комка составляют головоногие (27,3%), им сопутствуют примерно в одинаковых долях (15,4-16,4%) рыба, креветки и *Carinaria* sp. Но в целом список значащих в объеме пищевого комка объектов довольно велик, так как в полных желудках всегда доминировал один объект питания, занимающий 70-100% от объема пищевого комка, из-за чего суммарная частота доминирования равна 100%.

Небольшой материал не позволяет точно определить, каким объектам креветка отдает предпочтение, но ясно, что этот вид — нападающий хищник, охотящийся на дне и у дна, в пище которого встречаются детрит и фораминиферы. Несмотря на то, что *H. laevigatus* — нападающий хищник (коэффициент Фроермана 1,54), он может быть близок к хищникам-оппортунистам.

***Heterocarpus dorsal is* Bate, 1888**

Heterocarpus dorsalis широко распространен в Индо-Вестпацифике, где он встречается у Восточной Африки, от Аденоского залива до Южной Африки, в Аравийском море, Бенгальском заливе, Андаманском море, в морях Бали, Флорес, Серам и Банда (Индонезия); в Макассарском проливе; южнее Филиппин, у Японии и Новой Каледонии, Западного Самоа. Известен на глубинах 185-1554 м (Chase, 1985; Crosnier, 1988; Буруковский, 1986; Fransen, 2006).

Наши материалы собраны в юго-западной части Индийского океана в рейсе НИС «Витязь» (03.12.1988 г., 22°24'5"-09°33'5" ю.ш., 43°00'-59°527" в.д., на глубинах 430-960 м, донный трал). Было исследовано 15 желудков, пища обнаружена в 7, из них 3 желудка были полными. Размеры креветок 53-125 мм, единственный самец имел длину 70 мм. Самая мелкая самка была неполовозрелой, самка крупная имела преднерестовую гонаду. У остальных самок гонады находились во II стадии зрелости.

В каждом полном желудке присутствовал практически единственный объект питания: пиросома (2 экземпляра 35x15 мм, или 28% длины тела съевшей креветки; кроме этого в желудке была фораминифера); рыба с длиной отолита 1,9 мм и диаметром хрусталика глаза 1,2 мм; книдария (сифонофора?). В прочих желудках были найдены: детрит с обломками мацерированных костей рыбы и другими полуразложившимися остатками, фораминиферами — в трех желудках; рак-отшельник — в одном желудке.

Даже по такому небольшому объему материала можно представить себе облик нападающего хищника, некрофага, способного питаться на дне или у дна (возможно, пирсомы и сифонофоры также были добыты на дне).

***Heterocarpus woodmasoni* Alcock 1901**

Heterocarpus woodmasoni обитает в Индийском океане от Восточной Африки до Андаманского моря и Австралии, а также в Южном Вьетнаме (наши данные) и море Бали на глубинах 289-655 м (Chase, 1985; Буруковский, 1986; Rainer, 1992).

Питание этого вида на материковом склоне Северо-Западной Австралии было описано Райнером (Rainer, 1992). Он исследовал 168 желудков, в 128 из которых была обнаружена пища. Райнер не разделял полные и неполные желудки, поэтому значение пищевых объектов, встречавшихся в полупустых желудках, должно быть завышено. По его данным, в питании *H. woodmasoni* доминируют книдарии (вероятно, сифонофоры), фораминиферы и планктонные брюхоногие моллюски из Cavolinidae (соответственно 38,2, 12,1 и 11,9%). Донные жертвы (губки, иглокожие) встречались в небольших количествах. Автор предполагает, что *H. woodmasoni* активно питается ночью в толще воды, а днем — на дне.

Наши материалы собраны в юго-западной части Индийского океана в рейсе НИС «Витязь» (02-04.12.1988 г., 22°14'-22°19' ю.ш., 43°06'-43°07' в.д., на глубинах 310-335 м). Было исследовано 13 желудков, пища обнаружена в 11, полных желудков не было. Размеры креветок 47-110 мм, единственный самец имел длину 110, а самая крупная самка — 100 мм, креветки меньше 60 м были неполовозрелыми. У остальных самок гонады находились во II стадии зрелости.

Во всех желудках был найден детрит, в пяти из них к нему добавились песчинки, в двух — спикулы губок. В одном желудке были найдены кости рыбы.

***Heterocarpus gibbosus* Bate, 1888**

Heterocarpus gibbosus обитает в Индо-Вестпацифике у Восточной Африки, в Андаманском и Аравийском морях, в водах Индонезии, Филиппин, у Новых Гебрид, Фиджи и Тонга на глубинах 247-1289 м (Chase, 1985; Буруковский, 1986; Fransen, 2000).

Наши материалы собраны в юго-западной части Индийского океана в рейсе НИС «Витязь» (27-10.1988 г. и 16.01.1989 г., 12°13'-12°31' ю.ш., 48°05'-53°09' в.д., на глубинах

375-420 м). Было исследовано 38 желудков, пища обнаружена в 11, среди них было 2 полных желудка. Размеры креветок 58-112 мм, у самцов 58-82, у самок 92-112 мм. Они имели гонады во II, III и одна особь — V стадиях зрелости.

В одном полном желудке были найдены совершенно целые плеоподы креветки, съеденной, по всей видимости, в трале (90% объема), а также кости рыбы; во втором — остатки рыбы с диаметром хрусталика 0,4 мм, а также одна фораминифера. В шести из оставшихся желудков был найден детрит и фораминиферы, в пяти — спикулы губок, по 2 раза* были встречены остатки полихеты, мандибулы батипелагической креветки *Acanthephyra* sp., книдарии (сифонофора?), обломки морского ежа. Кроме этого по одному разу попались амфиподы, чьи-то икринки, эмбриональная раковина брюхоногого моллюска, хищная эуфаузида *Nematoscelis* sp., щетинки щетинкочелюстных, остракода.

Словом, *H. gibbosus* — хищник-бентофаг, детритофаг и некрофаг, охотящийся в основном на дне и у дна (доказательством чему являются находки хищной эуфаузида и пелагической креветки).

***Heterocarpus vicarius* Faxon, 1893**

Heterocarpus vicarius обитает у тихоокеанского побережья Центральной Америки от острова Каталина (Мексика) у западного побережья Калифорнийского залива (28°04' с.ш., 111°05' з.д.) до Перу (17°05' ю.ш., 72°16' з.д.) на глубинах 73-1454, чаще всего 180-270 м (Faxon, 1893; Holthuis, 1980; Буруковский, 1986; Hendrickx, Wiksten, 1989).

Наши материалы собраны у тихоокеанского побережья Никарагуа. К сожалению, дата, координаты и глубины сборов не сохранились.

В нашем распоряжении было 28 желудков, в 23 из которых оказалась пища, и лишь один был полным. Результаты биологического анализа этих креветок тоже не сохранились.

В единственном полном желудке находился типичный детрит серого цвета, рыхлый, расслаивающийся в капле воды. В нем были заключены фораминиферы, щетинки щетинкочелюстных и обрывки копепод. Эти четыре компонента встречались практически в каждом из полупустых желудков. Частота встречаемости детрита и копепод была равна по 91,3%, а фораминифер и щетинок — по 82,6%. Копеподы часто находились в полуразрушенном состоянии. Обычно были повреждены и щетинки щетинкочелюстных, и фораминиферы. Обломки костей рыбы (в одном случае — отолит длиной 2 мм) попадались в 3 раза реже. Все остальные встреченные в желудках *H. vicarius* остатки можно считать случайными.

Наличие детрита, песчинок, находимых в каждом втором желудке, донных фораминифер говорит о том, что этот вид питается исключительно на дне. Вероятно, найденные в желудках копеподы были харпактицидами, но в тот период мы в этом еще не разбирались, и никого не оказалось рядом из тех, кто мог бы нам подсказать это. Коэффициент Фроермана очень высок (4,13).

Можно сделать предварительное заключение, что *H. vicarius* — преимущественно детритофаг и некрофаг.

Семейство Processidae *Processa* *macrophthalma* Holthuis 1957

Processa macrophthalma обитает в Средиземном море (в водах Франции, Испании, Италии), а также в западноафриканских водах (Гвинея Конакри, Гана) на глубинах 41-55 м (Holthuis, 1951; Nouvel, Holthuis, 1957).

Нам удалось исследовать содержимое двух желудков. Один из них принадлежал самцу длиной 30 мм. Он был пойман в рейсе НИС «Белогорск» в водах Сьерра-Леоне (10.02.1981 г., 08°45'1" с.ш., 14°35' з.д., глубина 93-98 м). Эврантная полихета длиной 24 мм занимала 80% объема исследованного желудка. Из оставшегося объема половину

заполняла единственная песчинка и остатки мелкой амфиподы. Вторая креветка длиной 27 мм (пол неизвестен) была найдена в желудке донной рыбы *Uranoscopus cadenati*, пойманной в том же рейсе в водах Западной Сахары (23.03.1981 г., 22°53'3" с.ш., 16°59'3" з.д., глубина 75 м). Весь объем желудка занимала одна эррантная полихета.

Можно полагать, что креветка — хищник, питается на дне. Кстати, она была встречена нами в желудках исключительно донных рыб (кроме упомянутой выше — *Scyliorhynchus canicula*, *Pomadourus incysus* и *Dactylopterus volytans*) из вод Западной Сахары и Сьерра-Леоне.

***Processa mediterranea* (Parisi 1915)**

Processa mediterranea средиземноморско-лузитанский вид, обитающий в западной части Средиземного моря и в Восточной Атлантике от Англии (Плимут), Франции (Бискайский залив) до Марокко на глубинах 50-410 м (Holthuis, 1951; Lagardere, 1971).

Нам удалось исследовать содержимое единственного желудка, принадлежавшего преднерестовой самке длиной 54 мм. Она была поймана в рейсе НИС «Белогорск» в водах Марокко (01.06.1978 г., 29°48' с.ш., 10°16' з.д., глубина неизвестна). Весь объем полного желудка занимала эррантная полихета. Кроме того, в желудке присутствовали единичные фораминиферы и песчинки.

***Processa parva* Holthuis 1951**

Processa parva известна в Средиземном море и Восточной Атлантике от Северного моря до Конго на глубинах до 145 м (Holthuis, 1951; Nouvel, Holthuis, 1957; Rossignol, 1962; Crosnier, Forest, 1973).

Наши материалы собраны в западноафриканских водах в районе мыса Кап-Блан в рейсе НИС «Белогорск» в ноябре 1980 г. Точные дата, координаты и глубины не сохранились. В нашем распоряжении было 13 желудков. Размеры креветки 26-34 мм

Чаще всего (табл. 85) в желудках встречались остатки полихет (61,5%), скелетные пластинки офиур и голотурий (46,1%). Кроме них в пищевом комке присутствовал детрит, фораминиферы и икринки (см. табл. 81). Несомненно, *P. parva* бентофаг, предпочитающий полихет другим животным. Величина коэффициента Фроермана (1,85), характерная для нападающих хищников, в данном случае объясняется, видимо, малым объемом материала.

В водах Сьерра Леоне была найдена в желудке *Trigla gabonensis* (10 экз. креветок длиной примерно 15 мм).

Таблица 85
Состав пищи у креветки *P. parva* Food composition in shrimp *P. parva*

Объекты питания	Количество желудков, шт.	Частота встречаемости, %
Полихеты	5	61,5
Иглокожие	6	46,1
Фораминиферы	3	23,1
Детрит	3	23,1
Икринки	2	15,4
Осколки раковин	2	15,4
Песчинки	5	38,5
Всего желудков	13	
Коэффициент Фроермана	— 1,85	

***Processa borboronica* Holthuis 1951**

Processa borboronica встречается в водах Тропической Западной Африки от Кап-Блана до Конго на глубинах 50-130 м (Holthuis, 1951; Crosnier, Forest, 1973).

Таблица 86

Состав пищи *P. borboronica* Food composition in shrimp *P. borboronica*

Объекты питания	Количество желудков, шт.	Частота встречаемости, %
Детрит	5	62,5
Полихеты	2	25,0
Фораминиферы	2	25,0
Иглокожие	1	12,5
Кости рыб	1	12,5
Песчинки	1	12,5
Всего желудков	8	12,5
Коэффициент Фроермана— 1,75		

Питание этого вида ранее не изучалось. Наши материалы получены из района Кап-Блана, где были собраны в рейсе НИС «Белогорск» в ноябре 1980 г. (табл. 86). Точные дата, координаты и глубины сбора не сохранились. В нашем распоряжении было 8 желудков с пищей (полупустых). Размеры креветки 26-50 мм.

В желудках чаще всего (табл. 86) встречался детрит (62,5%), на втором месте — полихеты и фораминиферы (по 25%). Возможно, доминирование детрита в данном случае — результат того, что все желудки были полупустыми. Опыт показывает, что детрит чаще встречается именно в полупустых желудках. Если это так, то полихеты, возможно, играют в питании этого вида не меньшее значение, чем у предыдущего. Этим же, видимо, объясняется и малая величина коэффициента Фроермана.

Сравнительная характеристика питания креветок рода *Processa*

Кроме перечисленных выше видов, имеется информация о питании *Processa canaliculata* из Бискайского залива (Lagardere, 1977). У нее в пище преобладают донные жертвы с доминированием полихет. Однако наряду с ними встречаются копеподы.

Объем исследованного материала слишком мал для уверенных выводов, но предварительно все же можно заключить, что креветки рода *Processa* — хищники-бентофаги, предпочитающие полихет.

Семейство *Glyphocrangonidae* *Glyphocrangon wagini* Burukovsky 1990

Glyphocrangon wagini до сих пор известен лишь из юго-восточной части Тихого океана, с подводных возвышенностей Сала-и-Гомес, где он обнаружен в районе с координатами 24°58'-25°07' ю.ш., 88°31'-99°35'3" в.д. на глубинах 510-790 м (Буруковский, 1990).

Материал собран в рейсе НИС «Профессор Штокман» в районе, обозначенном выше, с 29.04. по 08.05.1987 г. Орудия лова — донный трал и трал «Сигсби». Было исследовано содержимое 129 желудков, 79 из которых содержали пищу и лишь 5 были полными.

Размеры креветок колебались от 16 до 94 мм, ювенильных особей 16-54 мм, самцов — 40-75, самок — 46-94 мм. Количество самцов заметно меньше самок (соответственно 26 и 87 экз.). В уловах присутствуют самки с гонадами во всех стадиях зрелости, но преобладают особи с гонадами на II стадии зрелости. Около 15% — преднерестовые особи.

Почти в каждом желудке у креветок встречались фораминиферы. Их количество варьировало от нескольких до десятков и многих сотен. Среди остатков иглокожих прежде всего попадались скелетные элементы и иглы морских ежей, но имелись и остатки офиур. Детрит попадался небольшими порциями. Когда его количество в желудке было более или менее значительно, он был представлен черным или коричневато-черным, иногда липким осадком. Единственная остракода была относительно крупной (3,5 мм). Двустворчатые и брюхоногие моллюски, как правило, были мелко раздроблены, но по одному разу встретились целые раковины. Двустворчатый моллюск относился к семейству *Arcidae* и имел длину раковины 2,7 мм. Таксономическую принадлежность

брюхоногого моллюска с раковиной высотой 2 мм определить не удалось. Креветки встречались в виде более или менее крупных обрывков тела или полупереваренных остатков. Единственный раз, когда остатки креветки занимали почти целиком объем желудка, составляя 90% пищевого комка, они принадлежали представителю типично бентосного семейства Crangonidae. Остатки рыбы всегда более или менее переварены. Это были молодь или мелкие виды. Диаметр хрусталиков глаз, найденных в желудках, варьировал от 0,15 до 0,25 мм, а единственный отолит имел длину 0,3 мм.

Таблица 87

Состав пищи у креветки *G. wagini*
Food composition in shrimp *G. wagini*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования в пищевом комке, %
Фораминиферы	79,7	28,0	20,0
Иглокожие	40,5	28,0	20,0
Детрит	31,6	22,0	20,0
Гастроподы	15,2	—	—
Двустворчатые	12,7	2,0	—
Рыба	8,9	2,0	—
Птероподы	8,9	—	—
Крабы	7,6	—	—
Щетинкочелюстные	5,1	—	—
Амфиподы	3,8	—	—
Креветки	2,5	18,0	20,0
Полихеты	2,5	—	—
Копеподы	2,5	—	—
Гетероподы (<i>Carinaria</i> sp.)	1,3	—	—
Остракоды	1,3	—	—
Книдарии	1,3	—	—
Неопределенные остатки	6,3	—	—
Спикулы губок	2,5	—	—
Донные обломки	2,5	—	—
Коэффициент Фроермана —	2,32.	Всего	80,0
Всего желудков, шт.	79	5	5

Все перечисленные выше компоненты пищевого комка имели бентосное происхождение. Но встречались и планктонные организмы, которые были представлены копеподой *Pareuchaeta* sp. и моллюсками Pteropoda (*Cavolinia* sp.) Heteropoda (*Carinaria* sp.).

Вышеприведенное описание позволяет утверждать, что *G. Wagini*, прежде всего, хищник-бентофаг.

Чаще всего (табл. 87) в желудках *G. wagini* попадают фораминиферы (частота встречаемости 79,7%). Иглокожие встречаются в два (40,5), а детрит — более чем в два раза реже (31,6%). Эти пищевые объекты (если, конечно, детрит в этом случае служит им) можно считать доминирующими. Рыба, крабы и птеропода встречаются значительно реже и их можно отнести к характерным объектам питания. Остальные (и среди них креветки) встречались так редко, что их можно отнести к случайным объектам питания.

Основу виртуального пищевого комка (табл. 87) составляют фораминиферы и иглокожие (каждый по 28,0%). Детрит лишь на 3-м месте (22,0%). И неожиданно на 4-м месте оказались креветки, встретившиеся лишь дважды, но один раз составившие 90% объема пищевого комка. Это подтверждает, что основу питания *G. wagini* составляют именно бен-

тосные объекты (фораминиферы, иглокожие и креветки). По отношению к первым он должен себя вести как хищник-собираатель, хотя коэффициент Фроермана для такого способа питания маловат (2,32), а к креветке — как нападающий хищник. Возможно, это связано с особенностями строения желудка *G. wagini*. Для этого вида характерно очень широкое входное отверстие в эзофагус, как бы рассчитанное на заглатывание крупных объектов питания, очень малое количество полных или даже наполовину заполненных желудков и преобладание в полных желудках совсем не тех объектов питания, что чаще всего встречается в них. Это позволяет предположить, что *G. wagini*, будучи хищником-бентофагом, сочетает в себе характерные черты хищника-собираателя, питающегося всем, что попадает ему "под руку" (прежде всего животными с известковым скелетом), и нападающего хищника, который в редких доводящихся на его долю случаях стремится напасть на относительно крупных животных, поимка которых позволяет быстро наполнить желудок.

***Glyphocrangon dentata* Barnard 1926**

Glyphocrangon dentata известен из восточноафриканских вод, где он обитает в районе от Занзибара до Наталя (Южная Африка) на глубинах 490-800 м (Chase, 1984).

Наши материалы собраны в юго-западной части Индийского океана в рейсе НИС «Витязь» (12-23.11.1988 г., 12°31'-25°28' ю.ш., 35°14'-48°05' в.д., на глубинах 700-950 м). Было исследовано 11 желудков, пища обнаружена в семи, полных желудков не было. Размеры креветок 43-58 мм, единственный самец имел длину 57 мм.

В семи исследованных желудках были встречены 12 различных объектов питания. Это детрит, фораминиферы, рыба (отолит длиной 0,2 мм), брюхоногий моллюск, эуфаузида, амфипода, краб, щетинкочелюстные, аномуры, полихеты, а также песчинки и спикулы губок. Из них детрит был найден в пяти желудках, фораминиферы — в четырех, полихеты, песок и спикулы — в двух. Все остальные попадались по одному разу.

Из этого перечисления ясно, что *G. dentata* — хищник-бентофаг.

Семейство Crangonidae

***Crangon crangon* (L)**

Crangon crangon — обычный обитатель верхней части шельфа Восточной Атлантики. Здесь он встречается от Белого и Баренцева морей на севере (Кузнецов, 1964) и до берегов Марокко на юге. Самые южные находки — в бухте Пуэрто Кансадо (28°05' с.ш., 12°30' з.д. — Lagardere, 1971). Встречается во всех североевропейских морях (Walker, 1892; Wolleback, 1908; Thurston, 1970; Hayward P.J., Ryland J.S., 1990; Kohn, Gosselck, 1989). Известна в Средиземном (Zariquey Alvarez, 1968; Georgiades, Georgiades, 1974; Crivelli A.J., 1982), Мраморном (Geldiay, Kocatas, 1968) и Черном морях (Чернявский, 1884; Vorcea, 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 *C. crangon* — объект многосотлетнего традиционного прибрежного промысла. Ее вылов здесь достигал почти 40 тыс. т., в настоящее время (последние данные — 2002 г.) составляет 32,9 тыс. т. (FAO Yearbook Fishery Statistics, 2004)

Исследования этого вида имеют более чем вековую историю. И в первом же серьезном описании биологии *C. crangon* (Ehrenbaum E., 1890) содержалась информация о питании этого вида. Позднее исчерпывающе полное описание состава пищи и пищевого поведения *C. crangon*, а также обзор предшествовавших его работе исследований дал Плагманн (Plagmann, 1942). Но эти работы были посвящены креветкам, собранным на ваттах Северного моря. Питание этого вида у о-ва Мэн (Ирландское море) описано Oh et al. (2001). О биологии *C. crangon* Белого моря почти ничего не известно (Кузнецов, 1964). Ранее нами были опубликованы две предварительные работы по питанию этого вида в 2004,

2006-2007 гг. (Буруковский, Трунова, 2007; Буруковский, 2008). Данная работа содержит обобщенные результаты этих исследований.

Питание *C. crangon* в Белом море

Материал собран в Кандалакшском заливе Белого моря, в районе с координатами 66°21'-66°34' 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 южного побережья о-ва Оленевский, губы Медвежья (мыс Картеш) — с 13 по 19 июля 2004 г., губы Черная (северо-западнее дайвинг-центра «Полярный круг» в деревне Нильма) — в сентябре 2004 г., у северного (в районе Беломорской биологической станции МГУ, 13-19.07.2006 г. и 28.07-03.08.2007 г.) и южного (в губе Кислой 03.08.2007 г.) побережий п-ова Киндо.

Глубина лова — от уреза воды до 2 м, преимущественно 0,5-1 м. Орудия лова — сачок с диаметром устья 0,5 м, размер ячеи 5 мм, прямоугольная драга с шириной рабочей стороны 1 м и вертикальным раскрытием 0,5 м, с ячеей 5 мм, а также невод длиной 9 м, высотой 1,5 м, с ячеей 10 мм.

Были исследованы 1536 креветок. Пища обнаружена в 1011 желудках, из них 416 оказались полными.

1. Биологическая характеристика

Во время малой воды и в самом начале прилива креветки держались у самой верхней границы сублиторали от уреза воды до примерно 70 см. Глубже они не попадались. Это были участки сублиторали с илисто-песчаным грунтом протяженностью 5-10 м между более или менее крупными валунами, что позволяло использовать для отлова креветок только сачок. В губе Кислой креветок ловили на участке песчано-илистой сублиторали, почти свободном от камней. Это позволило использовать драгу с нижней кромкой длиной 1 м. В результате удалось установить, что средняя плотность населения в Кислой губе равна примерно одной особи на квадратный метр.

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. 37, А).

Самок в зависимости от состояния их репродуктивной системы и этапа репродуктивного цикла можно разбить на 4 группы (рис. 37, В-Г):

1.Неполовозрелые особи. ДК 4,2-9,0 (у 98,5% — до 7,9) мм, мода 6,5 мм. Гонады в I стадии зрелости. Около четверти (26,1%) от общего числа самок.

2.Нагульные особи (гонады во II стадии зрелости, без яиц на плеоподах). Это самая многочисленная группировка самок — больше половины их количества (58,5%). 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 подразделяются они на впервые (с ДК 8-10 мм) и вторично (ДК 10-15 мм) созревающие.

4.Последняя группировка — креветки с яйцами на плеоподах. Они составляют 9% от всех самок, имеют гонады во II стадии зрелости, ДК, совпадающую с предыдущей

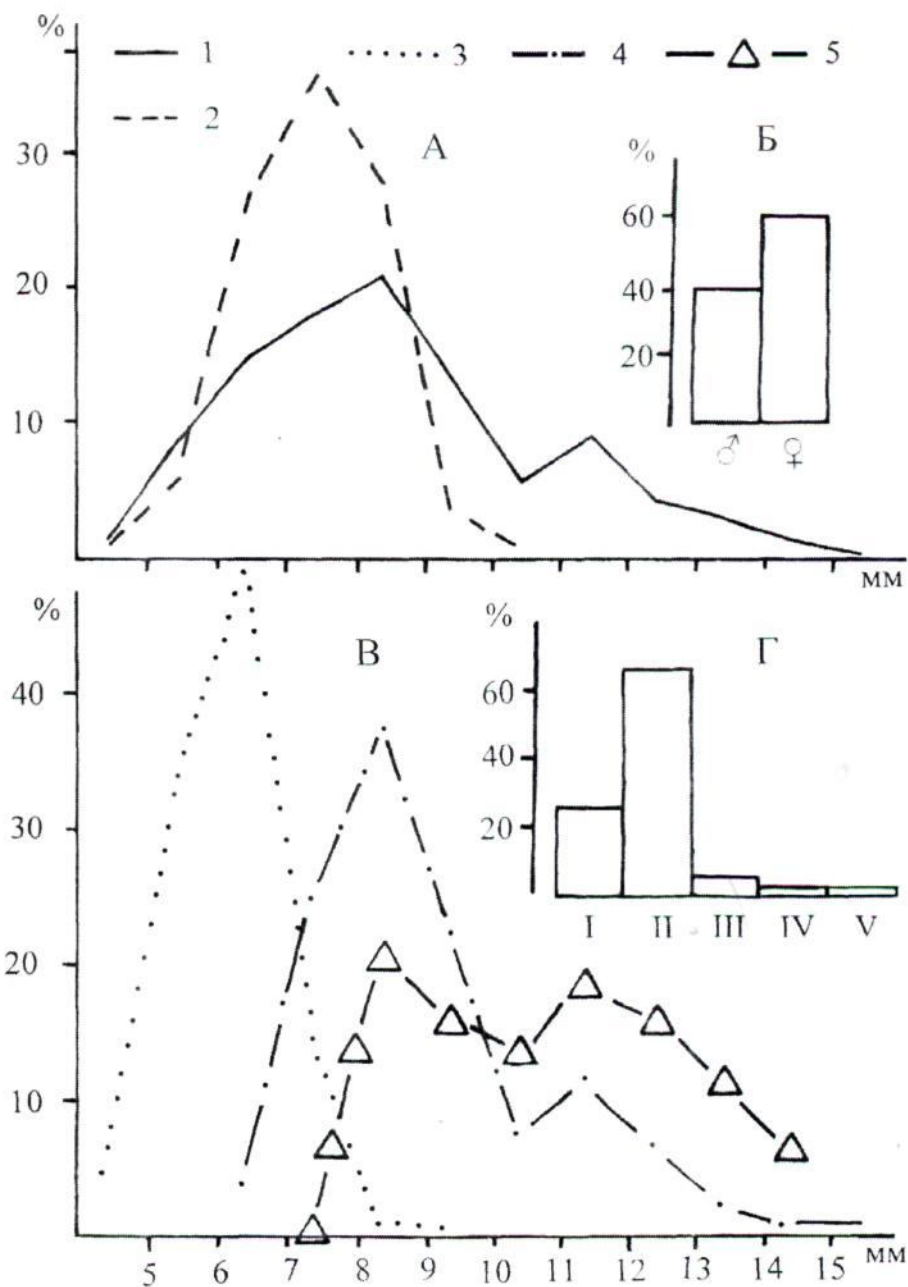


Рис. 37. Биологическая характеристика креветки *Crangon crangon* п-ова Киндо (Ругозерская губа Белого моря, июль-август)
 А — суммарный график размерного состава; Б — соотношение полов; В размерный состав самок на разных этапах репродуктивного процесса: 1 — самки; 2 — самцы; 3 — ювенильные самки; 4 — самки с гонадами во II стадии зрелости; 3' — самки, в гонадах которых наблюдается вителлогенез (гонады в III-V стадиях зрелости)

Fig. 37. The biological characteristics of shrimp *Crangon crangon* from the Kindo peninsula (the Rugozerskaya Gulf of the White Sea, July-August 2006-2007). A - size composition (summarized data); Б — sex ratio; В — size composition of females on different stages of reproductive cycle: 1 - females; 2 - males; 3 - juveniles; 4 — females with ovaries on II stage of maturity and 5- **females with vitellogenous ovaries (III-V stages of maturity)**

группировкой. Содержит впервые и вторично отнерестившихся и несущих яйца на плеоподах.

Суммарная размерная кривая креветок, находящихся на активных этапах репродуктивного цикла (рис. 37, В, 4), по форме очень похожа на таковую нагульных самок.

Материалы по репродуктивной биологии *C. crangon* из района ББС МГУ были собраны в 2006 и 2007 гг. в течение одного месяца (с 13 июля по 7 августа) в очень узком диапазоне глубин. Этого, конечно, недостаточно. Исходя из общих для каридных креветок особенностей репродуктивной биологии, можно сформировать основы рабочей гипотезы.

У креветок в пределах репродуктивного цикла спаривание происходит между самцом с нормальным панцирем и линяющей самкой, у которой гонада находится во II стадии зрелости. Это служит сигналом к началу вителлогенеза у ооцитов («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 инкубации яиц, отложенных на плеоподы. После вылупления из яиц личинок опять происходит линька, спаривание, откладка яиц на плеоподы... и т.д. Холодноводные креветки нерестятся единожды в течение относительно короткого репродуктивного периода и этот «цикл непрерывного размножения» не наблюдается. У самки, несущей на плеоподах яйца, гонада находится во II стадии зрелости, а у креветки, перелинявшей после вылупления личинок, начинается период нагула (гонада находится во 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 мы наблюдаем его завершение. Действительно, доля особей с гонадами в IV-V стадиях зрелости очень невелика, и к концу июля они полностью исчезают из уловов. Если в середине июля мы встречаем довольно много самок с яйцами на плеоподах (до половины всех половозрелых самок: 13.06.2006 г.) и среди них доминируют особи, только что отложившие яйца, то в течение следующих двух недель возрастает доля особей с продвинутыми в развитии эмбрионами. В первых числах августа креветки, несущие кладки, исчезают во всех трех районах, где мы собирали материалы: у Еремеевского порога, в губе Кислой и в губе Лапшагина. Правда, несколько возрастает доля самок с гонадами в III стадии зрелости. Возможно, у *C. crangon* в Белом море имеются зимние кладки. Такое явление, отличающее этот вид от других холодноводных креветок, известно в Северном море (Boddeke, 1981) и на выходе из Ла-Манша (Plymouth marine fauna, 1957).

2. Питание креветки

Материалы о питании креветки *C. crangon* в Белом море в период с 2004 по 2007 гг. уже были опубликованы ранее в двух работах (Буруковский, Трунова, 2007). В первой, кроме всего остального, обращалось внимание на топическую изменчивость спектра питания, а во второй — межгодовые его вариации. В обоих случаях описывается, какое большое значение на спектре питания населения конкретного места оказывает онтогенетическая изменчивость питания через размерный состав креветок. Вероятно, влияют и межгодовые флюктуации объектов питания. Так, высшие ракообразные в питании *C. crangon* в 2006-2007 гг. уступили свое место спату и великонхам двустворчатых моллюсков, а также трупам мальков колюшки.

2.1. 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, фрагменты животных, чей таксономический статус можно определить хотя бы до класса (Ostracoda) или отряда (Amphipoda).

Песчинки присутствовали почти в каждом из исследованных желудков. Их размеры варьировали от 0,03 до 1,5 мм (один раз, остальные — до 0,6 мм, то есть в 20 раз), а их количество в одном желудке — от величин порядка десятка до сотен. Это диапазон от крупных алевритов до верхней границы средних песков. У подавляющего большинства особей диапазон чаще всего 0,15-0,25 мм. По гранулометрической шкале (Петелин, 1967) это размеры мелких песков. Связи между размерами песчинок и длиной тела креветки, а также межгодовые различия не обнаружены.

Средняя частота встречаемости песка превышает 90% (табл. 88). 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) до почти трети его объема (30,5% — в губе Медвежьей), в среднем почти пятая часть (19,5%).

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. Иногда же комок детрита с трудом поддается дроблению. Можно предположить в таком случае, что он был пропитан какой-то жидкостью, богатой органикой, которая коагулировала под воздействием формалина. К детриту мы относим в данном случае также своеобразные катышки, вероятно, фекальные пеллеты каляноид. Отдельно их мы не учитывали. Детрит попадает практически в каждом желудке, относительно мало уступая по частоте встречаемости песку (71,7%). Он доминирует и в виртуальном пищевом комке, составляя почти четверть его объема (24,6%).

Растительные остатки хорошо идентифицируются по своеобразной клеточной структуре и представлены прежде всего обрывками нитчатых водорослей. Остатки высших растений очень редки. Время от времени попадались раковины диатомовых водорослей (мее десятка находок), но последние явно не имели никакого пищевого значения. Растительные остатки встречались примерно в каждом втором желудке (44,9%), но почти никогда не составляли более половины объема пищевого комка (единственный случай), как правило, занимая не больше 10% его объема (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 2,1%.

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. Но значительно чаще это были обшарпанные обрывки хитина или других покровов, бесформенные и порой бесструктурные, студенистые по консистенции куски, обычно облепленные детритом. Они, без сомнения, были частями каких-то погибших, полуразложившихся животных, скорее всего, моллюсков, возможно, голожаберных. Это говорит о том, что *C. crangon* способен питаться падалью. Таких креветок часто называют "scavenger" — чистильщик, мусорщик или падальщик (Bergstrom, 2000; Jayachandran, 2001). Мы называем животных, использующих этот способ добывания пищи, некрофагами (Буруковский, 1985).

Таблица 88

Состав пищи креветки *Crangon crangon* у Карельского берега Белого моря (13-19.07.2004, 13-19.07.2006 и 28.07-03.08.2007).

Средневзвешенная сумма

Food composition in shrimp *Crangon crangon* in the waters of the Karelian coast of the White Sea (13-19.07.2004, 13-19.07.2006 and 28.07-03.08.2007).

Weighted average sum

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Детрит	71,7	24,6	12,3
Растительные остатки	44,9	2,1	0,5
Naupacticoida	39,4	8,1	6,7
Bivalvia	38,7	8,7	3,8
Полихеты	29,7	4,9	2,2
Личинки хирономид	26,7	6,0	3,6
Нематоды	18,5	2,3	1,4
Амфиподы	17,0	5,2	2,6
Икринки	ИЛ	0,2	—
Gastropoda	11,1	2,2	0,2
Тинтиниды	8,1	—	—
Олигохеты	6,9	3,2	2,6
Взрослые насекомые	4,3	3,0	2,2
Остракоды	4,1	+	—
Изоподы	3,5	0,2	—
Клещи и их личинки	3,0	ОД	—
Гидроидные полипы	2,6	0,2	—
Рыба	2,3	0,9	—
Фораминиферы	2,2	—	—
Усоногие раки	1,9	0,5	0,2
Шетинкочелюстные	1,5	—	—
Танаидацеа	1,3	0,2	—
Мизиды	0,8	0,3	—
Кумовые раки	0,7	0,2	—
Личинка Diptera	0,4	0,1	—
Икринки овальные	0,4	—	—
Кладоцеры	0,4	—	—
Грегарины (?)	ол	—	—
Кладка букцинума	ол	ол	—
Пантоподы	0,1	+	—
Аскон (?)	0,1	—	—
Неопределенные	26,0	8,1	7,0
остатки			
Песок	91,9	19,5	8,9
Спикулы губок	0,4	—	—
Скелет иглокожих	0,4	—	—
Всего желудков, шт.	1011	416	221
К коэффициент		жана — 2,63	

Наше предположение подтверждается регулярными находками в желудках клещей и взрослых насекомых (длиной до 3-5 мм; вероятно, мокрецы), которые могли попасть туда только мертвыми, упав в воду, или будучи смытыми с берега дождем. Количество их достигало 5-9 особей. В 2,6% полных желудков насекомые составляли более 60% их объема. В 2007 г. в желудках креветок, хоть и редко, но регулярно попадались остатки рыбы. В нескольких случаях это были целые экземпляры трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) и девятииглой (*Pungitius pungitius*) колюшек. Даже их покровы не были повреждены. Колюшки имели длину 5-13,5 мм, а съевшие их креветки — ДК 8 и 11 мм. Длина желудков у таких креветок составляла примерно 3-5 мм. Поэтому во всех случаях рыбки были аккуратно сложены вдвое. Без сомнения, они были съедены мертвыми. Следовательно, некрофагия — облигатный способ питания у *C. crangon*.

Остатки мертвых животных встречались в каждом 4-6-м желудке (с учетом рыб, взрослых насекомых и клещей), составляя все вместе в виртуальном пищевом комке 12% (табл. 88), поскольку в полных желудках в половине случаев встречи там остатков полуразложившихся животных они занимали 70-100% объема пищевого комка.

Все остальные компоненты пищевого комка были встречены в желудках целыми или в разрушенном состоянии, но всегда это были или полупереваренные остатки в полупустых желудках (например, головные капсулы и жвалы хирономид, осколки раковин моллюсков, оперкулумы 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 доминировал *Heterolaophonte minuta*, *Huntemannia jadensis*, *Stenchelia* sp. и *Harpacticus* sp. Это самые крупные представители специализированных эпибентосных видов, то есть относительно крупные рачки 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 особи. Вторая по численности — *Desmodora communis*, обычна в нижней литорали и в верхней сублиторали. На третьем месте *Dolyholaimus* sp. — редкий вид илисто-песчаной литорали. Единично попались сублиторальная *Anticoma* sp. (очень крупная) и литорально-сублиторальная *Spinniaparasitifera*. Их биотоп — илисто-песчаная литораль (средний и нижний горизонт), верхняя сублитораль (первые метры).

Соотношение и видовой состав нематод в желудках (как и харпактицид), по мнению В.О. Мокиевского (устное сообщение), не отражают их соотношения в природе. Среди них отсутствуют самые крупные виды этого биотопа. Похоже, 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.

Личинки хирономид в желудках относятся к видам *Chironomus solenarius*, *Cricopterus vitripennis*

Среди перечисленных выше по частоте встречаемости (табл. 88) доминируют харпактициды, двустворчатые моллюски и полихеты — соответственно почти в каждом втором и третьем желудках (39,4, 38,7 и 29,7%). Личинки хирономид, нематоды и амфиподы попадались фактически в каждом четвертом-пятом желудках (26,7, 18,5, 17% соответственно). Несомненно, что эти объекты можно назвать относительно доминирующими, однако они встречаются реже песка и детрита от двух с половиной до четырех раз. Еще реже встречались в пищевых комках икринки, гастроподы, тинтиниды и олигохеты (частота встречаемости в пределах 6,9-11,1% — см. табл. 88), но все же первых двух можно считать в какой-то степени сопутствующими объектами питания, а олигохет и тинтин-

нид — характерными (частота встречаемости более 5 и меньше 10%) или локальными. Так, тинтиниды, встречались буквально сотнями экземпляров исключительно у креветок из Кислой губы, но занимали они ничтожную часть объема виртуального пищевого комка, из-за чего должны играть очень малую роль в питании креветок. То же самое олигохеты, которые у п-ова Киндо очень характерны для креветок с Еремеевского порога, где они встречались с частотой 22,7% в 2006 г. и 23,5% в 2007 г., составляя соответственно 12,5 и 11,0% от объема виртуального пищевого комка. В Кислой губе их частота встречаемости была равна 1,2%.

Все остальные объекты питания — случайная добыча креветки.

В виртуальном пищевом комке почти половину объема занимают песок и детрит (табл.88). Среди собственно пищевых объектов доминируют, как и по встречаемости, двустворчатые моллюски (8,7% объема пищевого комка) и харпактициды (8,1%). За ними следуют личинки хирономид (6,0%) и относительно редко встречающиеся амфиподы (5,2%). Значит, если уж креветка напала на амфиподу, то, что называется, набила ею желудок. С амфиподами сравнимы мертвые животные (неопределенные остатки, клещи, насекомые, рыба — в сумме 5,0%). Полихеты (4,9%), нематода (2,3%) и гастропода (2,2%) находятся на третьем месте. На долю прочих остается ничтожная часть пищевого комка.

Частота доминирования (табл. 88) показывает, что детрит и песчинки занимают более половины объема пищевого комка соответственно в 12,3 и 7,0% случаев. В остальных случаях их доля не превышает половины его объема или менее. Общая величина частоты доминирования равна 54,3%. То есть лишь в каждом втором из полных желудков более половины объема занято каким-либо одним пищевым объектом. У оставшейся половины пищевой комков формируется из не менее чем двух пищевых объектов.

Размеры объектов питания варьируют от 0,15 до 30 мм (единственный случай попадания в желудках яиц диаметром 0,07 мм мы не учитываем, так как это, вероятнее всего, яйца съеденных креветкой харпактицид). Среди самых мелких — тинтиниды (*Parafavella denticulata*). Чаше всего тинтиниды попадают у особей с ДК 7 мм (29,8%), но преобладание это невелико. Они занимают ничтожную часть виртуального пищевого комка. Неясно, какое значение тинтиниды могут иметь в диете *C. crangon*.

Предельные размеры жертв 2-3 мм, наиболее часто встречаются особи в диапазоне 0,7-1,8 мм. Это особенно характерно для видов, размеры которых могут быть значительно больше. Например, двустворчатые моллюски *Macoma balthica* и *Mytilus edulis* представлены в желудках только спатом не крупнее 2,6 мм. Имеются жертвы более 3 мм, но их размеры восстановлены по фрагментам. Они (крупные нематоды, олигохеты и полихеты) были или измельчены креветкой, или стали добычей крангона уже в виде фрагментов. Среди остатков олигохет преобладали *Tubificoides heterochaetus* (?) и *Clitellio avenarius* (?). Их куски достигали длины 5 мм, а составленные из них фрагменты тела (целиком съеденная олигохета не была встречена ни разу) достигали 25 мм. Исключения — пуппарии каких-то двукрылых, попавшиеся единственный раз, бокоплав длиной 10 мм, который был съеден целиком и занимал объем всего желудка, очень компактно свернутый в клубок, и личинка хирономид длиной около 12 мм, просто свернутая в аккуратную спираль. Возможно, они были мертвыми к моменту их находки креветкой, как упоминавшиеся выше мальки рыб.

2.2. 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 15 мм объединить в отдельную группу.

2.2.1. Изменение частоты встречаемости основных компонентов пищевого комка

К ним мы относим детрит, песок, растительные остатки, харпактицид и двустворчатых моллюсков, у которых 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. 38, 7). На исследованном отрезке онтогенеза (от ювенильных до взрослых особей) в желудках у *S. 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%) (рис. 38, 2). Растительные остатки, достаточно редко находимые у самых мелких креветок (встречаются примерно в 23% желудков у ювенильных особей с длиной карапакса 4 мм), на протяжении почти всей остальной жизни попадают примерно в каждом втором-третьем желудках. Их частота постепенно возрастает с увеличением длины карапакса у креветок (рис. 38, 5).

В отличие от них харпактициды у ювенильных особей имеются в каждом желудке, а затем они попадают в пищевых комках тем реже, чем креветки крупнее (рис. 38, 4). 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. Образуются своеобразные «ножницы» при сравнении частоты встречаемости харпактицид с таковой детрита и, в некоторой степени, растительных остатков.

Частота встречаемости двустворчатых моллюсков изменяется практически обратно встречаемости харпактицид: до достижения ими длины карапакса 7 мм, затем выходя почти на «плато», варьируя в пределах 54-45% (рис. 38, 5). Вторая группа объектов питания, частота встречаемости которой не превышает 50%, может быть разделена на две. К первой относятся нематоды и личинки хирономид (рис. 39, 8, 9). Они сравнительно чаще встречаются у неполовозрелых особей, но не у самых мелких (5-7 мм), частично приходя на смену харпактицидам, которые начинают попадаться в желудках реже. У полихет, высших ракообразных и отчасти остатков мертвых животных, а также гастропод частота встречаемости невелика у самых мелких особей (рис. 39, 6, 7, 10, 11), но она постепенно возрастает, достигая у высших ракообразных и полихет 30-40%.

Двустворчатые моллюски, «заменившие» высших ракообразных в питании креветок в 2006-2007 гг., демонстрируют онтогенетические изменения частоты встречаемости (и, забегая вперед, изменения их роли в виртуальном пищевом комке), подобные таковым у высших ракообразных.

2.2.2. Онтогенетические изменения виртуального пищевого комка

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. 40, 1, 2). Еще резче выражено уменьшение значения харпактицид в питании креветки (рис. 40, 4). От 55% объема пищевого комка у креветок с длиной 4 мм их значение падает до 10% объема комка у группы с длиной карапакса 6 мм, то есть более чем в 5 раз, тогда как частота встречаемости уменьшается всего на одну треть (от 92,7 до 62,3%). Следовательно, харпактициды продолжают встречаться почти в каждом желудке, но в значительно меньших количествах. Изменение роли двустворчатых моллюсков в пищевом комке очень хорошо совпадает с изменением их частоты встречаемости (рис. 40, 5). Заметно, что небольшое уменьшение частоты встречаемости их у креветок с ДК 8 мм сопровождается небольшим увеличением их доли в виртуальном пищевом комке:

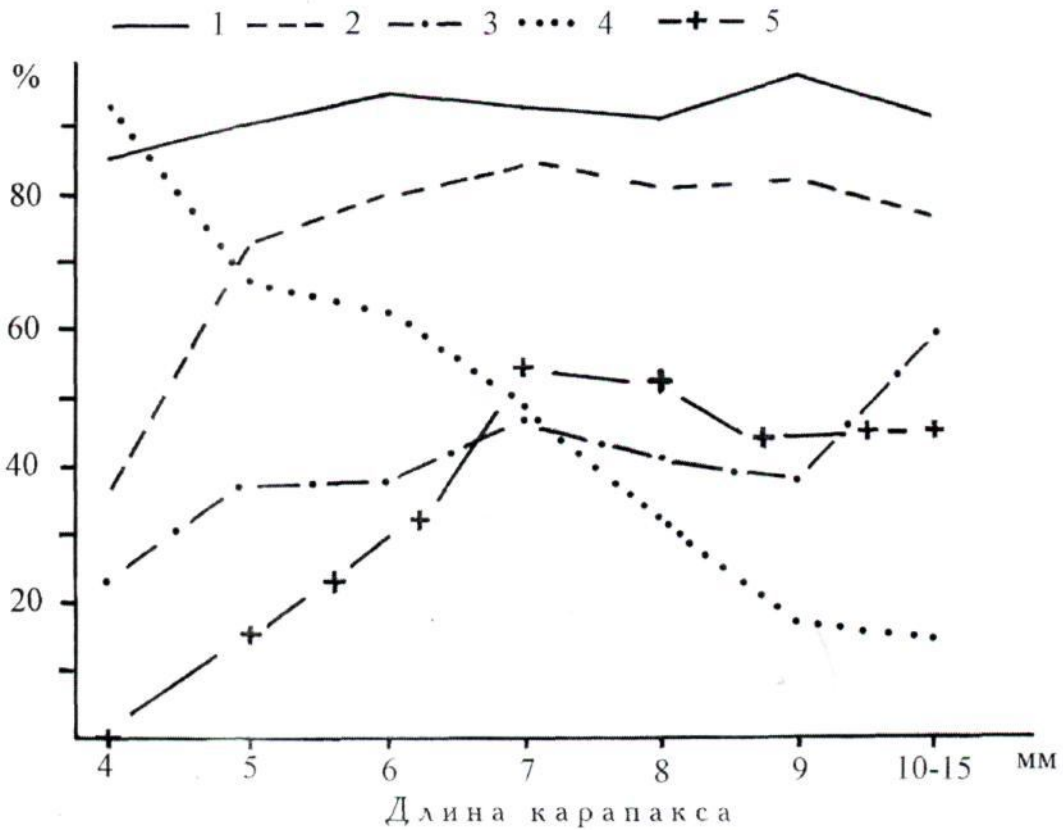


Рис. 38. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости компонентов пищевого комка у креветки *Crangon crangon* (главные компоненты).

1 — песчинки; 2 — детрит; 3 — растительные остатки; 4 — харпактициды; 5 — двустворчатые моллюски

Fig. 38. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Crangon crangon* (main food groups). 1 - grains of sand; 2 — detritus; 3 vegetable remains; 4 — harpacticoid copepods; 5 - bivalves

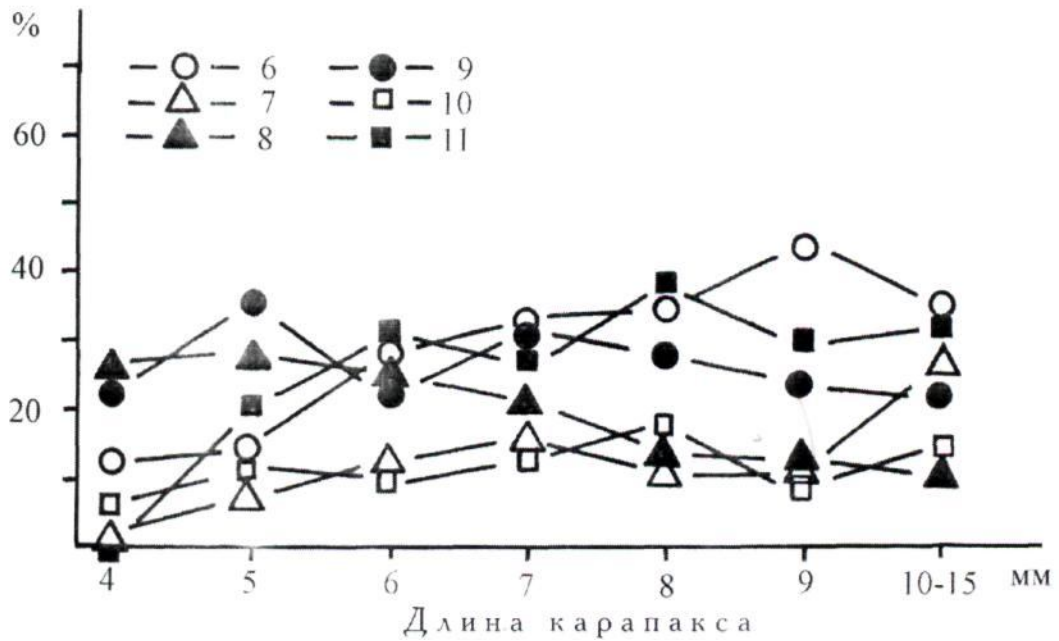


Рис. 39. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости компонентов пищевого комка у креветки *Crangon crangon* (второстепенные компоненты). 6 — полихета; 7 — высшие ракообразные; 8 — нематода; 9 — личинки хирономид; 10 — брюхоногие моллюски; 11 — остатки мертвых животных

Fig. 39. Ontogenetic variability of food groups frequency in shrimp *Crangon crangon* (**secondary** food groups). 6 — polychaete worms; 7 — higher crustaceans; 8 - nematodes; 9 — **larvae of** chironomids; 10 - gastropods; 11 — remains of dead animals

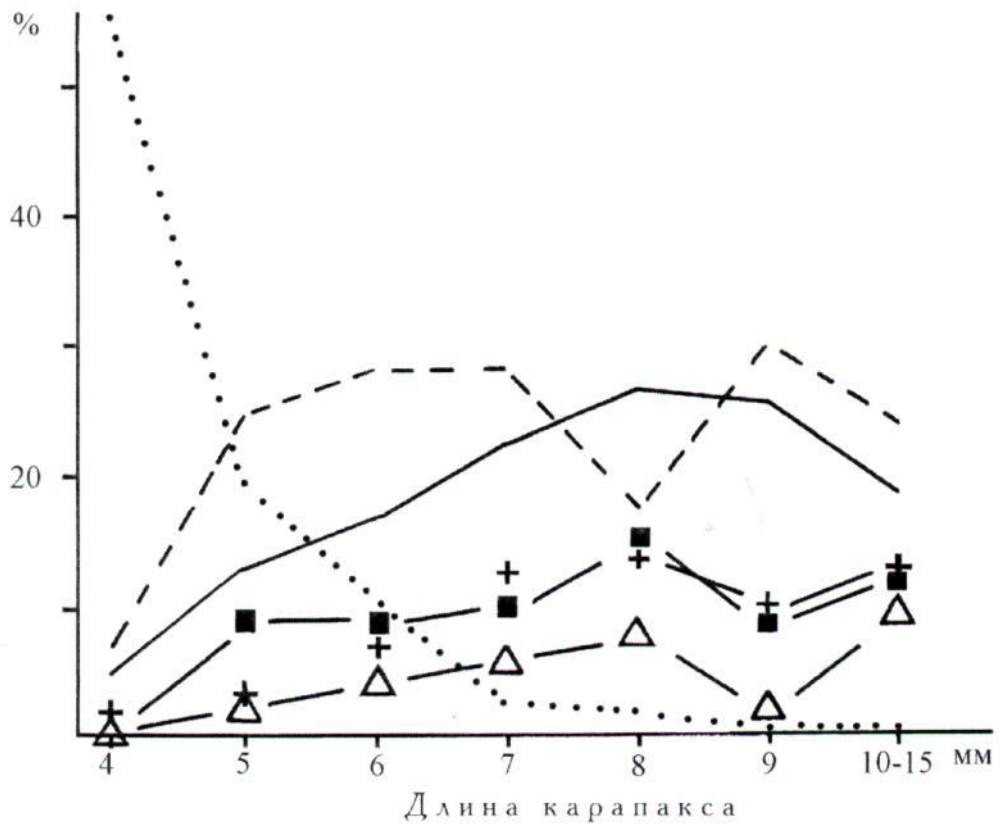


Рис. 40. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка у креветки *Crangon crangon* (главные компоненты). Обозначения — как на рис. 37 и 38

Fig. 40. Ontogenetic variability of food groups composition of virtual food lump in shrimp *Crangon crangon* (main food groups). Symbols are same as in fig. 37 and 38

происходит переход на питание более крупными моллюсками. То же самое относится к остаткам мертвых животных (рис. 41, 77). Их частота встречаемости и роль в виртуальном пищевом комке неуклонно повышаются в течение жизни. Личинки хирономид и нематоды (рис. 41, 9, 10) играют более важную роль в питании молоди, как бы сменяя друг друга, хотя нематоды не переступают пределы 5,5% объема пищевого комка, а у личинок хирономид они достигают 16,6% в желудках креветок с ДК 5 мм (рис. 41,9).

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 значение достаточно важных объектов питания и существенно расширяют спектр питания креветки.

2.2.3. 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 0,15-0,3 (харпактициды, икринки) до 25 мм (олигохета), то есть в 80-170 раз. Однако если брать не восстановленную длину (олигохета 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 экземпляров (харпактициды).

Диапазон варьирования размеров и количества съеденных жертв также подвержен онтогенетической изменчивости. В наименьшей степени это относится именно к икринкам, диаметр которых варьировал от 0,15 до 1 мм, чаще всего 0,15-0,3 мм. Диаметр икринок, найденных в желудках, не зависел от длины съевшей их креветки. Количество икринок в желудках колебалось от одной 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 фурок, 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 остается в тех же пределах — 0,5-0,7 мм. Количество их варьирует от одного до 150, чаще до 20-30 экземпляров. Больше всего их найдено в полных желудках креветок с длиной тела 5 (50-150 экземпляров) и 6 мм (70-88 экземпляров). У более крупных особей количество харпактицид в желудках резко снижается, достигая минимума у креветок с длиной 8-9 мм. С увеличением размеров, вероятно, они все менее доступны для креветки, становясь случайной добычей.

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 карапакса 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 одного до 40 экземпляров. Но в 82% встреч в желудке имеются 1-5 экземпляров, в половине случаев — единственный экземпляр. Лишь трижды в желудках было насчитано более 10 экземпляров (11, 20 и 38). Сколько-нибудь выраженной связи между количеством съеденных нематод и размером тела креветки не наблюдается. Складывается впечатление, что креветка не охотится

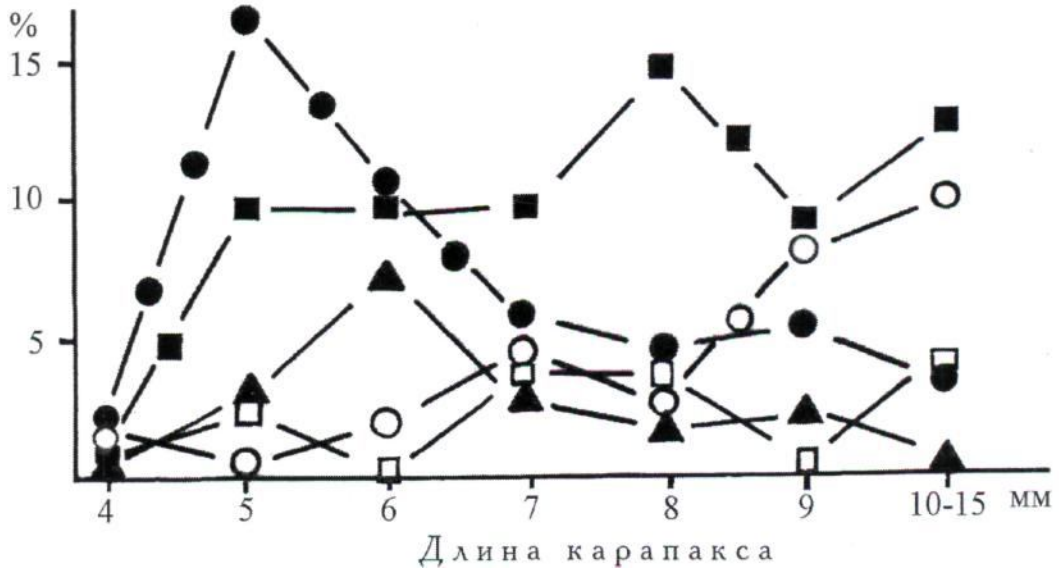


Рис. 41. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка у креветки *Crangon crangon* (второстепенные компоненты). Обозначения — как на рис. 37 и 38

Fig. 41. Ontogenetic variability of food groups composition of virtual food lump in shrimp *Crangon crangon* (secondary food groups). Symbols are same as in fig. 37 and 38 специально за нематодами, хотя при их доступности может вести себя по отношению к ним как пасущийся хищник.

Среди двустворчатых 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 преимущественно 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 встречены в пище более крупных креветок. Для реже встречающегося спата *Mytilus edulis* характерно то же самое.

Количество съеденных моллюсков варьирует от одного до десяти, но почти в 60% случаев в желудках встречается единственная особь, в 33% — 2-4 моллюска, и лишь по одному разу — 8 и 10 экземпляров. 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 *C. crangon* ведет себя преимущественно как хищник-собираТЕЛЬ.

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 они не попадают, а большинство их более 4 и до 12мм. Что касается количества личинок хирономид в желудках, то здесь наблюдается практически обратная картина. Количество их варьирует от одного до 50 экземпляров, и, как правило, они попадают в желудках единственными экземплярами. Но наибольшие количества их встречаются у креветок с длиной до 7 мм. У более крупных особей больше 4-5 экземпляров не встречается. И это, несомненно, и объясняется тем, что креветке становятся доступными крупные личинки хирономид, 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 хирономид молодь креветки может себя вести как пасущийся, а взрослые — как нападающий хищник и, возможно, как некрофаг. Действительно, трудно себе представить, как креветка сворачивает в аккуратную спираль живую, сопротивляющуюся личинку хирономид.

Размеры раковин съеденных брюхоногих можно определить прямым измерением, если раковины в желудке остались целыми (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 (в том числе *Hydrobia ulvae*), 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 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 одной до пяти раковин или 21 оперкулюма. У 72% креветок в желудках встречается одна раковина или один оперкулюм независимо от размеров тела креветки. А вот встречаемость большего количества моллюсков или их оперкулюмов напрямую зависит от размеров тела. Чем крупнее креветка, тем больше моллюсков (до пяти 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 мм как пасущиеся хищники, хотя обычно они довольствуются единственным экземпляром моллюска.

Еще один из пищевых объектов, 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 ка-

рапакса не более 8 мм. Никакой связи между размерами тела клеща и креветки нет. Это же относится и к количеству клещей, которое варьировало от одного до шести 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 таком количестве 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 мм. Их количество в одном желудке составило 1-3 экземпляра. Фораминиферы имели размеры 0,2-1 мм, но чаще всего не более 0,4 мм и всегда встречались единичными экземплярами. То же самое и остракоды, имевшие длину 0,2-1,6, как правило, не более 0,7 мм и обычно попадались поодиночке (очень редко по 2 и дважды — 4 экземпляра).

Питание *S. crangon* в Балтийском море

Материалы по питанию креветки были собраны 05.07.2005 г. и 05.09.2006 г. у побережья Балтийской косы примерно в километре от ее северной оконечности (исследовано 606 желудков, в 80 из которых была обнаружена пища, а 26 были полными) и у побережья Куршской косы в районе пос. Рыбачий (30.06.2007 г. и 29-30.06.2008 г., 51 желудок, из них в 9 встречена пища, а 7 были полными). Глубина лова — от уреза воды до 0,7-1 м. Орудие лова — прямоугольная драга с шириной рабочей стороны 1 м и вертикальным раскрытием 0,5 м. Размеры креветок (ДК) варьировали от 4,3 до 12,4 мм.

Наблюдалась очень слабая интенсивность питания креветок. Примерно лишь у 14% исследованных особей в желудках имелась пища. Одной из причин этого могло быть то, что креветок ловили примерно в полдень, и это совпало с периодом их наименьшей пищевой активности. Но не менее вероятно, что в Балтийском море узкая прибрежная зона не служит для активного нагула креветок.

Грунты обитания *S. crangon* в прибрежных водах Юго-Восточной Балтики заметно отличаются от беломорских в месте сбора наших материалов (см. выше). Обе косы — и Балтийская, и Куршская, имеют аккумулятивное происхождение, сложены песками, приносимыми с юго-запада, и дно прибрежных мелководий тоже выстлано среднеразмерными песками с примесью гравия. Ил в составе осадков практически отсутствует (Блажижин, 1976).

Используя тот же подход, что и выше, для общей характеристики пищи в желудках у *S. crangon* и разделив все найденные в желудках компоненты пищевых комков на несколько групп (песчинки, детрит, остатки растительного происхождения, неопределимые остатки животного происхождения и, наконец, фрагменты животных, чей таксономический статус можно определить хотя бы до класса или отряда), мы обнаружим следующее.

Песок встречается более чем у половины креветок (частота встречаемости 62,9%). Размеры песчинок варьируют от 0,13 до 1,4 мм, то есть в 10 раз. В последнем случае это была единственная песчинка размерами 1,4x1,2x0,9 мм в желудке креветки с длиной карапакса 5,2 мм, то есть длина ее желудка должна быть равна примерно 2,6 мм. Эта единственная песчинка занимала половину его объема. Преобладали в желудках песчинки с размерами 0,25-0,4 мм (диапазон размеров примерно в полтора раза), которые, по Петелину (1967), следует относить к категории средних песков. Это несколько крупнее, чем у креветок Белого моря (см. выше). Возможно, поэтому и количество песчинок в желудках не превышало полутора-двух десятков. В виртуальном пищевом комке доля песчинок составила 15%. Можно предположить, что у *S. crangon* при формировании желудочной мельницы отсутствует селекция песчинок определенных размеров. В ее состав входят в основном песчинки преобладающих в субстрате размеров.

Растительные остатки были встречены всего дважды (2,2%), но один из желудков был буквально набит восемью фрагментами листа высшего растения (*Zostera* sp.?) общей длиной около 10 и шириной 0,2 мм.

Объекты питания, которые мы предварительно идентифицировали как детрит, можно разделить на две группы. Первая — немногочисленные хлопьевидные образования серовато-коричневого цвета, встречающиеся в очень небольших количествах. Они практически не отличаются от детрита, наблюдавшегося нами в желудках *C. crangon* из Белого моря.

Детритоподобные скопления материала, отнесенные нами ко второй группе, представляют собой комки черного или темно-темно-серого оттенков, легко разрушаемые иглой. Обычно они встречались в полных желудках вместе с мелко-мелко раздробленными костями рыбы, составляя до 50% от объема пищевого комка. Единственный полный желудок, содержимое которого мы сначала определили как детрит, содержал темно-серую рыхлую массу со слизью, что скорее производило впечатление чьих-то полуразложившихся остатков. В этой массе были заключены обрывки хитина, мандибулы кладоцер, сперматофоры каляноид и опять-таки обломки рыбных косточек. Это позволило нам предположить, что данная детритоподобная масса представляет собой полуразложившиеся остатки тканей рыбы и что, следовательно, рыба используется креветкой в пищу в мертвом состоянии, как это наблюдалось у данного вида в Белом море. Частота встречаемости собственно детрита очень невелика (10,1%), а доля в объеме конкретных пищевых комков ничтожна. Приведенные в табл. 88 данные о роли детрита в виртуальном пищевом комке завышены за счет как раз той черной детритоподобной массы, которую надо отнести к следующей категории пищевых компонентов — остаткам мертвых животных. В целом роль детрита в питании балтийских креветок минимальна, и это косвенно подтверждает наше предположение (Буруковский, Трунова, 2007, а также см. выше) о том, что детрит для *C. crangon* служит попутной пищей. Примерно то же самое писал Плагман (Plagman, 1940) о роли детрита в питании *C. crangon* Северного моря.

Неопределенные остатки были представлены бесформенными кусками хитина в разной степени мацерации. Поэтому мы предположительно отнесли их тоже к остаткам мертвых животных. Суммируя, можно прийти к выводу, что такие остатки, хоть и встречаются нечасто (частота встречаемости не более 20%), но должны составлять (суммируя «детрит», рыбу и неопределенные остатки) около 19% от объема виртуального пищевого комка. Вероятнее всего, истинное значение должно быть выше, так как очень трудно определить, какая часть ветвистоусых и веслоногих рачков, найденных в желудках (см. ниже), были съедены живыми, а какая — мертвыми.

Форма и консистенция прочих пищевых объектов в общих чертах была сходна с тем, что мы описывали выше. Среди ракообразных выделялись в первую очередь Cladocera и Calanoida. Несмотря на их мелкие размеры, они всегда попадались в очень сильно разрушенном состоянии, из-за чего мы не смогли различить (за исключением одного случая) Naupacticoida и Copepoda sensu stricta. То же самое можно сказать и о Cladocera, среди которых уверенно выделялся только *Cercopages pengoi* благодаря бросающимся в глаза особенностям его строения (Мордухай-Болтовской, 1968). Обычно это была смесь из мельчайших обрывков хитина, образующая в полных желудках рыхлую массу серого цвета, в которой встречались мандибулы или тех, или других рачков, или тех и других вместе, а также сперматофоров каляноид и более-менее крупных обрывков хвостового придатка *C. pengoi*. Из-за этого оценка частоты встречаемости и доли в объеме виртуального пищевого комка этих двух групп довольно приблизительна. Правда, однажды в желудке попались около 20 экземпляров более или менее сохранившихся каляноид с длиной тела 0,6-0,8 мм.

Видимо, именно *C. pengoi* принадлежат характерные сферические яйца диаметром 0,35 мм. Вероятно, это латентные яйца. Однажды они попались в сохранившемся целым марсупиуме этого вида. Как правило, в желудках встречались 1-2 яйца. Единожды попа-

лась раковинка остракоды (0,6 мм). Из высших ракообразных в желудках мы находили амфипод и изопод, обычно разорванных на две части. Они встречались поодиночке. Длина амфипод была равна 4-6 мм, но однажды 9 мм. Изоподы встречались реже. Их длина была 3,5-5 мм. Один раз (у Куршской косы) попалась почти целая *Eurydicepulchra*. Мизиды, как правило, были сильно разрушены. Диаметр их статолитов был равен 1,4 мм, а однажды — 0,1мм. Среди моллюсков более обычны были двустворчатые, которые представлены спатом: *Mya arenaria* (длина 2 мм), *Macoma balthica* (1-1,5 мм) и *Cerastoderma lamarcki* (0,6-0,7 мм). Раковина брюхоногого моллюска была встречена единственный раз. Она имела размеры 1 мм. Среди очень мелких костных фрагментов рыб, которые, вероятно, были съедены мертвыми, однажды попался хрусталик глаза диаметром 0,25 мм и тела спинных позвонков длиной 0,6 мм. Они принадлежали, видимо, мальку.

Таблица 89

**Состав пищи у креветки *Crangon crangon*
в Балтийском море
(у берегов Вислинской и Куршской кос, глубина 0,7-1 м)
Food composition in shrimp *Crangon crangon*
in the Baltic Sea
(Vistula and Curonian splits coasts, depth 0.7-1.0 m)**

сравнить данными то частоте абсолютно детрит, песчинками. рита встречаемости колько встречаемости каляноид с	эти из окажется, встречаемости сравнимый В почти ниже, и	величины Белого что там в Балтике нет, песка а вот кладоцер вполне харпактицид море	с моря, по преобладает с дет частота нес частота и сравнима в (39,4%).
--	--	--	--

Все вышеописанное позволяет сделать вывод, что *C. crangon* у побережий Балтийской и Куршской кос ведет себя как нападающий (на высших ракообразных) или пасущийся (по отношению к клadoцерам и каляноидам) хищник, не пренебрегающий некрофагией.

По частоте встречаемости среди прочих пищевых объектов доминируют Cladocera и Calanoida (табл. 89), которые встречаются, соответственно, в каждом третьем-четвертом желудке (30,6 и 22,5%), и такая малая частота встречаемости доминирующих по этому показателю объектов питания с первого взгляда кажется странной. Но если

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Cladocera	30,6	4,8	3,0
Calanoida	22,5	6,4	6,0
Амфиподы	18,0	26,1	24,2
Мизиды	13,5	15,7	15,1
Детрит	10,1	6,4	3,0
Икринки	10,1	—	—
Рыба	7,9	8,5	6,0
Bivalvia	7,9	1,8	—
Изоподы	6,7	6,7	6,0
Коловратки	6,7	—	—
Полихеты	2,2	0,6	—
Растительные остатки	2,2	3,0	3,0
Раковинные амебы	2,2	—	—
Капельный жир	2,2	—	—
Остракоды	—	—	—
Тинтиниды	—	—	—
Личинки хирономид	—	—	—
Gastropoda	1,1	—	—
Книдарии	1,1	—	—
Неопределенные остатки	6,7	3,6	3,0
Песок	62,9	15,0	6,0
Коэффициент Фрермана — 1	3.	Всего	69,3
Всего желудков, шт.	89	33	33

совпадения, например, частот встречаемости амфипод (18% в Балтийском и 17% — в Белом морях) и икринок (10,1 и 11,1, соответственно). Но все же это, вероятно, совпадение, не дающее оснований для каких-то выводов. У балтийских креветок в желудках полностью отсутствуют нематоды. Частота встречаемости других общих объектов питания в Балтике значительно ниже, а список пищевых объектов из разряда второстепенных и случайных короче. Это, несомненно, объясняется и малой пищевой активностью, и характером субстрата, очень бедного органикой.

Заметно отличается и состав виртуального пищевого комка (табл. 89). В нем полностью доминируют высшие ракообразные, прежде всего амфиподы, мизиды и изоподы (соответственно, 26,1, 15,7 и 8,5%), составляющие вместе половину объема виртуального пищевого комка. За ними следуют планктонные ракообразные (веслоногие и ветвистоусые), вместе занимающие около 11% объема пищевого комка. Высшие ракообразные, вероятнее всего, были съедены живыми. Планктонные вряд ли, так креветка была нами собрана практически в прибойной зоне, в месте стыка моря и дна. Здесь должна быть большая доля погибшего планктона. Поэтому мертвые организмы (рыба, неопределенные остатки) можно поставить на второе место. Все остальные объекты питания имеют очень маленькое значение в питании *C. crangon* Юго-Восточной Балтики.

Из приведенного выше описания вырисовывается облик нападающего хищника, не пренебрегающего трупами, но в первую очередь питающегося высшими ракообразными на дне. Если к этому добавить высокую суммарную частоту доминирования (69,3 а у беломорского *C. crangon* — 33%), довольно большое количество доминирующих пищевых объектов (9, не считая песка, а у беломорского — 11 на значительно более длинный список пищевых объектов) и коэффициент Фроермана, равный 1,43 (а у беломорского — 2,63), то этот вывод подтвердится. Можно утверждать, что в прибрежной полосе Юго-Восточной Балтики *C. crangon* выступает в роли бентофага, нападающего хищника, питающегося в первую очередь высшими ракообразными и не пренебрегающего некрофагией.

Обсуждение

При оценке состава пищи креветки *C. crangon* необходимо учитывать, что наши материалы за все три года были собраны в течение одного месяца (с 13 июля по 8 августа) и характеризуют 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. Так, Ромеро с соавт. (Romero et al., 2004) отмечали, что у *Munida subrugosa* у берегов Огненной Земли детрит встречался в пище весной и летом, исчезая осенью и зимой. Вероятно, этим же можно объяснить то, что при общем сходстве спектра питания беломорского крангона с таковым из остфризских ваттов и Гельголандской бухты (Plagman, 1940) мы не обнаружили в желудках креветки науплиев и циприсовидных личинок *Balanus*, а также каннибализма, описанного вышеупомянутым автором и Oh et al. (2001). Однако общее сходство состава пищи у беломорских и североморских представителей вида налицо.

Плагман (Plagman, 1940) называет *C. crangon* всеядным животным (Allesfresser). И действительно, уже предварительная характеристика пищевого комка показывает, 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 в том числе и консументом 1-го порядка, а также и более высоких уровней в трофической пирамиде.

Единственное серьезное расхождение — это удивительно редкая встречаемость песчинок в желудках креветок (0,30%) (Плагман, 1940). Как показано выше, в Белом море песок встречается практически в каждом желудке (частота встречаемости 89,8%), составляя до 30% 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 они выполняют функцию гастральной мельницы, утраченной у многих каридных креветок. Это вполне логичное предположение. Поскольку у *S. crangon* также отсутствует гастральная мельница (Factor, 1989), мы считаем, что песок у этого вида тоже выполняет ее функцию (см. также Буруковский, Трунова, 2007).

О значении детрита как источника энергии написано очень много, в том числе и для креветок (Буруковский, 1989а; Буруковский, Иванова, 2004, а также ниже, соотв. раздел). Однако роль детрита в питании *S. 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 71,7 и 24,6%). 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 частоты встречаемости с таковой песка позволяет предположить, что их попадание в желудки вызвано «неаккуратностью» креветки, пополняющей свою «гастральную мельницу» песчинками и захватывающей одновременно детрит.

Косвенным подтверждением этому служит почти полное отсутствие детрита в желудках *S. crangon* у Балтийской косы (Балтийское море) (см. выше) и у о-ва Мэн, (Oh et al., 2001). Там и там он обитает на песчаных и гравийных грунтах.

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; Монаков, 1998, *Palaemon elegans* и *Nematopalaemon hastatus* — в данной книге), встречается в желудках мелководных пандалид (Микулич, 1982). С этой точки зрения находки растительных остатков в питании *S. 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 последними. Если это так, то детрит и растительные остатки не представляют собой специальный объект охоты креветки, и их можно считать дополнительными источниками органики, обычно не требующими специальных усилий со стороны креветки для их добывания. Могут быть и исключения, на что мы указали выше, при описании питания вида в Балтийском море.

В Белом море среди остальных компонентов пищевого комка (табл. 88) мало активно-подвижных животных. К последним с уверенностью можно отнести, пожалуй, только амфипод, которые начинают играть существенную роль в питании беломорского 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 семейства 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 *S. crangon*. Это харпактициды, спат и сеголетки двустворчатых моллюсков, мелкие нематоды и амфиподы (или их молодь), олигохеты, 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.) и даже позвоночных (мальки колюшек и других рыб).

Частота встречаемости различных объектов питания и состав виртуального пищевого комка меняются от места к месту, в зависимости от времени суток и особенностей субстрата, и от года к году — в зависимости от флюктуации доступности тех или иных объектов питания, но в первую очередь — от размеров тела креветки. Ювенильные особи питаются практически одними харпактицидами, количество которых в одном полном желудке может достигать 80-150 экземпляров. 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, Кф), а также индекс доминирования (частота встречаемости желудков, в которых отдельный объект питания составляет более 60% объема пищевого комка) и количество объектов питания, преобладающих в пище. На основании их мы выделили у креветок два основных модуля пищевого поведения: креветки-собиратели (детритофаги и некрофаги) и хищники (пасущиеся, нападающие, хищники-собиратели и хищники-оппортунисты). Подробно об этом см. Буруковский (1985), а также ниже, в соответствующем разделе.

Средний Кф у *S. crangon* из Белого моря равен 2,63. При его расчете не учитывалась 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 *S. crangon* по способу добывания пищи можно считать стоящим ближе к хищникам-собирающим (Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985). Это сочетается с относительно низкой суммарной частотой доминирования (30,5%) и относительно большим числом доминирующих в пищевом комке объектов питания (13), что тоже характерно для хищников-собирающих, формирующих свой пищевой комок за счет нескольких разных объектов питания. Но интегральные характеристики питания (точнее, способов охоты) *S. crangon*, также подвержены онтогенетическим изменениям (рис. 42, по материалам сборов 2004 г., рис. 43).

Частота доминирования наибольшая у самых мелких и у самых крупных особей и наименьшая у размерной группы с длиной карапакса 7 мм (рис. 42, 1). 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 коэффициент 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 *S. 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 возрастает среднее количество разных жертв в желудках (рис. 42, 2). 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 Кф и количество доминант (рис. 42, 2,3). И лишь у креветок

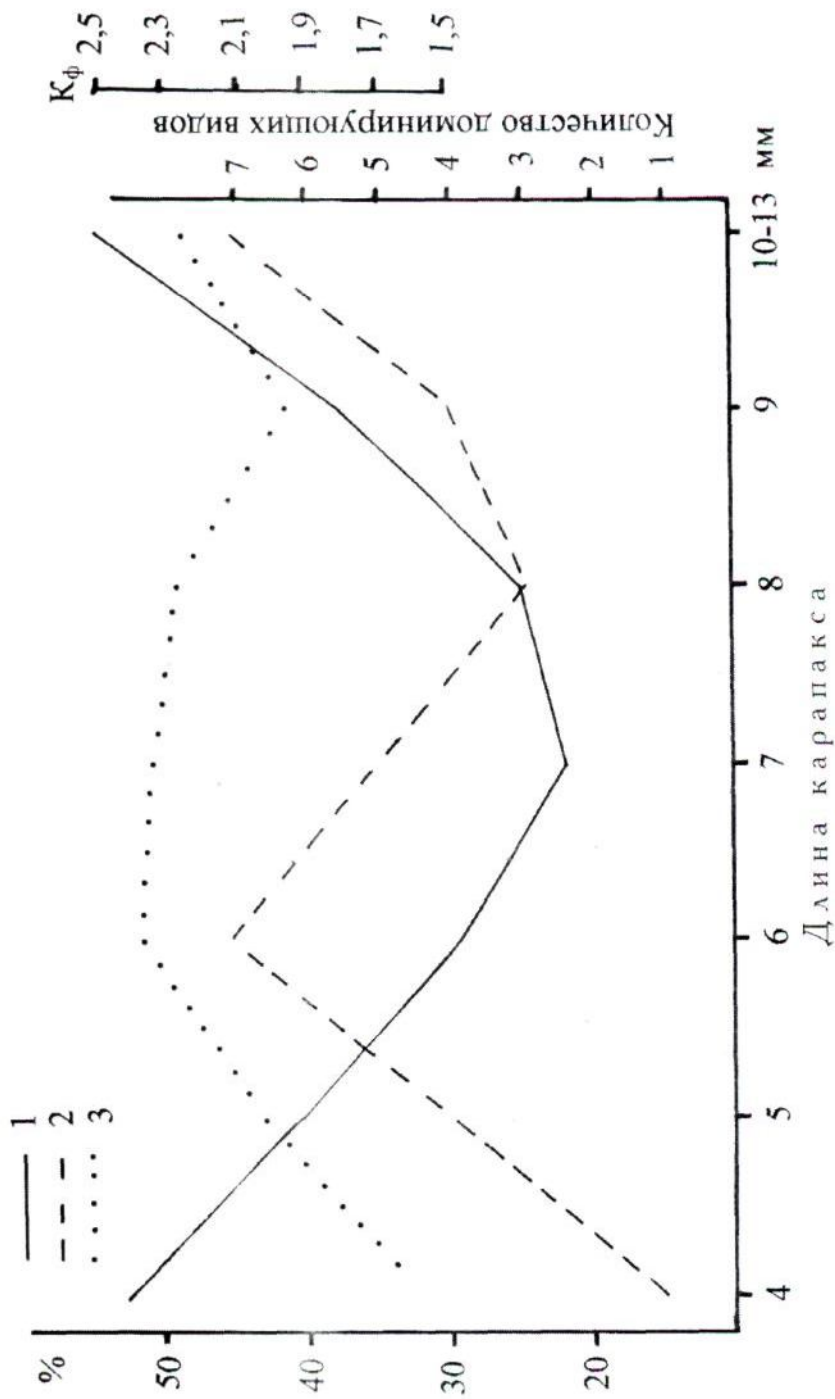


Рис. 42. Онтогенетическая изменчивость интегральных характеристик питания креветки *Crangon crangon*.

1 — частота доминирования объектов питания; 2 — количество доминирующих объектов питания; 3 — среднее количество объектов в пищевом комке (коэффициент Фроера)

Fig. 42. Ontogenetic variability of integral characteristics of shrimp *Crangon crangon* feeding. 1 — frequency of occurrence of food groups dominance; 2 — number of dominant food groups; 3 — average number of food groups in food lump (Froer's index)

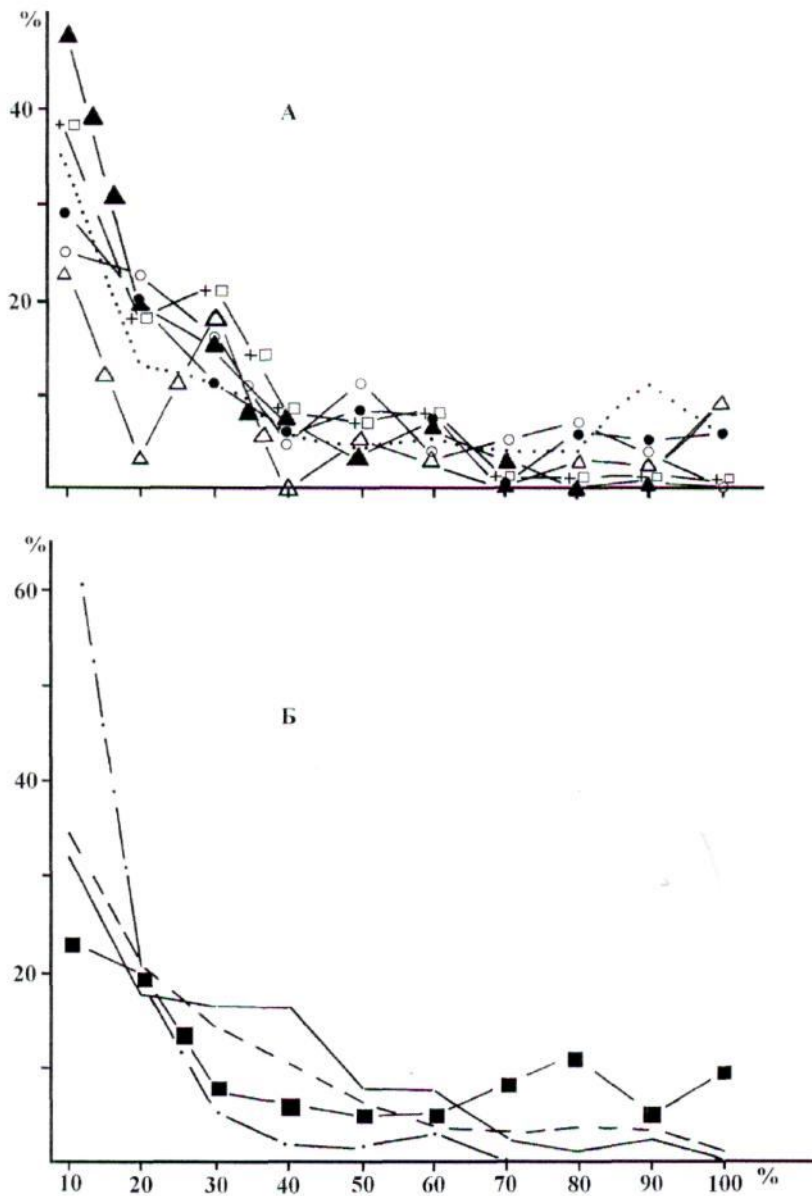


Рис. 43. Характеристика способов добывания пищи у креветки *Crangon crangon* из Белого моря. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках. По оси ординат нанесена частота встречаемости, по оси абсцисс — величина «порции», выраженная в процентах к объему виртуального пищевого комка. Обозначения — как на рис. 37 и 38.

А — компоненты виртуального пищевого комка, съеденные живыми.

Б — то же, но неживыми (не считая растительных остатков)

Fig. 43. Characteristics of food capture mode in shrimp *Crangon crangon* of the White Sea. Different food "portions" frequency of occurrence in stomachs. On ordinate axis — frequency of occurrence, on abscissa — value of "portion" (in % of volume of virtual food lump. Symbols are same as in fig. 37 and 38. A - components of virtual food lump that were eaten by alive. Б — same, but they were eaten in dead state (without vegetable remains)

с длиной 8-9 мм и крупнее все три интегральные 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 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-собиратель. Наконец, взрослые, половозрелые особи крупнее 9 мм начинают демонстрировать поведение нападающих хищников. Поэтому неудивительно, что О с соавт. (Oh et al., 2001, p.211), изучавшие питание у креветок с ДК 8-16 мм, считают *C. crangon* именно хищником ("..it is an ecologically important benthic predator"), в питании которого преобладают высшие ракообразные (прежде всего мизиды) и молодь рыб. С этим невозможно не согласиться, но в Белом море он в течение большей части жизни выступает, прежде всего, в качестве потребителя мейобентоса, собирателя-некрофага и детритофага. Последнее, вероятно, преадаптировано необходимостью постоянного пополнения желудочной мельницы «жерновами»-песчинками. И лишь на последних этапах онтогенеза *C. crangon* переходит к активной охоте за высшими ракообразными.

Пример изменения не столько спектра питания, сколько преобладающего охотничьего поведения у креветок из балтийского побережья свидетельствует о том, что *C. crangon* может быть очень лабильным в этом отношении не только в процессе онтогенеза, но и в зависимости от особенностей биотопа. И это заставляет предположить, что онтогенетическая изменчивость способов охоты креветки отражает биотопические особенности его онтогенеза.

***Crangon allmanni* Kinahan 1857**

Crangon allmanni — обитатель восточной части boreальной Атлантики. Он распространен от вод вокруг Исландии к Фарерскому плато, Северному и Ирландскому морю, в Бискайском заливе и прибрежных водах Великобритании; достигает юго-восточной части Баренцева моря (в районе, прилегающем к Воронке), а в Белом море обитает в Мезенском и Онежском заливах и в северной части Горла. Его находки у южных берегов Англии и Ирландии считаются сомнительными (Кузнецов, 1964; Allen, 1960; Спиридонов с соавт., 2008).

Диапазон глубин обитания — от 16 (в водах Дании и иногда в других местах), но, как правило, от 20 до 160, преимущественно 40-100 м (Walker, 1892; Allen, 1960). Максимальные глубины — до 900 м (Датский пролив и склоны Фарерского плато) (Спиридонов с соавт., 2008). В Баренцевом море ловится на глубине 85-104 м, в северной части Горла был найден на глубине от 0 до 6 м (Кузнецов, 1964), но в июне 2004 г. пойман на глубине 35,6-48,3 м, а в Онежском заливе — в начале августа 2006 г. на глубинах 6,9-31,8 м (см. ниже). У Нортумберленда встречается глубже 16 м на всех типах грунтов, кроме скальных. На глубинах менее 15 м может попадаться в уловах вместе с *C. crangon* (Allen, 1960). В Гельголандском желобе (Северное море) встречался на глубинах около 50 м.

Аллен (Allen, 1960) исследовала содержимое более 350 желудков, из которых лишь 54% содержали пищу. Креветка питалась преимущественно живыми ракообразными и полихетами (частота встречаемости соответственно 63,3 и 51,6%). Моллюски, фораминиферы и офиуры встречались значительно реже, так же, как чешуя мерланга, которая най-

дена только в желудках креветок, пойманных на меньших глубинах. В пище всегда присутствовали ил (детрит? — Р.Б.) и песчинки. Среди съеденных полихет преобладали *Nephtys* (около 90%) и *Glycera* (около 10%). Ракообразные были представлены разнообразнее. Среди них встречены мелкие кумовые, амфипода, каляноида и молодь самого *S. allmanni*. Среди идентифицированных моллюсков наиболее обычны были двустворчатые *Dosinia lupinus*, *Venus striatula* и заднежаберная гастропода *Cylichna cylindrica*. Составы пищевых комков у креветок, пойманных в прибрежье и на удаленных от берега станциях, отличаются очень мало, так же, как состав пищи самцов и самок.

Наши материалы по питанию этого вида были собраны в Гельголандском желобе Северного моря (11.08.2004 г., 08.08. и 21.10.2005 г., 22.07. и 27.07.2006 г. в координатах 54°08' с.ш., 07°50'-07°53' в.д., на глубинах 55-57 м) и в Белом море (в рейсах НИС «Профессор Кузнецов»: в мае 2004 г., Горло, глубина 35,6-48-3 м, а также в июле 2006 г. — юго-восточная часть Онежского залива, на глубинах 6,9-31,8 м). У *S. allmanni* из Северного моря исследовано 639 желудков (в 351 из них была обнаружена пища, а 92 были полными). Размеры креветок (ДК), пойманных в Горле: у самцов 3,7-10,6; у самок — 3,4-14,9 мм; из 39 исследованных желудков в 18 была пища, а 3 из них — полные. Размеры креветок в Онежском заливе: самцы — 4-6,9, а самки — 3,5-11,5 мм; исследовано 169 желудков, в 103 из них имелась пища, а 27 были полными.

Беломорские материалы собраны в двух сильно различающихся районах моря: Горле и Онежском заливе. Первый район (табл. 90) характеризуется очень высокой гидрологической активностью, быстрыми течениями, относительно высокой соленостью (30-32‰). В связи с этим здесь осадки представлены преимущественно песком (70% всех фракций), галькой, гравием. А в бентосе доминируют прикрепляющиеся формы. В Онежском заливе, куда поступают стоки реки Онеги и других рек, осадки в основном песчано-алевритовые, а соленость 24-30‰ (Кленова, 1974; Berger, Naumov, 2001; Спиридонов с соавт., 2008).

Именно поэтому мы решили не объединять небольшой материал, собранный в Горле Белого моря, с материалами из Онежского залива для того, чтобы узнать, влияет ли биотоп на состав пищи креветок. С первого взгляда напрашивается положительный ответ. Действительно, детрит встречается лишь в каждом 3-м желудке (37,5%), значительно уступая частоте встречаемости песка (93,7%), размеры которого были 0,1-0,3 мм. Правда, в одном из полных желудков детрит составлял 60%, тогда как песок, присутствующий во всех трех полных желудках, занимал лишь 10-20% их объема. Складывается впечатление, что в пище креветок в Горле преобладают эпибентосные объекты питания (табл. 90): гидроидные полипы, среди которых *Laomedea longissima* (?) фрагментами по 12 и 8 мм, кладка брюхоногих моллюсков (*Buccinum*?), занимающая 90% объема одного из полных желудков, усоногий рак. Остальные объекты питания достаточно типичны для представителя рода *Crangon*. Единственный двустворчатый моллюск, встреченный в желудке, оказался *Nuculana tenua* длиной 1,3 мм. Попались и откровенно полуразложившиеся остатки какого-то беспозвоночного. Относятся ли обрывки веслоногих раков к харпактицидам, установить не удалось из-за их фрагментарности. Интересно также, что на глубине 39,8 м у креветок дважды попались бесформенные остатки растительного происхождения. В целом же малое количество исследованных желудков не дает возможности сделать определенные выводы.

Материалы по питанию *S. allmanni* в Онежском заливе (табл. 91) более обширны, и это позволяет нам дать более подробную общую характеристику компонентов его пищевого комка, используя подход, примененный к предыдущему виду, то есть подразделить их на следующие группы: песчинки, детрит, остатки растительного происхождения, неопределимые остатки животного происхождения и, наконец, остатки животных, чей таксономический статус можно определить хотя бы до класса (например, Ostracoda) или отряда (например, Amphipoda).

Состав пищи у креветки *Crangon allmanni* из Горла Белого моря Food composition in shrimp *Crangon allmani* in the narrow entrance to the White Sea

Объекты питания	Частота встречаемости, %
Детрит	37,5
Копеподы	25,0
Гидроидные полипы	25,0
Полихеты	18,8
Фораминиферы	18,8
Растительные остатки	12,5
Рыба	6,2
Bivalvia	6,2
Кладка Gastropoda	6,2
Усоногие раки	6,2
Неопределенное ракообразное (личинка?)	6,2
Неопределенные остатки	18,8
Песок	93,7
Всего 16 желудков	

Песчинки встречались почти в каждом желудке (частота встречаемости 79,4%). Их количество варьировало от 2-3 до сотен песчинок. Чаще всего их количество варьировало около одного-двух десятков. Размеры их составляли 0,05-0,8 мм. Однако как самая мелкая (до 0,15 мм), так и самая крупная их фракции (крупнее 0,4 мм) попадались единично. Преобладали песчинки размерами 0,15-0,3 мм, то есть их можно отнести к разряду мелких песков (Петелин, 1967). Доля песчинок в виртуальном пищевом комке составляет 21%, или более одной пятой его объема. А почти в 16% желудков он занимал более 60% их объема.

Детрит в желудках *C. allmanni* из Онежского залива (табл. 91) представлен двумя разновидностями. Первая достаточно типична. Это масса серого или коричневатого цвета, распадающаяся в капле воды с образованием хлопьеобразных структур. Как правило, такой детрит попадает в полупустых желудках, но однажды составил 90% объема пищевого комка. Вторая разновидность с первого взгляда не отличалась от первой, но в капле воды при большом увеличении обнаруживалось, что детритоподобная масса в основном состоит из огромного количества мельчайших обрывочков хитина, по которым обычно невозможно определить его происхождение. Наряду с этим наблюдались все переходы от такого материала к смеси похожих мелких хитиновых обрывков, но менее мацерированных. Среди них попадались обрывки мандибул копепоид и кладоцер, а также другие узнаваемые скелетные элементы. И, наконец, в нескольких желудках мы встретили смесь из сильно разрушенных копепоид и кладоцер с вкраплением частиц детрита. То, что там присутствуют обе эти группы ракообразных, можно было определить лишь по мандибулам. Целые копепоиды были нами найдены всего в двух желудках. Это были харпактициды, имеющие размеры 1,5, 0,7 и 0,4-0,5 мм. В последнем случае их количество составляло примерно 30 экземпляров, большая часть полуразрушенных, но не настолько, чтобы нельзя было их идентифицировать и измерить. Целая кладоцера (*Podon leucarti*) нам встретилась единственный раз. Остальных всегда можно было опознать только по

мандибулам, из-за чего их частота встречаемости и доля в виртуальном комке должна быть сильно заниженной, а копепод — наоборот. Поэтому мы объединили в таблице кладоцер вместе с копеподами. Можно предположить, что креветка в Онежском заливе питается преимущественно мертвыми копеподами и кладоцерами в местах их скопления на дне (например, в «гидрологической тени» каких-то предметов, обеспечивающих задержку и накопление оседающих рачков). Там их трупки проходят все стадии превращения в детрит и служат объектом питания для *C. allmanni*. Детрит в целом встречается несколько чаще песка (86,8%) и составляет почти треть объема виртуального пищевого комка (31,6%).

Растительные остатки в желудках *C. allmanni* попались лишь однажды. Это были сильно мацерированные обрывки бурых водорослей, что неудивительно, так как креветка была поймана на глубине 27-29 м.

Оценить место в диете креветки из Онежского залива мертвых животных очень трудно. Несомненные мертвые животные (мальки рыб с неповрежденными покровами, насекомые, клещи и т.п.) встречены не были. В желудках попадались обтрепанные куски хитина, волокнистые остатки, обрывки тканей со следами разложения. Мы относили их в разряд неопределенных остатков, но они были редки (10,9%) и в очень небольших количествах. Возможно, их малая роль компенсировалась поеданием мертвых копепод и кладоцер, которые иногда составляли до 80% объема отдельных желудков, но определить, какая часть их была съедена мертвыми, а какая — живыми не представлялось возможным. В целом смесь этих рачков вкупе с облепившим их детритом встречалась с частотой 22,1% и составляла 11% от объема виртуального пищевого комка. По частоте доминирования они находятся на 3-м месте после песчинок и детрита (10,5%).

В результате оказывается, что детрит и смесь копепод и кладоцер на разных стадиях разрушения занимают в сумме почти половину виртуального пищевого комка и, следовательно, служат главными объектами питания *C. allmanni*.

Среди объектов питания, съеденных живыми, первые два места занимают полихеты и двустворчатые моллюски (частота встречаемости, соответственно, 54,4 и 48,5%). Полихеты представлены почти исключительно эррантными формами. Лишь один раз были встречены щетинки Spionidae. В желудках, как правило, присутствовали относительно мелкие фрагменты тел и щетинки. По одному разу попались кусок червя длиной 1,4 мм и целая особь длиной 2,7 мм. На дорсальной стороне последней осталось несколько элитр. Следовательно, этот фрагмент принадлежал червю из семейства Polinoidea. Доля полихет в виртуальном пищевом комке составляла 5,8%.

Двустворчатые моллюски были представлены *Macoma* sp. (длиной 0,7 мм), *Musculus* sp. (длиной 1,25 мм), встретившимися по одному разу, но главным образом попадался спат моллюска из семейства Cardiidae (*Cerastoderma* sp.?), размеры которого варьировали от 0,65 до 1,25 мм (чаще всего 0,7-0,8 мм). Они встречались обычно поодиночке, максимум, 3 экземпляра. Хотя частота встречаемости моллюсков чуть меньше, чем у полихет, их доля в объеме реконструированного пищевого комка в два раза выше (12,1%).

Забегая вперед, можно отметить, что брюхоногие в желудках *C. allmanni*, напротив, очень редки (частота встречаемости 2,9%), единичны и представлены преимущественно молодью *Cylichne* sp. (*Opisthobranchia*) размерами 0,9-1,7 мм.

Вслед за этими двумя пищевыми объектами по частоте встречаемости идут икринки сферической формы (19,1%) и неизвестной принадлежности с размерами 0,07-0,25 мм. Они встречаются поодиночке и никакой заметной роли в питании креветки не имеют.

Зато фораминиферы, частота встречаемости которых 16,2%, составляют 4,2% от объема виртуального пищевого комка. Они представлены одним видом: *Ammobaculites cassis*. Он относится к агглютинированным фораминиферам, и размеры немногих целых особей варьируют от 0,7 до примерно 2,5 мм.

Остальную часть виртуального пищевого комка занимают ракообразные, среди которых чаще всего встречались остракоды (14,7%), которые обычно попадались поодиночке, изредка по 2-3 рачка. Длина раковин 0,1-0,9 мм. Они составляют 4,7% объема пищевого комка. Значительно реже (4,4%) встречались кумовые раки, которые, однако, имеют долю в объеме пищевого комка почти в полтора раза больше (6,8%), так как значительно крупнее. Их размеры достигали примерно 3-4 мм. Судя по степени сохранности, они были съедены живыми. Другие высшие раки, чьи фрагменты, найденные в желудках, поддавались объединению для восстановления длины тела, имели примерно сходные размеры: амфиподы — 1-2 мм, танаидацеа — 3 мм (кумовые — см. выше).

Таблица 91

**Состав пищи *Crangon allmanni* в Онежском заливе Белого моря
(июль 2006 г.) Food composition in shrimp
Crangon allmani in the Onega Bay of the
White Sea (July 2006)**

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования, %
Детрит	86,8	31,6	15,8
Полихеты	54,4	5,8	5,2
Двустворчатые моллюски	48,5	12,1	—
Копеподы и кладоцеры	22,1	11,0	10,5
Икринки сферической формы	19,1	—	—
Фораминиферы	16,2	4,2	—
Остракоды	14,7	4,7	—
Амфиподы	5,9	1,1	—
Кумовые раки	4,4	6,8	5,2
Нематоды	4,4	—	—
Танаидацеа	2,9	1,6	—
Гастроподы	2,9	—	—
Щетинкочелюстные	1,5	—	—
Растительные остатки	1,5	—	—
Неопределенные остатки	10,9	—	—
Спикулы губок	1,5	—	—
Песок	79,4	21,0	15,8
Коэффициент Фрое рмана —		Всего	36,7
Всего желудков, шт.	68	19	19

Итак, виртуальный пищевой комок креветки *S. allmanni* в Онежском заливе состоит из трех главных компонентов: детрита вместе с вмещенными в него копеподами и кладоцерами (42,6%), двустворчатых моллюсков (12,1%), ракообразных (14,2%). Полихеты (5,8%) и фораминиферы (4,2%) играют хоть и второстепенную, но тоже заметную роль в питании этого вида в Онежском заливе.

Обращает на себя внимание относительно низкая частота доминирования (36,7%, включая сюда детрит): лишь в каждом третьем полном желудке какой-то объект питания составлял больше 60%. И в первую очередь это детрит и смесь копепод с кладоцерами. Судя по величине коэффициента Фроермана, *S. allmanni* в процессе питания сочетает такие способы охоты, как нападение и собирательство, но скорее он все же хищник-собира-

тель. Большая доля детритофагии делает его по способу охоты похожим на хищников-оппортунистов. К сожалению, малый объем материала не позволяет исследовать онтогенетическую изменчивость состава пищи и способов охоты этого вида в Онежском заливе.

В Северном море материалы по питанию *C. allmanni* были собраны практически в одной точке: в Гельголандской бухте, располагающейся в юго-восточной части моря, юго-западной Гельгоганда — его самого крупного острова. Материалы более обширны, чем собранные в Белом море (табл. 92).

Используя тот же подход, что и выше, мы обнаруживаем следующее. Песчинки присутствовали почти в каждом из исследованных желудков. Размеры песчинок варьировали от 0,05 до 0,7 мм, а их количество в одном желудке — от 3-10 до сотен. Преобладают по размерам песчинки 0,3-0,5 мм. Следовательно, их можно отнести к фракции средних песков (Петелин, 1967). Средняя частота встречаемости песка составляет 81,8%. В полных желудках песок, как правило, не превышает 10% объема пищевого комка. Это примерно половина всех полных желудков. Но в 14,3% его доля варьирует в пределах 60-80% объема. В среднем в составе виртуального пищевого комка песчинки составляют 16,3%. Это лишь ненамного уступает тому, что мы наблюдали у креветок из Онежского залива.

Детрит в желудках североморских *C. allmanni* более однороден по составу. Это обычно рыхлая масса серого или серовато-бежевого, редко почти черного цвета. Иногда он может быть слегка вязким по консистенции. Частота его встречаемости несколько меньше, чем у песчинок (72,4%), но в принципе он тоже попадает почти в каждом желудке — хотя бы в следовых количествах. В полных желудках он обычно не превышает половины объема пищевого комка, однако в 6,5% желудков его доля превышает 60%, а два желудка были заполнены исключительно детритом. Доля детрита в виртуальном пищевом комке составляет 16,3%. Еще одна его особенность в том, что он более или менее однороден и не содержит мельчайших скелетных остатков.

Растительные остатки тоже встречаются в пищевых комках *C. allmanni* из Гельголандского желоба, хотя и очень редко (частота встречаемости 1,4%, то есть всего в пяти желудках из 351 исследованных). Среди них совершенно отсутствуют нитчатые водоросли. Клеточная структура, типичная для растений, различима с трудом. Принадлежность остатков даже приблизительно определить невозможно. В одном полном желудке, правда, они составляли 60% от его объема или 0,2% от объема виртуального пищевого комка. Несмотря на это, их все же следует считать случайным компонентом пищевого комка.

Компоненты пищевого комка, отнесенные нами в разряд «неопределенных остатков», можно подразделить на две группы. К первой мы относим обрывки хитина, находящиеся на той или иной стадии разрушения и не поддающиеся идентификации с точки зрения их таксономической принадлежности. Возможно, это остатки ракообразных, съеденные в предыдущем акте питания, или же остатки мертвых полуразложившихся жертв. Мы склонны принять второе предположение. Они встречались с частотой 6,5%, как правило, в полупустых желудках и лишь трижды составляли 10-20% от объема пищевого комка в полных. Их доля в объеме виртуального пищевого комка очень мала (0,6%). Другая группа компонентов пищевого комка, относимая нами к категории неопределенных остатков, встречается, как минимум, в два раза чаще и представляет собой обрывки тканей волокнистой или студенистой консистенции, скомканные и облепленные детритом. Мы считаем их полуразложившимися остатками каких-то животных, съеденных мертвыми. То, что *C. allmanni* питается трупами животных, несомненно, так как подтверждается, как это было описано нами для *C. crangon*, находками в желудках клещей и их личинок, а также имаго насекомых, которые могли попасть на глубину около 50 м только в мертвом состоянии. Одно из таких насекомых имело длину около 2,5 мм, а дважды они составляли 60 и 100% объема виртуального пищевого комка. По аналогии мы всю совокупность таких пищевых объектов относим к остаткам мертвых животных и констатируем, что у *C. allmanni*

детритофагия встречается с частотой, не меньшей 20%, и составляет вкуче 8,4% объема виртуального пищевого комка.

Вместе эти три категории компонентов пищевого комка составляют 39% объема реконструированного среднего пищевого комка, то есть немногим меньше его половины.

Объекты питания, съеденные живыми, можно разделить на три группы в зависимости от их частоты встречаемости. В первую входят полихеты, которые встречаются почти в два с половиной раза реже, чем детрит (29,1%), но полностью доминируют среди прочих объектов питания. Полихеты представлены, как минимум, четырьмя-пятью видами, среди которых полностью преобладают эррантные формы, в том числе представители семейств Polinoidea и Glyceridae (*Glycera* sp.). Обращает на себя внимание, что в 15 из 92 полных желудков 80-100% объема занимали полихеты. В желудках попадались куски тел длиной от 3 до 35 мм, чаще всего 3-4 мм. Складывается впечатление, что это фрагменты одной особи. Лишь единожды в одном желудке были найдены более 10 фрагментов полихет трех или четырех видов, каждый 1-2 мм длиной. Поэтому доля в объеме пищевого комка полихет почти в полтора раза больше, чем детрита (21,9%), который встречается в два с половиной раза чаще. На первом месте стоят полихеты и по коэффициенту доминирования (21,7%).

К второстепенным объектам питания относятся мизиды, офиуры и амфиподы. Среди них на первом месте мизиды, которые, правда, встречаются в два раза реже полихет (15,1%). Они представлены в желудках или статолитами, или же целиком. Второй вариант значительно чаще. Поэтому мизиды составляют 13,7% виртуального пищевого комка и доминируют в полных желудках с частотой 14,1%. В 10 желудках они занимают 90-100% объема. Собственно полихеты и мизиды — основные жертвы *C. allmanni*. В желудке обычно представлены 1-3 особи длиной 13-14 мм. Это половозрелые рачки, так как в марсупиуме самок содержатся развивающиеся эмбрионы или личинки.

Примерно такая же частота встречаемости у офиур (14,5%), фрагменты которых легко узнаваемы даже по отдельным скелетным элементам рук. Именно ими, как правило, они и представлены в желудках. Это объясняет, почему доля офиур в объеме виртуального пищевого комка составляет всего 4,1%. Лишь дважды в полных желудках попались почти целая и целая особи. Диаметр диска последней равен 2 мм. То же самое относится к амфиподам, частота которых немногим меньше (12,8%), но доля в объеме пищевого комка примерно такая же, как и у офиур (5,6%). Они тоже встречаются в желудках в небольших количествах, всего два раза составляя более половины объема полного желудка. Среди амфипод лишь однажды попались представители Nuretiida длиной 5-6 мм. Изредка встречались фрагменты тел Caprellida, но чаще всего в желудках присутствовали Gammarida, как правило, обрывками единственного экземпляра, максимум, четырех. Их длина варьировала от 0,8 до 11 мм, чаще всего 2-3,5 мм.

Все прочие объекты питания можно назвать или малозначащими, или редкими. К малозначащим мы относим те объекты питания, которые имеют относительно большую частоту встречаемости, но никогда не достигают или не превышают 10% от объема полного желудка. Например, морские ежи, фораминиферы (соответственно 11,4 и 9,1%). Редкие объекты питания при низкой частоте встречаемости могут попадаться в относительно больших количествах, занимая больше 60% объема пищевого комка. Это, например, двустворчатые (*Masota* sp. длиной 1,2 мм) и брюхоногие моллюски. Последние были представлены не только самими моллюсками, но и кладками их яиц. В Гельголандском желобе среди них доминировали заднежаберные моллюски *Diaphana* sp. и их кладки. В одном желудке встречались до 5 экземпляров с раковиной 2-3,5 мм. Один раз попалась *Natica* sp. примерно тех же размеров. Сюда же можно отнести различных ракообразных (молодь раков-отшельников, крабов, ювенильную *Munida* sp., какого-то рачка из семейства Axiidae длиной 3-4 мм). Отдельно надо остановиться на креветках не только потому, что они, встречаясь почти в 6 раз реже, чем офиуры (частота встречаемости

2,3%), занимают в виртуальном пищевом комке объем, сравнимый с объемом офиур. Особенность их еще в том, что они представлены исключительно молодью самого *S. allmanni*. Креветки встречались всего 8 раз в желудках, из них 4 раза — в полных, занимая каждый раз 90-100% их объема. Общая длина их была равна 12-13 мм. Эти случаи несомненного каннибализма можно объяснить тем, что были съедены линяющие особи, не нашедшие хорошего укрытия.

Таблица 92

Состав пищи креветки *Scragon allmanni* (Северное море) Food composition in shrimn *Scragon allmani* (the North Sea)

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Детрит	72,4	16,3	6,5
Полихеты	29,1	21,9	21,7
Мизиды	15,1	13,7	14,1
Офиуры	14,5	4,1	4,3
Амфиподы	12,8	5,6	3,3
Морские ежи	11,4	0,7	—
Фораминиферы	9,1	—	—
Двустворчатые	8,8	1,4	—
Брюхоногие	8,0	2,2	2,2
Копеподы	8,0	—	—
Рыба	4,3	1,7	2,2
Эуфаузииды	3,7	0,6	—
Икринки	3,1	—	—
Раки-отшельники	2,6	3,0	3,3
Креветки	2,3	4,1	4,3
Остракоды	2,0	—	—
Кладки брюхоногих	1,7	—	—
Крабы и другие	1,4	0,2	—
Reptantia	—	—	—
Изоподы	1,4	0,2	—
Гидроидные	1,4	1,0	1,1
полипы	—	—	—
Щетинкочелюстные	1,4	0,2	—
Нематоды	1,4	—	—
Растительные	1,4	0,7	1,1
остатки	—	—	—
Диатомовые	1Д	—	—
Тинтиноидеа	0,8	—	—
Клещи и их	0,6	—	—
личинки	—	—	—
Насекомые	0,6	1,7	3,3
Олигохеты	0,6	0,5	—
Брахиоподы	0,3	—	—
Голотурии	0,3	—	—
Приапулиды	0,3	0,4	5,4
Неопределенные	20,5	6,7	5,4
остатки	—	—	—
Песчинки	81,8	14,3	8,7
Обломки, спикулы	3,1	—	—
Коэффициент Фроермана — \		2,20.	Всего
Всего желудков, шт.	351	92	92

предпочитает заднежаберных: *Cylichne cylindrica* — в водах Нортумберленда (Allen, 1960), *Diaphana* sp. в — Гельголандском желобе и *Cylichne* sp. — в Онежском заливе.

Несомненно, что североморский *C. allmanni* — хищник-бентофаг, по способу охоты преимущественно нападающий хищник. Он сочетает это с детрито- и некрофагией в зависимости от степени доступности того или иного объектов питания.

Лабильность способов охоты этого вида в разных частях ареала затрудняет его окончательную классификацию, но мы все склоняемся считать его ближе к хищникам-собираателям, чем к нападающим хищникам.

Сравнительная характеристика питания креветок рода Crangon

В роде *Crangon* в настоящее время насчитывают от 13 до 18 видов (последняя цифра — по Christoffersen, 1988, со всеми подвидами). Все виды рода — обитатели шельфа, преимущественно его верхней части, часто от уреза воды. Самый глубоководный вид — дальневосточный *C. dalli*, обитает на глубине от 3 до 630 м (Hayashy, Kim, 1999).

Все виды очень близки морфологически, демонстрируя набор признаков, характерных для зарывающихся видов: дорсовентрально сплющенное тело, рострум в виде небольшого выступа. Межвидовые отличия сводятся к наличию или отсутствию одинарных или парных килей на задних сегментах абдомена; закругленной, уплощенной или бороздчатой дорсальной стороне этих сегментов и к другим относительно слабо выраженным признакам (Hayashy, Kim, 1999). Это обстоятельство позволяет предполагать, что их морфофункциональный трофический комплекс делает для них доступным примерно один и тот же круг пищевых объектов и что в пределах своих ареалов виды рода занимают сходные биотопы и используют кормовую базу, состоящую из сходных жизненных форм. Они, вероятно, занимают сходное положение в трофических сетях своих сообществ, о чем свидетельствует то, что они служат объектами питания взрослых камбаловых рыб и выступают в роли хищников по отношению к их только что осевшим личинкам (Hayashy, Kim, 1999; Hanamura, Matsuoki, 2003; Taylor, 2005).

Состав пищи в той или иной степени изучен у семи видов. Это *C. crangon*, *C. allmanni*, *C. septemspinosa*, *C. franciscorum*, *C. nigricauda*, *C. uritai*, *C. affinis*: (Plagman, 1940; Wilcox, Jeffries, 1974; Sitts, Knight, 1979; Price, 1961; Siegfried, 1982; Whale, 1985; Hanamura, Matsuoka, 2003; Буруковский, Трунова, 2007). К сожалению, методы количественной оценки представленности различных объектов питания и их соотношения в пищевых комках, использованные разными авторами в процессе изучения разных видов, не совсем сравнимы, что не позволяет нам провести полный анализ сходства и различия в составе пищи у всех перечисленных видов. Авторы часто уделяют внимание совершенно определенным аспектам питания, оставляя «за бортом» то, что они считают не стоящими внимания деталями (см. также обзор в начале книги). Поэтому мы взяли за основу сравнения питание *C. crangon* и *C. allmanni* — двух видов, непосредственно изученных нами (см. выше), и попытались потом экстраполировать результаты этого на остальные виды, по которым имеются материалы по питанию. *C. crangon* встречается от Белого моря до Марокко, заселяя, хоть и спорадически, все Средиземное и встречаясь в Черном и Балтийском морях. В Северном море образует промысловые концентрации. Ареал *C. allmanni* ограничен бореально-арктической зоной Северо-Восточной Атлантики от Исландии и Бискайского залива до Белого моря. *C. crangon* живет на песчаных и илисто-песчаных грунтах у верхней границы сублиторали, практически не заходя в нижнюю часть шельфа. *C. allmanni* — обитатель собственно верхней части шельфа на глубинах 20-100 м.

Следовательно, эти очень близкородственные виды имеют ареалы, перекрывающиеся географически и расходящиеся батиметрически, и их можно считать видами-викариатами, поделившими между собой верхнюю часть шельфа Северо-Восточной Атлантики. Поскольку батиметрические параметры их экологических ниш хорошо различимы, следует ожидать расхождения пищевых спектров у этих видов именно по особенностям батиметрического распределения их пищевых объектов.

Это предположение хорошо подтверждается материалами, представленными в сводной таблице (табл. 94), позволяющей сравнить состав пищи *C. allmanni* и *C. crangon*. Все три параметра, характеризующие соотношение пищевых компонентов (частота встречаемости, состав виртуального пищевого комка и частота доминирования объектов питания),

отражают эти черты сходства и различия. Сходство определяется именно морфофункциональными особенностями обоих видов, а различия — особенностями конкретных экологических ниш. Действительно, для обоих видов характерно наличие песка практически в каждом желудке, который, вероятно, играет роль жерновов в их желудочной мельнице (у *C. crangon* частота встречаемости 89,8, а у *C. allmanni* — 77,7-79,4%, а доля в виртуальном пищевом комке соответственно 22,0 и 21-14,3%). Правда, в Северном море количество песка в желудках у *C. allmanni* никогда не превышало 50% от объема пищевого комка, что, возможно, связано с особенностями субстрата в месте его обитания.

Частота встречаемости и количество детрита у обоих видов сравнимы с таковыми песка. Встречаясь практически в каждом желудке, детрит и песок составляют почти половину объема виртуального пищевого комка (41,7 у *C. crangon* и 28,4-52,6% — у *C. allmanni*). Третий общий для обоих видов компонент — остатки мертвых животных. Они представлены в желудках и в виде неопределимых обрывков тканей, и в виде остатков гидробионтов с явными следами посмертной мацерации, и в присутствии в желудках наземных беспозвоночных (клещей, взрослых насекомых), а также абсолютно целых экземпляров молоди рыб таких размеров, с которыми в живом состоянии креветка справиться просто не в состоянии.

Наконец, общее для обоих видов — бентофагия с предпочтением относительно малоподвижных жертв (хотя у *C. allmanni* это выражено в меньшей степени). У обоих видов относительно подвижные животные (амфиподы — у *C. crangon*, мизиды — у *C. allmanni*) появляются в списке жертв лишь на поздних этапах онтогенеза, у более крупных особей. По способу добывания пищи оба вида можно отнести к преимущественно к хищникам-собираателям с элементами детрито- и некрофагии.

Отличия в составе пищи носят явно биотопический характер. У более глубоководного *C. allmanni* в питании практически отсутствуют растительные остатки, а также личинки хирономид и другие водные личинки насекомых. У *C. crangon* ни разу не были встречены в желудках иглокожие, крабы и раки-отшельники.

По способу добывания пищи оба вида можно отнести к хищникам-собираателям с элементами детрито- и некрофагии. *C. crangon* на ранних этапах онтогенеза — преимущественно потребитель мейобентоса (харпактициды, нематоды). У *C. allmanni* это выражено в меньшей степени, он в большей степени нападающий хищник, особенно в Северном море. Оба демонстрируют преимущественно такие способы добывания пищи, как пастьба, собирательство и нападение, сменяя их в процессе онтогенеза.

Если теперь использовать такой подход к другим изученным видам (см. табл. 91), мы обнаружим, что сравнение с ними сильно затруднено, так как разные исследователи, изучающие питание одного и того же вида, описывают его по-разному. Например, Зигфрид (Siegfried, 1982) отмечает, что у *C. franciscorum* частота встречаемости неорганического материала, то есть песка, достигала 26%, растительные остатки — 42%, а неопределенные (как правило, ракообразных: "Unidentified fragments of crustacean exoskeletons" — с. 133), принадлежащие, вероятно, мертвым животным, — 44%. Уэли (Whale, 1985), наоборот, вообще не упоминает о наличии песчинок и неопределенных остатков в пищевых комках, а частота встречаемости растительных остатков у этого вида составляет всего 4%. Материалы Зигфрида позволяют обнаружить в составе пищи *C. franciscorum* существенное сходство с *C. crangon* и *C. allmanni*, в противоположность таблицам и описанию Уэли.

Уилкоккс и Джеффрис (Wilcox, Jeffries, 1974) прямо сравнивают *C. affinis*, *C. septemspinosa* с *C. crangon* и *C. allmanni*. Они считают все эти виды хищниками, способными заглатывать все, что угодно (то есть ил, песок, водоросли и детрит). Правда, они не решаются идентифицировать некоторые из компонентов пищевого комка как остатки трупов животных и относят их к детриту или считают тоже признаками хищничества. Примерно то же описывают Ханамура и Матсуока (Hanamura, Matsuoka, 2003) у *C. uritai*. Правда, они специально констатируют, что растительные остатки в пищевых комках не встречались. Зато они прекрасно продемонстрировали уменьшение роли детрита и возрастание таковой у амфипод и мизид в питании *C. uritai* параллельно с увеличением его размеров.

Можно заключить, что все эти представители рода *Crangon* — бентофаги, хищники-собираатели, питающиеся относительно малоподвижными жертвами. Самые подвижные из них — амфиподы, мизиды — начинают играть существенную роль у самых крупных кре-

веток. Вероятно, все они используют песчинки в качестве жерновов желудочной мельницы, попутно собирая детрит и растительные остатки (последние на тех глубинах, где они присутствуют), и все они в той или иной степени-трупоеды.

Таблица 94

Сравнительная характеристика питания креветок рода *Crangon* Comparative characteristics of food composition in shrimps of genus *Crangon*

Объекты питания	Crangon		Francis-	Nigricau	Uritai	Septem-
	ЧВ	Allmanni ЧВ	corum ВК	daВК	ВК?	spinosa ЧВ/ВК
Детрит	71,7	77,0	—	—	15,4	86/58
Растительные остатки	44,9	—	2,0	0,6	—	—
Naracticoida	39,4	2,6	0,1	0,3	0,8	+
Bivalvia	38,7	26,5	16,0	3,0	1,4	6/3
Полихеты	29,7	41,5	18,0	4,0	2,1	16/9
Личинки хирономид	26,7	—	—	—	—	—
Нематоды	18,5	4,4	—	—	—	—
Амфиподы	17,0	5,9	26,0	86,0	10,2	2/1
Икринки	11,1	11,5	+	+	—	8/4
Gastropoda	11,1	6,9	ол	0,4	—	—
Тинтиниды	8,1	—	—	—	—	—
Олигохеты	6,9	—	—	—	—	—
Насекомое (имаго)	4,3	0,2	—	—	—	—
Остракоды	4,1	8,5	ол	+	0,3	—
Изоподы	3,5	0,8	12,0	5,0	0,7	6/3
Клещи	3,0	0,4	—	—	—	—
Гидроидные полипы	2,6	0,4	+	+	—	—
Рыба	2,3	1,7	7,0	—	0,3	—
Фораминиферы	2,2	14,2	0,3	0,3	—	—
Усоногие раки	1,9	—	+	+	—	—
Щетинкочелюстные	1,5	1,8	—	—	—	—
Танаидацеа	1,3	1,4	—	—	0,3	—
Мизиды	0,8	15,6	6,0	1,0	43,6	13/8
Кумовые раки	0,7	2,2	—	—	—	—
Личинка Diptera	0,4	—	—	—	0,3	—
Личинки Декапод	—	—	—	—	—	7/5
Кладоцеры	0,4	—	—	—	—	—
Кладки гастропод	0,1	1,3	—	—	—	—
Decapoda	—	—	11,0	—	0,7	—
Неопределенные остатки	26,0	6,3	—	—	18,5	15/4
Песок	91,9	78,6	—	—	—	10/2
Скелет иглокожих	0,4	17,9	—	—	—	—
Всего желудков, шт.	1011	297	413	184	361	225
Место сбора креветок	Белое море	Северное море	Сан-Франциско Бэй 3 м	Сан-Франциско Бэй 10 м	Море Сето, Япония	Делавар Бэй Зап. Атл. до 450 м

Notocrangon antarcticus (Pfeffer 1887)

Notocrangon antarcticus — циркумантарктический вид, не встречающийся севернее 54° ю.ш. Обитает на глубинах 15-1320 м, в основном 300-600 м (Заренков, 1968). Предпочитает мягкие грунты, зарывается на глубину несколько миллиметров так, что никогда не прикрыт субстратом дорсально (Gutt e all., 1991).

Наши материалы были собраны в рейсе НИС «Гижига» в море Скотия, недалеко от о-ва Южная Георгия (28.06.1985 г., 54°03' ю.ш., 36°07' з.д., на глубине 275 м). Исследовано содержимое 223 желудков, в 69 из них была обнаружена пища, а 12 были полными. Размеры креветок 32-80 мм (самцы — 32-61, а самки — 50-80 мм; подавляющее большинство самок имели гонады во II стадии зрелости).

Состав пищи *N. antarcticus* практически не изучен. В работе Шторха с соавт. (Storch et all., 2001) приводится простое перечисление встреченных в желудках объектов, среди которых диатомеи, фораминиферы, спикулы стеклянных губок, раковины гастропод и двустворчатых (5,1x2,9 мм), щетинки седентарных полихет, мизиды, склериты голотурий. Кроме них отмечены щетинки неопределенных ракообразных. Последние, возможно, были захвачены креветкой в трале. О наличии детрита в желудках авторы ничего не сообщают. По этим данным можно сделать вывод, что *N. antarcticus* — бентофаг, но о его трофических предпочтениях судить невозможно.

Как и у предыдущих видов, в содержимом желудка легко различаются две группы пищевых компонентов. К первой мы относим детрит, песок и спикулы губок, а ко второй — остатки животных (табл. 95). Именно первая группа наиболее заметна у *N. antarcticus*. Действительно, детрит — светло-серая бесструктурная масса — и грубые, почти не окатанные песчинки размерами 0,2-1 мм встречаются практически в каждом желудке (частота встречаемости соответственно 87,0 и 85,5%), им сопутствуют обломки спикул губок (69,6%). Песок и спикулы, вероятно, попадают в желудок креветки вместе с детритом. Не исключено, что, как и у *S. crangon*, песок служит заменой исчезнувшей у крабонид желудочной мельницы.

Таблица 95

**Состав пищи у креветки *N. antarcticus*
Food composition in shrimp *TV. antarcticus***

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования в пищевом комке, %
Детрит	87,0	25,4	23,1
Полихеты	26,1	36,1	38,5
Двустворчатые	23,2	2,3	—
Амфиподы	21,7	9,2	7,7
Фораминиферы	17,4	—	—
Рыба	4,3	—	—
Аномуры	2,9	—	—
Эуфаузииды	2,9	—	—
Танаидацеа	2,9	10,8	7,7
Нематоды	2,9	1,6	—
Кумовые раки	1,4	4,6	—
Иглокожие	1,4	—	—
Икринки	1,4	—	—
Лиатомовые	7,2	—	—
Неопределенные	5,8	—	—
Остатки			
Спикулы губок	69,6	2,3	—
Песчинки	85,5	7,7	—
Коэффициент Фроермана	-2,08.	Всего	77
Всего желудков, шт.	69	13	13

Наибольшая частота встречаемости безусловных объектов питания (табл. 95) в 3 с лишним раза меньше. Это (в порядке убывания) полихеты, двустворчатые моллюски и амфиподы (26,1-21,7%). Среди полихет доминируют эррантные формы с длиной от 2 до 20 мм. Двустворчатые моллюски, как правило, представлены обломками створок, но изредка попадаются целые особи с длиной раковины от 1,7 до 5-7 мм. Амфиподы (*Gammarida*), как правило, встречаются поодиночке, но несколько раз были найдены по 2 экземпляра. В одном случае из этих двух амфипод одна особь была съедена недавно, живой, а вторая, судя по состоянию покровов, по тому, что она была словно заключена в кокон из детрита, явно была съедена мертвой. Длина съеденных амфипод 4-6 мм. Фораминиферы встречались поодиночке. Это донные формы размерами до 2 мм. Все прочие пищевые объекты попадались в 4-6 раз реже предыдущих. Среди них выделялись кумовый рак длиной 10 мм, нематода длиной 5 мм и танаидацеа. такой же длины.

Структура виртуального пищевого комка контрастно отличается от частоты встречаемости пищевых объектов. На первом месте находятся полихеты, несмотря на то, что они встречались значительно реже детрита. Именно они доминируют в виртуальном пищевом комке, составляя 36,1% его объема. Следовательно, разовые порции полихет заметно превосходят по размерам порции детрита. Но последний, уступая им (25,4%), находится все же на втором месте, и вместе они составляют больше 60% объема реконструированного пищевого комка.

Все пищевые объекты *N. antarcticus* — донные. Следовательно, он бентофаг, детритофаг, отчасти некрофаг и, вероятно, нападающий хищник, предпочитающий полихет.

Parapontophilus gracilis Smith 1882

Таксономический статус — по Crosnier, Forest (1973) и Christophersen (1988). Поскольку часть материала была исследована до появления работы Чейса (Chase, 1984) по крабонидам Филиппин и Индонезии, мы сейчас уже не можем уточнить, к какому подвиду относились исследованные нами креветки.

Parapontophilu gracilis sensu latus — почти космополитический вид, не известный только из Восточной Пацифики. Обитает в субтропиках и тропиках на глубинах от 370 до 3440 м (Barnard, 1950; Pequegnat, 1970; Crosnier, Forest, 1973; Chase, 1984).

Таблица 96

**Состав пищи у креветки *P. gracilis*
Food composition in shrimp *P. gracilis***

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования в пищевом комке, %
Полихеты	44,4	34,3	42,9
Фораминиферы	44,4	10,0	—
Амфиподы	30,5	24,3	14,3
Детрит	ИД	5,7	—
Кумовые	ПД	—	—
Иглокожие	11,1	7,1	—
Танаидацеа	8,3	5,7	—
Брюхоногие моллюски	5,5	—	—
Неопределенные	2,8	—	—
остатки			
Песчинки	44,4	12,9	—
Коэффициент тг Фроермана		-1,69.	Всего
			63,2
Всего желудков, шт.	36	7	7

Наши материалы были собраны в южноафриканских водах (рейс НИС «Гижига», 20.03.1975 г., 34°03'5" ю.ш., 17°28'5" з.д., на глубине 540 м), в районе мыса Кап-Блан (Западная Африка, Мавритания, 12.11.1980 г., 21°34'9" с.ш., 17°44' з.д., на глубине 770 м) и в Тихом океане на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес (01.05.1987 г., 29°34' ю.ш., 89°09' з.д., на глубине 540-560 м). Нами было исследовано 70 желудков, в 36 из которых обнаружена пища, а 7 были полными. Размеры креветок 18-33 мм. В пробе из вод Западной Африки оказалась лишь одна преднерестовая самка длиной 33 мм, остальные — самцы 24-29 мм. На Сала-и-Гомес, напротив, был найден один самец длиной 22 мм. Длина самок — 18-25 мм.

По частоте встречаемости (табл. 96) первое место между собой делят полихеты, фораминиферы и песчинки, попадающиеся в каждом втором желудке (у всех трех частота встречаемости по 44,4%). Размеры довольно многочисленных песчинок варьируют в широких пределах (0,05-0,1 мм). Необходимо отметить, что песчинки встречаются почти в каждом желудке у западноафриканских креветок. А фораминиферы, напротив, мы находили почти у всех креветок, пойманных на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес. Вероятно, у креветок из этого района фораминиферы выполняют функцию песчинок, играя роль жерновов желудочной мельницы. Это, видимо, связано с особенностями субстрата в данных районах. Забегая вперед, отметим, что и их доля в виртуальном пищевом комке сравнима (песок занимает 10, а фораминиферы — 12,9% его объема). А вот полихеты и амфиподы, несколько уступающие им по частоте встречаемости (30,5%), попадают в пищу и тех, и других креветок. Длина съеденных амфипод достигала 3,5-5 мм.

Остальные объекты питания, в том числе и детрит, встречаются в 3-4 раза реже. Все съеденные животные — бентосные и относительно малоподвижные формы.

В виртуальном пищевом комке доминируют полихеты (34,3%) и амфиподы (24,3%). Детрит, иглокожие и танаидацеа занимают в нем значительно меньшую его часть и не доминируют в нем ни у одной креветки.

В целом несомненно, что *P. gracilis* — бентофаг и хищник. По нашим материалам можно предположить, что это, возможно, нападающий хищник. Однако окончательный вывод о типе охоты этого вида делать пока рано.

***Aegaeon cataphracta* (Olivi 1792)**

Aegaeon cataphracta известен из Средиземного моря, восточной Атлантики от юга Португалии до Южной Африки, а также из Индийского океана. Встречается на глубинах до 130 м (Holthuis, 1951, 1952; Lagardere, 1971; Crosnier, Forest, 1973; Chase, 1984; Буруковский, 1980, 1982).

Картез с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли этот вид к потребителям инфавны.

Нами были исследованы 9 желудков (в трех из них присутствовала пища), собранных в рейсе СРТМ-8004 в водах Западной Сахары 5.06.1970 г. (координаты и глубины отсутствуют). Размеры креветок (самок) 35, 40 и 41 мм.

Во всех трех желудках присутствовали детрит, остатки эррантной полихеты, фораминиферы, песчинки. В двух желудках были найдены, кроме этого, спиккулы губок.

В водах Либерии была встречена в питании донных рыб (*Trigla lucerna* и *Fistularia villosa*).

***Aegaeon lacazei* (Gourret 1887)**

Aegaeon lacazei встречается в Средиземном море, восточной Атлантике от южного побережья Ирландии до Южной Африки, а также Индо-Вестпацифике от Восточной Африки до Японии, Гавайских о-вов и Новой Зеландии. Обитает на глубинах 128-758 м (Barnard, 1950; Holthuis, 1952; Lagardere, 1971; Crosnier, Forest, 1973; Chase, 1984).

Лагардер (Lagardere, 1977) сообщает, что в питании этого вида представлены бентосные животные с преобладанием полихет. Картез с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли этот вид к потребителям инфауны.

Нами был исследован единственный желудок, принадлежавший ювенильной особи длиной 35 мм. Креветка была поймана в рейсе НИС «Бахчисарай» 11.05.1980 г., в водах Мавритании (21°01'5 с.ш., 17°34'9 з.д., на глубине 219 м). Она была найдена в желудке *Merluccius capensis*.

В желудке были обнаружены остатки эррантной полихеты, 10-15 фораминифер, песчинки и 2 пустые раковинки диатомовых.

Сравнительная характеристика питания креветок семейства Crangonidae

В состав семейства в настоящее время включают более 20 родов (Holthuis, 1993; Kim, Hayashi, 2003), однако данные по питанию креветок этого семейства имеются лишь для семи видов рода *Crangon* (Plagman, 1940; Wilcox, Jeffries, 1974; Sitts, Knight, 1979; Price, 1961; Wilcox, Jeffries, 1974; Siegfried, 1982; Whale, 1985; Hanamura, Matsuoka, 2003; Буруковский, Трунова, 2007, а также см. выше), родов *Notocrangon* (единственный вид *N. antarctica* — см. выше), *Parapontophilus* (для вида *P. gracilis* — см. выше), *Aegeon* (видов *A. cataphracta* и *A. lacazei* — см. выше), *Sclerocrangon* (видов *S. zenkevitchi*, *S. derjugini*, *S. salebrosa*, *S. boreas*: Соколова, 1957; Чучукало, 2006; Birkely, Guliksen, 2003), *Neocrangon* (*N. abyssorum*, *N. communis*: Соколова, 1957, но под названием *Sclerocrangon abyssorum*, *S. communis*; Чучукало, 2006), *Argis* (*A. toyamaensis*, *A. dentata*: Соколова, 1957, но под названием *Nectocrangon toyamaensis*, *N. dentate*; Чучукало, 2006) (Примечание: современный таксономический статус видов, исследованных М.Н. Соколовой, установлен по Butler, 1980, Komai, 1997). Это треть всех известных родов и значительно меньше половины известных видов, поэтому наши рассуждения представляют собой самую предварительную оценку. Она затрудняется разными методами оценок роли отдельных пищевых компонентов в питании этих видов и разным уровнем детализации этих оценок.

Выше мы пришли к выводу, что все представители рода *Crangon*, обитатели сублиторали и средней части шельфа, чье питание было изучено, — бентофаги, хищники-собиратели, питающиеся относительно малоподвижными жертвами. Самые подвижные из них — амфиподы, мизиды — начинают играть существенную роль у самых крупных креветок. Вероятно, все они используют песчинки в качестве жерновов желудочной мельницы, попутно собирая детрит и растительные остатки (последние на тех глубинах, где они присутствуют), и все они в той или иной степени трупоеды.

Креветок из рода *Aegeon* нельзя отнести к массовым видам. Они, вероятно, живут поодиночке, и в уловах даже тралов с большим горизонтальным раскрытием попадают единичными экземплярами. Это послужило причиной того, что нам удалось вскрыть очень малое количество желудков у *A. cataphracta* и *A. lacazei*. Несмотря на это, обнаруживаются некоторые черты сходства между этими нижнешельфовыми видами. Они встречаются в питании донных рыб, в их желудках обнаружены донные фораминиферы, детрит и другие объекты донного происхождения (спикулы губок, песчинки). Это говорит о донном образе жизни. И у обоих видов в желудках встречены фрагменты эррантных полихет.

Что касается вида кромки шельфа Субантарктики *Notocrangon antarcticus*, то все его пищевые объекты — донные. Следовательно, он тоже бентофаг, детритофаг, так как четверть объема его виртуального пищевого комка занята именно детритом, отчасти некрофаг, но предпочитает полихет, которые занимают немногим меньше половины объема

виртуального пищевого комка. По способу добывания пищи — нападающий хищник, хотя для точной оценки этого имеющихся материалов недостаточно.

В роде *Sclerocrangon* в настоящее время насчитывают 8 видов (Komai, Amaoka, 1991). Данные по составу пищи известны для четырех, то есть для половины видов рода. Среди них обитатель средней и нижней части циркумполярного (*S. boreas*) и дальневосточного (*S. salebrosa*) шельфа, эндемик кромки шельфа и верхней части склона Охотского моря *S. derjugini* и обитатель абиссали Охотского моря и северо-западной части Тихого океана *S. zenkevitchi*. У всех этих видов, вне зависимости от ареала и глубины обитания, в составе виртуального пищевого комка преобладают полихеты (Соколова, 1957; Birkely, Gulliksen, 2003). Лишь у *S. derjugini* на первое место выходят иглокожие (офиуры), а полихеты остаются на втором месте. У всех видов рода в желудках присутствует детрит, составляющий, правда, относительно небольшую часть виртуального пищевого комка.

Немногом отличается характер питания и представителей двух других родов — *Neocrangon* и *Argis* (Соколова, 1957).

К сожалению, материалы недостаточны для того, чтобы провести более детальный анализ. Поэтому, в частности, мы не согласны с категорическим подразделением всех крангонид, исследованных Соколовой (1957), на червецов, моллюскоедов и офиуроедов, как это сделал Чучукало (2006). Для такой классификации все-таки мало материала. Наш опыт показывает, что в данном случае начинают преобладать локальные и темпоральные особенности питания. Поэтому мы не считаем для себя возможным идти дальше, нежели заключить, что все исследованные виды семейства, независимо от их таксономической принадлежности, географического распространения и батиметрического распределения, — бентофаги. Они питаются главным образом полихетами, высшими ракообразными, в меньшей степени моллюсками и иглокожими. У всех них в желудках присутствует, как пишут авторы, осадок (Birkely, Gulliksen, 2003) или грунт (Соколова, 1957; Чучукало, 2006), то есть детрит. Это свидетельствует о базовом, фоновом сходстве питания креветок семейства. Вероятнее всего, адаптивная радиация внутри семейства определялась в первую очередь нетрофическими факторами. Для более полного заключения пока недостаточно материалов.

Трофическая классификация креветок

В работе представлены материалы по питанию 115 видов креветок, относящихся к 53 родам 18 семейств (из 40 известных сейчас: Holthuis, 1993; Perez Farfante, Kensley, 1997; Martin, Devis, 2001). Из рассмотрения полностью выпали такие важные группы, как пресноводные креветки, креветки-комменсалы, подавляющее большинство креветок, живущих в укрытиях, в том числе на коралловых рифах, гипонейстонные креветки, макропланктонные и планктонные креветки шельфа и, напротив, креветки гидротермальных вентов. Это, конечно, отложило свой отпечаток на результатах нашего анализа, существенно ограничив его и снизив уровень обобщения.

Три группы десятиногих раков, объединяемых под названием «креветки», охватывают не менее 2500 видов, следовательно, исследованные нами виды составляют около 4% от их числа. Это преимущественно тропические виды, но среди них есть обитатели всех климатических зон и всех океанов. Если оценивать этот контингент зоогеографически, то в нем преобладают виды Мавританской провинции Средиземноморско-Лузитанской, Западно-Африканской тропической и Южно-Африканской провинции Индо-Вестпацифической областей. Полностью отсутствуют только восточно-пацифические виды. Мы изучали содержимое желудков у креветок шельфа (от уреза воды, но, в основном, средней и нижней его частей), его кромки, верхней части материкового склона до глубин примерно 1500 м, а также эпи-, мезо- и верхне-батипелагических креветок. Это позволяет охарактеризовать некоторые общие закономерности питания креветок этих адаптивных зон океана.

Трофическая характеристика семейств

В данном разделе для выявления наиболее выделяющихся черт сходства и различия в питании изученных креветок мы использовали только материалы о составе их виртуальных пищевых комков, то есть усредненные для каждого вида данные, полученные при изучении лишь полных желудков, выраженные в процентах от объема пищевого комка. В результате мы имеем дело с неким реконструированным усредненным пищевым комком, который мы и называем виртуальным пищевым комком данного вида креветки. Табл. 97, в которой приведены эти материалы, представляет собой матрицу. В ней по вертикали сверху вниз расположены виды креветок в соответствии с таксономической системой ракообразных, предлагаемой Мартином и Дэвисом (Martin, Devis, 2001) (правда, без скрупулезного следования порядку семейств, предложенному ими, так как это не имеет для нас существенного значения), а по горизонтали слева направо — объекты питания по степени возрастания их подвижности. Они подразделяются на две крупные группы. Первая из них условно может быть названа неживой пищей. К ней мы относим детрит, остатки растительного и животного происхождения (трупы). Строго говоря, называть детрит неживой пищей неточно, так как кроме органических компонентов в разной степени разложения он содержит огромное количество бактерий (подробнее о детрите — см. ниже). Растительные остатки в желудках креветок всегда несут следы той или иной степени мацерации, поэтому мы их тоже относим к неживой пище. Что касается трупов животных, то они комментарию не требуют.

Таблица 97

Макротаксономическая характеристика состава пищи у креветок, %

Macrotaxonomical characteristics of food composition in shrimps, %

Использованные сокращения: б — бентофаг; б-д — бенто- и детритофаг; бн — бен-то-нектофаг; б-п — бенто-планктофаг; д-б-п — детрито-, бенто- и планктофаг; мап — макропланктофаг; мпл-н — ?планкто-нектофаг; п — планктофаг.

Виды	Детрит	Растит, остатки	Остатки мертвых животных	Бентос					Планктон			Нектон			Трофическая характеристика		
				Моллюски	Полихеты	Донные ракообразные	Иглокожие	Креветки	Микро-	Мезо-	Макро-	Креветки	Головоногие	Рыбы		Прочие	
Sergestidae																	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
<i>Sergiaregalis</i>									32,0	33,0	31,0	—	2,0	2,0	—	п	
<i>S. grandis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	+	+	—	п	
<i>S. robusta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	95,0	—	—	5,0	—	п	
<i>S. splendens</i>									+	+	++	—	—	++	—	п	
<i>Sergestes diapontius</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	—	п	
<i>S. atlanticus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	+	—	п	
Penaeidae (Penaeinae)																	
<i>Farfantepenaeus notialis</i>	—	0,7	—	16,5	23,0	21,6	10,3	10,0						10,0	0,9	б	
<i>F. subtilis</i>	—	0,1	—	21,6	29,0	24,0	10,3	5,5	—	—	—	—	1,0	5,5	7,0	б	
<i>F. brasiliensis</i>	—	0,3	—	31,9	24,5	25,4	4,2	6,9	—	—	0,1	—	—	6,7		б	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Melicertus kerathurus</i>	—	—	—	19,8	26,8	24,8	2,5	7,3	—	—	0,4	—	—	3,9	11,5	6
<i>Parapenaeopsis atlantica</i>	2,0	2,0	9,0	24,0	22,0	21,0	1,0	2,0	—	1,0	—	—	—	11,0	5,0	6
<i>Metapenaeopsis miersi</i>	4,0	—	1,0	25,0	20,0	42,0	6,0	1,0							2,0	6
<i>Parapenaeus longirostris</i>	0,2	—	?	2,7	11,7	19,2	1,7	9,7	—	1,6	4,6	+	4,9	37,4	0,3	6
<i>Parapenaeus fissur. indie</i>	—	—	—	—	13,0	20,0	64,0	1,0							2,0	6
Penaeidae (Funchaliinae)																
<i>Funchalia villosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	9,0	—	68,0	—	—	14,0	9,0	n
<i>F. woodwardi</i> (дно)	—	—	—	—	99,6	—	—	—						0,4	—	6
<i>F. woodwardi</i> (пелагиаль)									1,0	4,0	27,0	3,0	25,0	34,0	6,0	п
Solenoceridae																
<i>Hadropenaeus lucasii</i>	1,0	—		3,0	6,0	17,0	7,0	46,0	—	4,0				5,0	12,0	6
<i>Haliporoides thriarthrus</i>	—	—	—	—	++	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	6
<i>H. madagascariensis</i>	++	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	++	6
<i>Hymenopenaeus halli</i>	+	—	—	++	+	++	++	—	—	+	+	—	—	+	++	6
<i>H. chacei</i>	30,0	—	2,0	—	28,0	2,0	—	12,0	—	4,0	—	—	—	—	22,0	6
<i>H. debilis</i>	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+	6
<i>Solenocera africana</i>	—	—	1,5	4,4	45,8	30,6	4,0	4,8	—	0,2	3,2	—	—	3,2	2,3	6
<i>S. membranacea</i>	—	—	—	24,8	31,7	17,6	4,9	2,7	—	—	6,6	—	—	4,6	6,1	6
<i>S. choprai</i>	—	—	—	+	++	++	++	+							+	6
<i>S. mutator (juv.)</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	++	+	—	—	—	++	6
Aristeidae																
<i>Aristeus varidens</i>	0,2	—	—	—	15,3	3,9	0,7	21,9	—	—	3,5	21,9	4,2	20,4	7,0	бн
<i>A. antennatus</i>	+	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	бн
<i>Aristaeopsis edwardsiana</i>	1,0	—	—	0,6	0,6	8,4	0,1	46,6	—	—	1,4	5,2	3,9	27,2	1,8	бн
<i>Aristeomorpha foliacea</i>	+	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—	+	+	+	++	бн
<i>Austropenaeus nitidus</i>	—	—	—	+	+	++	—	+	—	+	+	+	+	+	++	бн
I lenthescymidae																
<i>Gennadas valens</i>									6,8	12,0	59,6	1,0	0,6	20,5	—	п
<i>G. brevirostris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	п
<i>Benthescymus investigatoris</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	+	++	++	п

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>B. iridescens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	++	+	n
<i>B. bartletti</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	n
Sycionidae																
<i>Sicyonia galeata</i>	2,0	8,0	—	21,0	8,0	32,0	2,0	6,0	—	6,0	—	—	—	—	15,0	6
<i>S. nasica</i>	+	—	—	—	++	—	+	—	—	+	+	—	—	+	—	6
Oplophoridae																
<i>Systellaspis debilis</i> _A	+	—	—	—	—	—	—	—	—	7,0	43,5	11,3	8,7	24,5	5,0	МПЛ-Н
<i>S. pellucida</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+	+	МПЛ-Н
<i>Acanthephyra purpurea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	4,0	52,5	6,9	0,7	34,5	0,9	МПЛ-Н
<i>A. pelagica</i>	0,9	—	—	0,1	0,3	0,4	—	—	—	2,1	23,5	25,7	0,9	45,2	0,9	МПЛ-Н
<i>A. acanthitelsonis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,0	3,0	42,0	6,0	48,0	—	МПЛ-Н
<i>A. kingsleyi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,6	93,2	2,5	—	3,7	—	МПЛ-Н
<i>A. eximia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	++	—	++	++	МПЛ-Н
<i>A. fimbriata</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	++	+	МПЛ-Н
<i>Oplophorus spinosus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,3	28,9	4,8	2,9	56,2	0,9	МПЛ-Н
<i>O. novaezealandiae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12,6	76,1	0,8	0,9	9,6	+	мап
<i>O. gracilirostris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	++	—	—	++	+	МПЛ-Н
<i>O. typus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	++	—	МПЛ-Н
<i>Notostomus elegans</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	++	—	МПЛ-Н
<i>N. crosnieri</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	—	МПЛ-Н
<i>Ephyrinafiguerai</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,0	65,0	—	—	21,0	10,0	МПЛ-Н
<i>Meningodora vesca</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	МПЛ-Н
Pasi phaecidae																
<i>Pasiphaea semispinosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12,5	78,6	—	—	0,3	8,6	мап
<i>P. barnardi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	++	—	+	++	+	МПЛ-Н
<i>P. hoplocerca</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26,0	51,0	20,0	—	—	3,0	мап
<i>P. multidentata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	+	—	+	—	МПЛ-Н
<i>P. grandicula</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	46,0	—	13,0	39,0	2,0	МПЛ-Н
<i>P. sivado</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	56,0	—	—	44,0	—	мап
<i>Parapasiphae sulcatifrons</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11,0	71,0	10,0	—	8,0	—	мап
<i>Glyphus marsupialis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	100	—	+	—	МПЛ-Н
<i>Psathyrocaris infirma</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	+	—	—	+	—	мап
<i>Eupasiphae gilesii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+	—	МПЛ-Н
Nematocarcinidae																
<i>Nematocarcinus africanus</i>	60,7	—	47,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	б-д
<i>N. lanceopes</i>	27,0	—	65?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,0	б-д
<i>N. pseudocursor</i>	87,0	—	11,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,0	б-д

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>N. romenskyi</i>	76,0	—	19,0												5,0	б-д
<i>N. sigmoides</i>	++	—	+?													б-д
Stylodactylidae																
<i>Stylodactylus pubescens</i>	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	+	6
Campylonotidae																
<i>Campylonotus semistriatus</i>	—	—	—	+	+	++	+	—	—	—	++	—	—	++	—	6
<i>C. vagans</i>	++	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	6
Palaemonidae																
<i>Palaemon elegans</i>	70,4	18,0													11,6	б-д
<i>Nematopalaemon hastatus</i>	2,0	25,0	—	—	—	—	—	9,0	—	—	63,0	—	—	—	1,0	б-п
Alpheidae																
<i>Alpheus glaber</i>	++														++	б
<i>A. macrocheles</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	б
<i>A. cflongiforceps</i>	22,0	—	—	11,0	5,0	1,0	4,0	32,0						4,0	21,0	б
Hippolytidae																
<i>Merhippolyte agulhasensis</i>	—	—	+	—	—	++	—	—	—	—	++	—	—	+	+	б
<i>Exhippolysmata hastatoides</i>	+	—	+	—	—	++	—	++	—	+	—	—	—	—	—	б
<i>Chorismus antarcticus</i>	+	—	++	—	—	++	—	—	—	—	—	—	—	—	+	б
Pandalidae																
<i>Pandalus borealis</i>	35,3	—	21,3	2,1	1,7	16,8	3,6	1,7	—	—	0,7	—	—	0,5	15,6	д-б-п
<i>Plesionika heterocarpus</i>	38,7	—	15,4	0,4	3,4	1,6	2,5	0,8	—	2,6	15,5	—	0,5	—	17,5	д-б-п
<i>P. martia</i>	43,6	—	1,9	0,4	—	9,7	—	8,7	—	2,7	23,6	8,7	—	8,4	5,9	д-б-п
<i>P. carinata</i>	29,1	—	2,8	—	0,1	1,4	—	13,0	—	0,8	46,1	—	1,3	2,9	0,9	д-б-п
<i>P. edwardsii</i>	43,9	—	2,4	—	1,0	3,9	1,5	34,1	—	2,3	1,4	—	1,6	7,2	0,7	д-б-п
<i>P. acanthonotus</i>	32,0	—	15,0	—	—	5,0	—	12,5	—	—	22,8	—	—	—	11,9	д-б-п
<i>P. ensis</i>	31,0	—	1,0	—	—	—	—	6,0	—	—	33,0	—	1,0	25,0	3,0	д-б-п
<i>P. holthuisi</i>	++	—	+	—	—	—	—	++	—	—	+	—	—	—	—	д-б-п
<i>Parapandalus narval</i>	32,0	—	4,8	0,3	0,9	14,9	—	10,2	—	0,1	29,0	—	—	5,4	2,4	д-б-п
<i>P. brevipes</i>	+	—	+	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	д-б-п
<i>Pandalopsis ampla</i>	+	—	—	—	—	++	++	—	—	—	—	—	—	—	—	д-б-п
<i>Stylopandalus richardi</i>									++	++	+	—	—	20,0	—	мпл-н
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	3,0	—	4,0	—	—	1,0	—	1,0	—	—	73,0	—	17?	—	1,0	бн
<i>Heterocarpus ensifer</i>	5,4	—	—	—	1,9	—	+	—	—	2,2	16,1	45,0	4,1	18,2	7,1	бн
<i>H. sibogae</i>	23,9	—	3,3	—	—	2,5	—	—	—	—	32,5	15,7	21,4	0,7		бн
<i>H. laevigatus</i>	2,0	—	—	9,0	—	2,0	—	16,0	—	—	15,0	—	27,0	16,0	13,0	бн
<i>H. grimaldii</i>	27,0	—	11,0	—	40,0	6,0	—	9,0	—	—	2,0	—	—	5,0	—	бн

<i>Я dorsalis</i>	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	+	+	бн	
<i>Я gibbosus</i>	+	—	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—	+	+	бн	
<i>H. woodmasoni</i>	+	—	+										+	+	б	
<i>Я vicarius</i>	+	—	+							+	+	—	—	+	б	
Processidae																
<i>Processa mediterrane</i>	—	—	—	—	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	б
<i>P. parva</i>	+	—	—	—	++	—	++	—	—	—	—	—	—	—	+	б
<i>P. borboronica</i>	+	—	—	—	++	—	++	—	—	—	—	—	—	—	+	б
<i>P. macrophthalmia</i>	—	—	—	—	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	б
Glyphocrangonidae																
<i>Glyphocrangon wagini</i>	22,0	—	—	2,0	—	—	28,0	18,0	—	—	—	—	—	2,0	28,0	б
<i>G. dentata</i>	++	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	б
Crangonidae																
<i>Crangon crangon</i>	24,6	2,1	12,0	10,9	16,3	14,7									20,1	б
<i>C. allmani</i>																б
<i>Notocrangon</i>	25,0	—	—	2,0	36,0	25,0									12,0	б
<i>Parapontophilu gracilis</i>	6,0	—	—	—	34,0	30,0	7,0								23,0	б
<i>Aegeon cataphract</i>	++	—	—	—	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	б
<i>A. lacazei</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	б

Ко вторым относятся пищевые объекты, съеденные живыми. Мы подразделили их на три крупные группы, в какой-то степени отражающие степень связи их с субстратом и подвижность: бентос, планктон и нектон. Внутри групп пищевые объекты тоже расположены слева направо по мере увеличения их подвижности. Отдельно, на самом правом «фланге» таблицы, находится столбец «Прочие», в котором помещены данные о тех компонентах пищевого комка, которые не относятся к перечисленным выше. Это в первую очередь песчинки, спикулы губок, обломки донного происхождения, а также фораминиферы, гидроидные полипы, губки, личинки насекомых и т.п.

При размещении наших материалов по составу пищи у креветок разных таксономических групп (семейств) в такой «матрице» обнаруживается, что они подразделяются на три группы: бенто-, пелагофагов и креветок, питающихся как донными, так и пелагическими животными. При более внимательном рассмотрении обнаруживается, что и те, и другие, и третьи креветки хорошо соответствуют конкретным таксономическим группам. К пелагофагам относятся семейства Sergestidae, Benthescymidae, Oplophoridae, Pasiphaeidae и подсемейство Funchaliinae из семейства Penaeidae. К бентофагам — семейства Penaeidae (подсемейство Penaeinae), Solenoceridae, Sicyonidae, Nematocarcinidae, Campylonotidae, Palaemonidae (подсемейство Palaemoninae), Alpheidae, Processidae, Glyphocrangonidae и Crangonidae. К креветкам третьей группы относятся семейства Aristeidae, Pandalidae и Hippolytidae. Правда, внутри этих рамок наблюдается та или иная степень приуроченности креветок конкретных таксонов к более или менее узкому кругу объектов питания. Это позволяет говорить о той или иной степени их трофической специализации. Благодаря этому и среди пелагофагов, и среди бентофагов можно выделить более специализированных и неспециализированных. Креветки семейств

Sergestidae и Benthescimidae преимущественно макропланктофаги, а Oplophoridae сочетают признаки макропланктофагов и микронектонных хищников. Внутри семейств заметна трофическая специализация в зависимости от размеров тела. Например, в последнем семействе самый мелкий вид (*Oplophorus novaezealandiae*) преимущественно макропланктофаг, а самые крупные виды — микронектонные хищники. Еще ярче это расхождение прослеживается у креветок семейства Pasiphaeidae, где все мелкие виды — макропланктофаги, а крупные сочетают макропланктофагию с питанием микронектоном.

Это же демонстрируют представители подсемейства Funchaliinae, где более мелкая *Funchalia villosa* питается преимущественно макропланктоном, относительно крупная *F. woodwardi* в пелагиали — преимущественно макропланктоном и рыбой, а на дне — исключительно полихетами. Судя по особенностям строения их мандибул, специализация этой группы креветок шла сначала по пути приспособления к питанию мягкотелыми животными. Лишь потом разные виды фунхалий, приобретших к тому времени космополитические ареалы, разошлись по разным экологическим нишам в зависимости от размеров жертв.

Можно полагать, что у пелагических креветок внутри их адаптивной зоны (пелагиали) происходило расхождение разных видов креветок по трофическим нишам в направлении освоения всего размерного диапазона потенциальных жертв и одновременно уменьшения пищевой конкуренции между взрослыми представителями разных видов. Онтогенетическая изменчивость состава пищи как бы рекапитулирует это явление.

Среди собственно бентофагов большинство семейств представлено в той или иной степени эврифагами. Даже проявляющие некоторое предпочтение к питанию полихетами Solenoceridae и часть Crangonidae используют одновременно в пищу разнообразные бентосные организмы, среди которых все же преобладают черви и ракообразные, в меньшей степени — мелкие моллюски и их молодь. Особняком стоят лишь представители семейства Nematocarcinidae, демонстрирующие облигатную детритофагию, но и они сочетают ее с некрофагией. Бентофаги-эврифаги больше тяготеют к шельфу, затрагивая в своем распространении и его кромку. Детритофаги, напротив, выше кромки шельфа не поднимаются. Они обитают на материковом склоне и в меньшей степени в абссали.

Третья группа креветок, использующих в пищу и бентосные, и пелагические жертвы, что называется, эврифаги по определению. Круг их жертв чрезвычайно широк. И это говорит прежде всего о их гетеротопности, о их способности охотиться как на дне, так и в пелагиали. Для вида *Pandalus borealis* это доказано. В дневное время они питаются на дне, а ночью — в пелагиали (Wienberg, 1980).

Интересно отметить, что подавляющее большинство креветок из семейства Pandalidae морфологически выглядят, как эпибентосные виды, судя по особенностям строения их ходильных и плавательных конечностей, мощных роострумов (о функции роострума — Бурковский, 1972а). Это позволяет нам предположить, что мы застали это семейство в тот исторический период, когда многие из его представителей находятся на пути освоения пелагиали. Во всяком случае, они уже занимают прочное место в трофических сетях и дна, и толщи воды. Это в той или иной степени относится к самым богатым видами родам *Pandalus*, *Plesionika*, *Parapandalus*, *Heterocarpus*. Некоторые виды пелагиаль уже освоили. Это монотипический род *Stylopandalus* (*S. richardi*), отдельные виды из родов *Plesionika*, *Parapandalus*, как минимум часть видов из рода *Heterocarpus*. Другие виды (например, *Parapandalus narval*: Holthuis, 1993, p.275, fig. 274), наоборот, демонстрируют конвергентное сходство с детритофагами из семейства Nematocarcinidae и могут принимать участие в создании креветко-креветочных консорций в роли видов-эдификаторов (об этом упоминалось выше и еще будет написано ниже).

Напротив, креветки семейства Aristeidae, явно связаны с пелагиалью. Обоснование того, что они — придонные формы, связь которых с субстратом ограничивается лишь возможностью стоять на нем, мы приводили выше, в разделе, посвященном общей харак-

теристике питания креветок этого семейства. Несмотря на это, представители родов *Aristeus*, *Aristeopsis*, *Aristeomorha*, в первую очередь, демонстрируют недвусмысленную связь с детритной пищевой цепью, питаясь донными животными верхней части материкового склона, в основном донными креветками. В этом амплуа они выступают на относительно ранних этапах онтогенеза, когда обитают в верхней части склона. Позднее они переходят в пастбищную пищевую цепь. В целом создается впечатление, что большая часть креветок этого семейства нашли свою экологическую нишу в своеобразном экотоне на стыке двух пищевых цепей — пастбищной и детритной вблизи границ между мезо- и батипелагиалью.

В работе, посвященной реконструкции эволюционных процессов у креветок (Буруковский, 2003), мы сформулировали следующее утверждение. Экологическая характеристика политипического рода содержит информацию о современном направлении эволюции группы, а спектр жизненных форм семейства и более высоких таксонов отражает филогенетическую траекторию группы в прошлом. Отсюда следует, что трофические предпочтения креветок каждого семейства — один из результатов их общей экологической эволюции по освоению основных адаптивных зон океана с присущими каждой из них своеобразной кормовой базой и типами пищевых цепей. Некоторые семейства пелагических креветок, а среди бентосных — *Nematocarcinidae*, можно отнести к группам с устоявшимися трофическими адаптациями. Креветки семейств *Aristeidae* и *Pandalidae*, особенно политипических родов последнего семейства, демонстрируют тенденции или даже тренды в сторону бенто- и пелагофагии на материковом склоне и в мезопелагиали. Можно проследить цепочку родов, выстраивающихся в последовательность освоения разных адаптивных зон: дна шельфа и его кромки, придонных слоев материкового склона и, наконец, толщи воды. У *Pandalidae* это бентофаги-планктофаги шельфа и его кромки *Plesionika* и *Parapandalus*, бентофаги и микронектонные хищники кромки шельфа и верхней части склона, а отчасти и пелагиали, *Heterocarpus* и, наконец, микронектонный хищник, макропланктонная креветка *Stylopandalus* с единственным видом *S. richardi*.

Классификация креветок по составу пищи

Подход, использованный в предыдущей главе, был по необходимости генерализован и практически не затрагивал видовой уровень. Поэтому он не позволил осуществить более тонкую классификацию изученных креветок по составу пищи и типу питания. Тем более, что нами был использован только такой параметр, как состав виртуального пищевого комка. Частота встречаемости различных пищевых объектов в желудках не менее важная трофическая характеристика. Однако использованная сама по себе она позволяет сделать лишь односторонние выводы. Более продуктивно было бы сочетать вместе оба подхода при анализе питания креветок — частоту встречаемости различных пищевых объектов и состав виртуального пищевого комка, так как они дополнительны по отношению друг к другу. Например, высокая частота встречаемости фораминифер обычно сочетается с их ничтожной долей в виртуальном пищевом комке. Отсюда ясно, что ими питаются часто, но в очень малых количествах. Или же они попадают в желудок случайно, вместе, например, с песчинками. Благодаря такому сопоставлению в оценке питания появляется нюанс, позволяющий реконструировать некоторые детали трофического поведения креветки. Это происходит благодаря тому, что частота встречаемости оценивает дискретные параметры питания, а виртуальный пищевой комок служит его континуальной характеристикой. Не случайно уже давно появлялись предложения об объединении этих двух параметров. К сожалению, такие попытки были не очень удачны. Недостатки и даже ошибочность подобных подходов хорошо охарактеризованы Шорыгиным (1952, с. 26-29).

Мы, учитывая результаты анализа Шорыгина, все же попробовали сочетать эти два параметра с помощью полукачественной методики (Буруковский, 1985). Для этого мы составили специальную таблицу (табл. 98). В ней баллами оцениваются все возможные сочетания частоты встречаемости и среднего значения данного объекта питания в объеме пищевого комка креветки.

Отсутствие ячеек-баллов в левом нижнем углу (табл. 98) объясняется следующим. Частота встречаемости любого объекта питания зависит только от того, в скольких желудках он встречен, независимо от его количества в желудке. В то же время средний объем, занимаемый данным компонентом пищи, то есть его значение в питании креветки, зависит не только от конкретных количеств пищи, но и от частоты встречаемости данного ее компонента. Поэтому существуют «запрещенные» сочетания этих характеристик. Например, не может среднее значение данного компонента в виртуальном пищевом комке быть более или равно 50%, если его частота встречаемости меньше 50%.

При таком способе сочетания частоты встречаемости и доли в объеме пищевого комка баллами от одного до пяти оценены случайные; от шести до десяти — второстепенные (попадают в пищу регулярно, хоть и не всегда в больших количествах); от 11 до 15 — главные объекты питания.

Материал должен быть репрезентативным. Это определяется не только общим количеством исследованных желудков, содержащих пищу, но и достаточно большим количеством полных желудков. Иначе может сложиться ситуация, подобная той, что мы обнаружили при исследовании *Glyphocrangon wagini*. Из 79 просмотренных желудков с пищей лишь пять были полными, в результате при частоте встречаемости 2,5% (то есть креветки были встречены лишь в двух желудках) в виртуальном пищевом комке они составили 18% (то есть креветки попались лишь в одном полном желудке, составив, правда, 90% его объема). В результате сочетание частоты встречаемости и доли в объеме виртуального пищевого комка вышло за пределы таблицы. Такие материалы непригодны для применения этого метода.

В своей предыдущей обобщающей работе (Буруковский, 1985) мы пришли к выводу, что предложенное Шорыгиным (1952) подразделение рыб на четыре основные категории в зависимости от доминирующих объектов питания (моллюскоеды, червееды, ракоеды и рыбоеды) к креветкам применимо в очень ограниченном объеме. Фактически у креветок можно выделить одну подобную категорию: облигатных детритофагов (род *Nematocarcinus* из семейства Nematocarcinidae). У многих креветок, в дополнение к доминирующим объектам питания, в желудках регулярно встречаются остатки мертвых животных, то есть для них типична некрофагия (нф) как облигатная, хоть и недоминирующая характеристика. У креветки *Nematopalaemon hastatus*, например, в полупустых и неполных желудках доминируют копеподы (до 10 экземпляров), а в полных — одиночные экземпляры креветок и мизид. Обычны находки в желудках этого вида большого

Таблица 98

Характеристика трофической зависимости того или иного объекта (баллы от одного до 15) по возможным сочетаниям частоты встречаемости (%) и значения в виртуальном пищевом комке (% его объема)
Characteristic of trophic depends of either food groups (grades from 1 to 15) by possible combinations of theirs frequency of occurrence (%) and value of share in volume of virtual food lump (% of its volume)

Частота встречаемости, балл				Значение в ОПК, %
>10%	10-30%	30-60%	>60%	
1	2	3 7	4	5
5	6	10	8	5-10
	9	12	11	10-25
			13	25-50
			14	50-75
			15	>75

количества растительных остатков, однако их наличие или отсутствие имеет характер локального эффекта. Поскольку классификация производится по доминирующему объекту питания, вид автоматически попал бы в креветоеды, хотя он демонстрирует куда более сложную схему питания. Формально попал бы в категорию креветкоедов *Ehippolysmata hastatoides*, воруящий у предыдущего вида яйца, отложенные на плеоподы. Еще сложнее обстоит дело с *Funchalia woodwardi*. Если отвлечься от особенностей ее суточных миграций, можно обнаружить, что эта хищная креветка парадоксально сочетает в себе бентофага-черведа с макропланкто- и микронектофагом. А на самом деле это циркумнотальная (в Атлантике к тому же и с бицентральной распространением) никти-эпипелагическая креветка, которая ночью держится в эпипелагиали (глубины 30-100 м), а днем мигрирует чуть ли не до верхней границы мезо-пелагиали (Буруковский, Роменский, 1991). Наши материалы были собраны в водах Юго-Западной Африки, преимущественно над кромкой шельфа и верхней частью материкового склона. Оказывается, пелагическая *F. woodwardi* сохранила способность нападать на донные объекты и, мигрируя днем на глубины около 400 м, очень результативно охотиться на эррантных полихет. Следовательно, эта двойственность тоже имеет локальный характер и обусловлена доступностью облигатному макропланкто- и нектофагу донных организмов в местах стыка пелагиали с кромкой шельфа.

Это явление присуще также некоторым батипелагическим видам из семейства Orphoridae. В той части их трехмерного ареала, которая граничит с материковым склоном, они способны нападать на донных животных. И это необходимо учитывать при трофической классификации креветок.

Таблица 99

Зависимость состава пищи креветок от их отношения к субстрату и глубине обитания

Dependence of shrimp food composition from theirs relations to bottom and habitat depth

Жизненные формы Виды	Растительные остатки	Детрит	Остатки животных	Бентос					Планктон			Нектон			Трофическая * характеристика	Способ охоты	
				Моллюски	Полихеты	Донные ракообразные	Иглокожие	Креветки	Микро-	Мезо-	Макро-	Креветки	Головоногие	Рыбы			Песчинки
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Живущие в укрытиях																	
<i>Alpheus cf. longiforceps</i>	—	11	—	10	6	1	2	12						2	3	мб	хс
Зарывающиеся																	
<i>Crangon crangon</i>	3	13	9	12	3	10									11	мб	хс
<i>C. allmani</i>	1	11	6	1	9	9	9	1	—	—	1	—	—	1	11	мб	хс
<i>Pagape nae opis atlantica</i>	3	1	5	6	12	12	2	1	—	1	—	—	—	7	2	мб	хс
<i>Metapenaeopsis miersi</i>	—	2	—	13	10	13	7	1							4	мб	хс
<i>Sicyonia galeata</i>	5	2	1	12	7	12	2	6	—	6	—	—	—	—	8	мб	хс
<i>Farfantepenaeus notialis</i>	—	2	—	12	12	12	7	7						6	1	мб	хс

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>F. subtilis</i>	1	—	—	13	13	13	7							2	3	мб	хс	
<i>Melicertus kerathurus</i>	—	—	—	13	13	13	2	6		—	—	—	—	1	7	мб	хс	
<i>Farfantepenaeus brasiliensis</i>	—	—	—	13	12	13	2	6	—	—	1	—	9	—	—	мб	хс	
<i>Parapenaeus longirostris</i>	—	1	?	3	10	9	2	6	—	3	2	+	2	13	3	мб	хс	
<i>Parapenaeus fissum ides indica</i>	—	—	—	—	6	10	14	2							4	мб	хс	
<i>Solenocera africana</i>	—	—	—	6	14	7	3								7	мб	хс	
<i>S. membranacea</i>	—	—	1	2	12	9	2	1	—	—	6	—	9	1	—	мб	хс	
<i>Parapontophilus gracilis</i>	—	6	—	—	12	12	6								10	мб	хс	
<i>Glyphocrangon wagini</i>	—	12	—	2	—	—	12	?	—	—	—	—	—	—	—	мб	хс	
Эпибентосные																		
<i>Palaemon elegans</i> (в заливе)	10	14														8	сб-д	хо?
<i>Nematopalaemon hastatus</i>	12	2	—	—	—	9	—	5	—	13	—	—	—	—	—	б-макп	хо?	
<i>Plesionika heterocarpus</i>	—	14	13	1	4	2	6	1	—	5	13	—	1	—	13	б-макп	хо	
<i>P. edwardsii</i>	—	13	7	—	1	1	2	13	—	2	3	—	1		4	б-макп	хо	
<i>P. acanthonotus</i>	—	13	10	—	—	1	—	—	—	—	12	6	—			б-макп	хо	
<i>P. martia</i>	—	13	13	1	—	9	—	—	—	—	12	9	—	—	8	б-макп	хо	
<i>Parapandalus narval</i>	—	14	10	2	3	9	—	13	—	2	12	—	—	—	4	б-макп	хо	
<i>Plesionika ensis</i>	—	12	12	—	—	—	—	1	—	—	12	—	—	—	3	б-макп	хо	
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	—	2	2	—	—	1	—	1	—	—	15	—	—	—	2	б-макп	хо	
<i>Pandalus borealis</i> (днѐм)	—	12	9	1	1	9	2	1	—	—	1	—	—	1	10	б-макп	хо	
<i>H. grimaldii</i>	—	13	1	—	12	5	—	1	—	—	1	6	6	3	—	б-н	хо	
<i>Nematocarcinus africanus</i>	—	14	12													сб-д	сд-бд	
<i>N. lanceopes</i>	—	13	14					1							8	сб-д	сд-бд	
<i>N. pseudocursor</i>	—	15	8													сб-д	сд-бд	
<i>N. romenskyi</i>	—	15	11	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	сб-д	сд-бд	
Придонные																		
<i>Funchalia woodwardi</i> (днѐм)	—	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мяг-т	нх	
<i>Heterocarpus ensifer</i>	—	7	2	—	—	1	—	—	—	1	9	12	1	10	1	н-б	нх	
<i>H. sibogae</i>	—	13	2	—	—	1	—	1	—	—	—	12	9	12	—	н-б	нх	
<i>H. laevigatus</i>	—	2	?	5	—	1	—	9	—	—	5	1	12	9	—	н-б	нх	
<i>Aristeus varidens</i>	—	2	1	—	7	6	—	11	—	—	1	11	6	13	—	н-б	нх	
<i>Aristaeopsis edwardsiana</i>	—	2	?	2	2	6	1	11	—	—	1	11	2	13	—	н-б	нх	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Эпи-, мезо-, батипелагические																	
<i>Gennadas valens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	6	9	14	1	1	11	—	мал-пл	НХ-ПХ
<i>Stylopandalus richardi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	12	9	9	—	—	9	—	мал-пл	НХ-ПХ
<i>Sergia regalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	12	12	13	—	1	1	—	мал-пл	НХ-ПХ
<i>S. grandis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	—	11	3	—	мак-н	НХ-ПХ
<i>S. robusta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	—	—	6	—	мак-н	НХ-ПХ
<i>A. kingsleyi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	15	2	—	3	—	мак-н	НХ-ПХ
<i>Funchalia woodwardi</i> (ночью)	—	—	—	—	6	—	—	—	—	3	9	1	12	12	—	мак-н	НХ-ПХ
<i>Oplophorus novaezealandiae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	14	1	—	11	—	мак-н	НХ-ПХ
<i>O. spinosus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	14	1	1	13	—	мак-н	НХ-ПХ
<i>Systellaspis debilis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	14	1	1	10	—	мак-н	НХ-ПХ
<i>Acanthephyra purpurea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	14	5	1	13	—	мак-н	НХ-ПХ
<i>A. pelagica</i>	—	1	—	1	1	1	—	—	—	2	12	1	1	14	2	мак-н	НХ-ПХ
<i>A. acanthitelsonis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	12	6	13	—	мак-н	НХ-ПХ
<i>Ephyrinafiguerai</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	14	—	—	10	—	мак-н	НХ-ПХ

Анализ материалов табл. 97 и 99 показывает, что классификация креветок по составу пищи подчиняется правилу «исключенного четвертого», суть которого в том, что среди креветок имеются бентофаги, пелагофаги, а также формы, сочетающие и то, и другое. Четвертого не дано. Настоящая стенофагия среди изученных креветок очень редка (креветки рода *Nematocarcinus*, если детритофагию можно считать разновидностью стенофагии), как и вообще среди креветок. Стенофагия предполагает очень узкую специализацию (стенобионтность) и по другим параметрам. Например, питание мукусом, характерное для креветок-симбионтов (Hureau-Jacquotte, 1972; Schumacher, 1973; Марин, 2006), или, напротив, крайняя специализация строения клешней у креветок рода *Psalidopus* (*Psalidopodidae*) (Chace, Holthuis, 1978), заставляющая предполагать такую же крайнюю трофическую специализацию (что пока, правда, не доказано). Или, наконец, питание бактериями у креветок гидротермальных вентов (Верещака, Гебрук, 2002). А креветки подсемейства *Funchaliinae*, специализированные для нападения на мягкотелых гидробионтов (см. выше, а также Буруковский, Роменский, 1985), тоже не стенофаги на самом деле, так как выбор мягкотелых жертв достаточно широк. У подавляющего большинства креветок, как нам кажется, стенофагия представляет собой локальное (пространственное или временное) явление. Исходя из этого, мы не только отказались от жесткой привязки конкретных видов креветок к конкретным таксономическим группам жертв, но и от более мягкого подхода, использованного в нашей предыдущей работе на эту тему (Буруковский, 1985). Поэтому мы подразделяем всех исследованных креветок на три категории: бентофагов, пелагофагов (понимая в данном случае под пелагическими все группы планктонных, а также нектонных животных) и бенто-пелагофагов. Это очень широкое разделение, но оно очерчивает действительно существующие группы видов самой разной таксономической принадлежности. Креветок первой категории можно в принципе разделить на малоспециализированных и специализированных бентофагов (мбф, сбф). Среди последних мы встретили относительную специализацию лишь в детритофагии (сбф-дф). Все остальные исследованные бентофаги довольно

малоспециализированы. Следы некоторой специализации прослеживаются лишь в виде онтогенетической изменчивости спектра питания.

Пелагофагов сложнее разделить на эти две категории. Возможно, это объясняется тем, что (несколько утрируя) бентосные жертвы ограничены дном, то есть двумя измерениями, а пелагические обитают в трехмерном пространстве, где они проще разделяются и по размерам, и по подвижности. Поэтому, строго говоря, все пелагофаги более или менее специализированы. Среди изученных нами удалось выделить: малоспециализированных планктофагов (мал-плф), то есть креветок, питающихся всеми группами планктона — от микро- до макро-, некоторые из них не пренебрегают микронектонными жертвами; относительно специализированных планктофагов, питающихся преимущественно макропланктонными организмами, а также и микронектонными жертвами (мак-нектоф). К ним же можно отнести и фунгалий с тем ограничением, что они предпочитают из этого набора жертв объекты, лишённые крепких панцирей из-за особенностей строения мандибул.

Креветки третьей категории малоспециализированы по определению. Часть из них сочетают детритофагию с некрофагией и питанием живыми бентосными организмами (то есть малоспециализированную бентофагию с потреблением макропланктонных гидробионтов, например, эуфаузиид). Мы их назвали бентофагами-макропланктофагами (бент-макпф). Один вид (*Heterocarpus grimaldii*) отличается от них тем, что сочетает преимущественно бентофагию с охотой на микронектонных жертв (бентф-нект) и в результате занимает некое промежуточное положение между бентофагами-макропланктофагами и преимущественно нектофагами, но в качестве второстепенной пищи имеет в желудке детрит и представителей бентоса. Мы назвали их некто-бентофагами (нект-бентф). Необходимо заметить, что преобладающими объектами питания этих видов могут быть как донные, так и придонные и пелагические креветки. В предыдущей работе из-за этого мы их выделяли в качестве специальной группы «креветкоедов».

Обнаруживается зависимость трофической характеристики вида от его отношения к субстрату и глубине обитания. Зарывающиеся виды, независимо от их таксономической принадлежности и глубины обитания, по составу пищи относятся к малоспециализированным бентофагам.

Эпибентосные креветки подразделяются на две группы. Первая тяготеет к шельфу и его кромке. Креветки этой группы по составу пищи относятся к бентофагам-макропланктофагам. В их пищевых комках доминируют как детрит и разные формы бентоса, так и макропланктонные жертвы (прежде всего эуфаузииды).

Креветки второй группы обитают преимущественно в верхней части склона и питаются преимущественно детритом. Они относятся к более специализированным бентофагам-детритофагам.

Среди эпибентосных видов, исследованных нами, особняком стоят два вида. Первый — *Palaemon elegans* — отнесен нами по результатам исследования питания этого вида в Вислинском заливе к специализированным бентофагам-детритофагам. Но это локальное явление. Спектр питания этого вида, широко распространенного в морях и лагунах Европы, значительно шире и приближается к таковому остальных эпибентосных креветок шельфа, бентофагов-макропланктофагов.

Второй — *Heterocarpus grimaldii* — восточноатлантический вид, отличается от других видов рода, исследованных нами, большей привязанностью ко дну, из-за чего мы и отнесли его к эпибентосным видам. И по способу питания он прежде всего бентофаг, предпочитающий полихет и детрит. Но наличие в составе его пищевых комков таких микронектонных креветок, как представители семейства Sergestidae, заставило нас классифицировать его в качестве бентофага-нектофага. Однако относительно малый объем исследованных креветок делает эту характеристику предварительной.

Исходя из этого, можно считать, что практически все эпибентосные креветки шельфа и его кромки могут быть отнесены к бентофагам-макропланктофагам.

Все придонные креветки в первую очередь оказались нектофагами, хотя в их пище постоянно присутствуют детрит и бентосные организмы. Те из них, что относятся к семейству Aristeidae, могут входить в консорции, в роли видов-эдификаторов которых выступают креветки-детритофаги, а сами придонные креветки служат видами-консортиями (Буруковский, 1989а; Буруковский с соавт., 1982, а также см. ниже).

Среди пелагических креветок обнаружены лишь малоспециализированные планктофаги и макропланктофаги-нектофаги. Первые — это относительно мелкие креветки, тяготеющие к эпипелагиали. В составе их пищи встречаются все формы планктона и могут попадаться микронектонные формы. Мезо- и батипелагические креветки — макропланктофаги и нектофаги.

Известно, что чем глубже обитает таксоцен креветок, тем меньше в нем доля креветок, связанных с субстратом (Буруковский, 1981). Можно добавить, что тем более подвижными жертвами питаются доминирующие в нем креветки.

Классификация креветок по способам добывания пищи

Проблема исследования способов добывания пищи животными находится скорее в рамках этологии, а не трофологии. Но этологически решить ее можно лишь путем визуальных наблюдений, что далеко не всегда доступно исследователям. Особенно это относится к тем, кто, как и мы, изучает питание глубоководных животных. Наблюдение за ними доступно далеко не всегда. Поэтому и выводы о способах добывания пищи ими делаются, как правило, по каким-то косвенным признакам, опосредовано. Единого подхода к решению этой проблемы не существует до сих пор, хотя со времени публикации наших статей, в которых впервые обсуждалась эта тема (Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985), прошло более 30 лет. При попытках такой классификации обычно смешиваются адаптации к определенным типам пищи и к способам ее добывания. Отчасти этого избежать невозможно, особенно в тех случаях, когда сам объект питания однозначно определяет свой способ добывания пищи. Это часто вводит людей в заблуждение.

Турпаева (1948) предложила подход к классификации морских донных беспозвоночных по характеру их питания. Она рассматривала все главные группы бентоса Баренцева моря, в том числе и десятиногих раков. Среди прочих она выделила такие группы, как «грунтоеды» (то есть детритофаги в современном понимании — Р.Б.), а среди них «глотающих» и «собирающих», «хищных бентофагов» и «истинных сестофагов». Хищных бентофагов Турпаева разделила на «всеядных» и «охотников». Последних она определила как животных, которые «...способны активно отыскивать и ловить свою добычу» (Турпаева, 1953, с. 505). Это типичный смешанный подход, где рядом с «объектным» критерием (что добывает и поедает) представлен и «динамический» критерий (как добывает и поедает).

В.Н. Беклемишев (1952) и Чиндонова (1959) различали два принципиальных способа добывания пищи: охоту за отдельной особью, когда происходит отдельный акт хватания («охотящиеся», то есть хищники), и питание, когда преследование добычи отсутствует (фильтраторы, седиментаторы, грунтоеды, постоянные паразиты). Подразумевается грубое деление всех беспозвоночных по тому, сколько энергии они тратят на отдельный акт потребления пищи. Все креветки, исследованные нами, за исключением облигатных детритофагов, попадают в первую группу. При таком подходе говорить о способе добывания пищи очень трудно. Суценья (1975) делит ракообразных на фильтраторов, потребителей («мусорщиков»), хищников и паразитов. Эта тоже смешанная классификация. Она слишком груба и скрывает то разнообразие способов добывания пищи, которое мы смогли реконструировать у исследованных нами креветок.

Собственно способами добывания пищи ракообразными занимался, кроме нас, Павлов (1986, 2000). Его подход отличается своеобразием. Он отталкивается от проведенного им

морфофункционального анализа пищедобывательного аппарата ракообразных вообще. Констатируя сначала, что «По способу добывания пищи ракообразные грубо делятся на фильтраторов, ловцов, собирателей, обскребывателей и т.д.» (Павлов, 2000, с. 13), он затем свел все это разнообразие к конструктивным особенностям двух наиболее сильно различающихся пищедобывательных аппаратов — фильтраторов и всех остальных аппаратов у групп ракообразных, суть которых — захват пищи, хотя и разными способами. Так, у Павлова получились два способа добывания пищи, благодаря которым все ракообразные оказались разбитыми на две группы: с фильтрационным и грасперным (от английского *grasp* — схватывать, зажимать) способами питания. В результате анализ Павлова свелся к логике «исключенного третьего» (или это, или это, третьего — не дано). Но уже при описании пищедобывательного аппарата *Euphausia superba* он, противореча самому себе, сообщает: «Наиболее совершенным фильтрационным аппаратом обладает *E. superba*, способная отфильтровывать не только диатомовых, но и мелких жгутиконосцев с размерами 1-2 мкм. В то же время *E. superba*, как и другие фильтраторы из эуфаузиид, может отфильтровывать мелкий зоопланктон и *производить дифференцированный захват более крупной добычи, сравнимой с ней по размерам*» (Павлов, 2000, с. 13. Курсив Р.Б.). Налицо невольное использование логики «исключенного четвертого»: *E. superba* способна и к фильтрации, и к захвату. Но автор просто отбрасывает эту логику в сторону. Он даже не пытается обсудить, что же важнее в данном случае: фильтрационный или грасперный способ захвата добычи. Кроме того, как можно считать идеалом фильтрационного аппарата такой, с помощью которого можно осуществлять, кроме собственно фильтрации, нападение на добычу, сравнимую с нападающим по размерам? Автор противоречит сам себе, выдавая за фильтрационный пищевой аппарат смешанного применения. И это не случайно. Логика исключенного третьего плохо применима к решению биологических проблем, так как это линейная логика и в биологии приводит использующего ее к крайней формализации решений. Поэтому Павлов (2000) в конечном итоге редуцировал проблему до описания механизмов элементарного акта питания, то есть к тактике добывания пищи. Стратегия этого процесса осталась за рамками его впечатляющей своим оформлением работы.

Наш подход отличается от описанных выше кардинально. Мы натолкнулись на него случайно, в процессе подготовки к статистической обработке материалов по питанию креветки *Farfantepenaeus notialis* и кальмара *Loligo peali*. Для этого данные из протоколов вскрытия желудков, наполненных пищей (балл наполнения 3), переносились в специальные рабочие таблицы. Их левый вертикальный столбец содержал список объектов питания по мере убывания их частоты встречаемости, а верхний горизонтальный — величину порции каждого данного объекта питания в каждом из исследованных полных желудков, выраженную в процентах от объема пищевого комка (то есть фактически от объема желудка). Классовый промежуток был принят равным 10%. По результатам этого рассчитывался усредненный пищевой комок, который мы также называем реконструированным или виртуальным пищевым комком. Он дает представление о среднем значении в питании объекта исследования тех компонентов пищевого комка, которые хотя бы раз встретились в количестве, равном или превышающем 10% от объема или от массы пищевого комка в полном желудке.

На закономерное и альтернативное распределение результатов «точкования» в рабочей таблице для креветки и кальмара первым обратил внимание Ю.М. Фроерман, в то время студент-заочник и одновременно лаборант лаборатории промысловых беспозвоночных АтлантНИРО, которой заведовал Р.Б. Именно из анализа результатов его наблюдений родилась наша совместная статья (Буруковский, Фроерман, 1974).

Суть различий — в особенностях распределения в полных желудках частоты встречаемости разных по относительной величине «порций» пищи независимо от ее происхождения или таксономического состава. У креветки *F. notialis* в полных желудках чаще всего

встречались порции пищи, занимающие 10-40% от массы или объема пищевого комка (рис. 44), а у кальмара *L. peali*, наоборот, преобладали порции, занимающие 80-100% его объема. В результате, если построить график, по оси абсцисс которого откладываются порции данного пищевого компонента, выраженные в процентах к объему или массе пищевого комка в полном желудке, а по оси ординат — частота встречаемости каждой порции этого компонента в процентах от общего числа всех порций данного компонента во всех исследованных желудках, где он встречался, мы обнаружим три типа распределения.

Первый, характерный для того же *F. notialis* и других пенеидных креветок, относящихся к *Penaeus sensu lato*, изученных нами, представляет собой кривую, похожую на гиперболу или на «вогнутую кривую систематиков» Уиллиса (рис. 44). По Пианка (1981) и Заренкову (1988) связь, аппроксимируемая кривой, приближающейся к гиперболе, говорит о стохастическом характере взаимодействий, в результате которых она возникает. Второй, который оказался характерен для *L. peali*, напротив, отдаленно напоминает логарифмическую кривую (рис. 45) и свидетельствует о том, что между кальмаром и его жертвами имеется закономерная связь.

Следовательно, речь идет о стратегии питания или, точнее, о способе охоты хищного животного. То обстоятельство, что каждый хищник компонуется своей пищевой комком в зависимости от того способа, которым он охотится на жертву, чрезвычайно важно, так как позволяет по особенностям изменения частоты встречаемости разных порций пищи в полных пищевых комках реконструировать способ охоты любого хищного животного, особенно тех, за питанием которых мы не имеем возможности вести визуальные наблюдения, например, глубоководных гидробионтов. Этот подход не отменяет других классификаций животных по их трофическим характеристикам или по типам механизмов захвата добычи. Он служит дополнительным к ним, так как, повторяем, характеризует стратегию питания хищных животных.

В первой публикации (Буруковский, Фроерман, 1974; не могу не упомянуть роль К.Н. Несиса в ее появлении, так как он был ее рецензентом и в своем отзыве обратил наше внимание на суть явления, обнаруженного нами с Ю.М. Фроерманом) мы описали именно эти два типа распределения частот встречаемости различных порций пищи в желудках у семи видов хищных гидробионтов: креветок, кальмаров и осьминога. Позднее, в полном соответствии с логикой «исключенного четвертого» (или то, или это, или и то и другое вместе; четвертого не дано) на значительно большем материале нашей следующей статьи на эту тему (48 видов) (Буруковский, 1985) и по результатам данного исследования нам удалось обнаружить, что, кроме них, существует лишь еще один, третий тип распределения частоты встречаемости разных порций пищи в полных желудках хищников, представляющий собой сочетание предыдущих двух способов. Лучше всего у исследованных нами креветок его демонстрируют *Acantheephyra purpurea* (см. рис. 19, Б, В) и *A. pelagic a* (рис. 46).

Суть его, как это хорошо видно на рис. 46, выражается в том, что чаще всего в полных желудках встречаются крайности: маленькие порции, занимающие до 20-30% от объема виртуального пищевого комка, и самые большие (80-100%). Лучше всего это выражено у рыб-планктофагов. Прекрасной иллюстрацией служат, например, «калянусная» сельдь или скумбрия, активно питающаяся эуфаузидами. У последней полные желудки набиты сотнями и тысячами рачков одного вида, среди которых единично попадаются амфиподы-гиперииды. В результате образуются две альтернативные кривые: «вогнутая кривая систематиков» для амфипод-гипериид и «псевдологарифмическая» — для эуфаузиид. При суммировании образуется кривая, напоминающая так называемую «цепную кривую», то есть кривую, образуемую провисшей цепью или канатом. Такое распределение характеризует способ добывания пищи хищниками, которых мы называли «пасущимися». Наиболее ярко эта закономерность выражена у тех пасущихся хищников, чьи размеры в 50 и более раз превышают размеры основного объекта питания, то есть ближе к двум

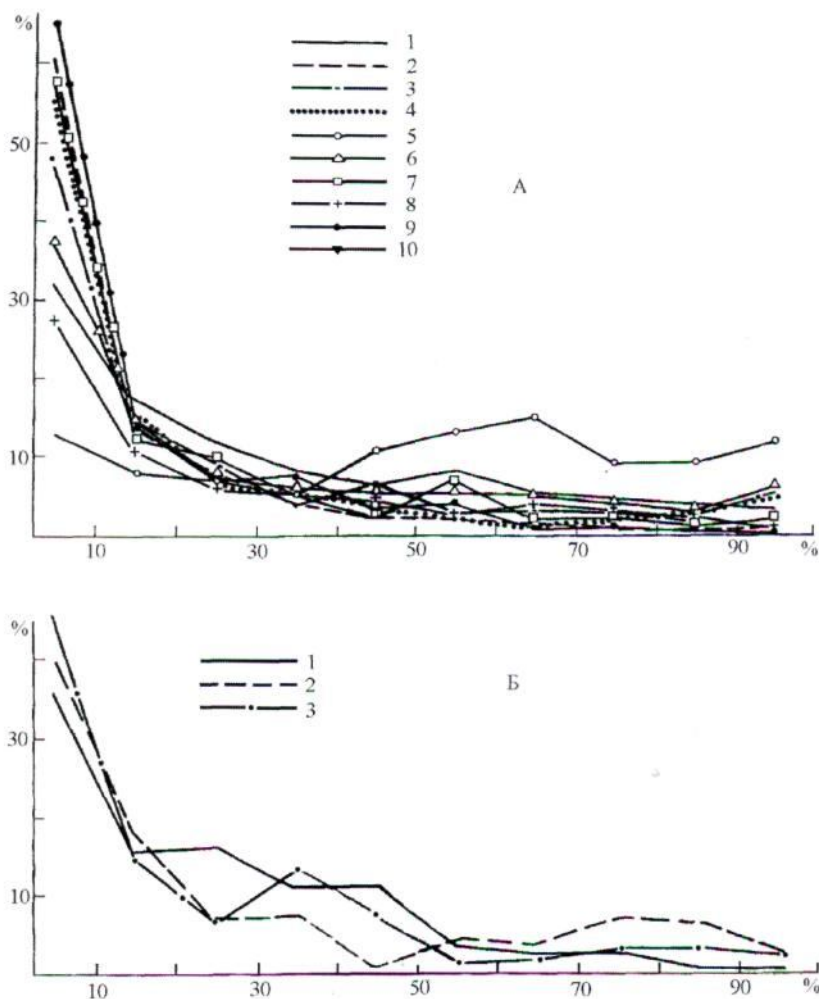


Рис. 44. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках некоторых креветок.

По оси ординат нанесена частота встречаемости, по оси абсцисс — величина «порции», выраженная в процентах к объему виртуального пищевого комка. А. *Farfantepenaeus notialis*: 1 — полихеты; 2 — двустворчатые и брюхоногие моллюски; 3 — креветки; 4 — амфиподы; 5 — головоногие моллюски; 6 — рыбы; 7 — крабы; 8 — офиуры; 9 — раки-отшельники; 10 — эуфаузииды. Б: 1 — *Far. aztecus*; 2 — *Far. brasiliensis*; 3 — *Melicertus kerathurus*.

Fig. 44. Frequency of occurrence of different food "portions" in stomachs of some shrimps. On ordinate axis — frequency of occurrence, on abscissa — value of "portion" (in % of volume of virtual food lump). A. *Farfantepenaeus notialis*: 1 — polychaete worms; 2 — bivalves and gastropods; 3 - shrimps; 4 - amphipods; 5 — cephalopods; 6 - teleost fish es; / -crabs; 8 — ophiuroids; 9 - Diogenes-crabs; 10 - euphausiids. Б! 1 - *Far. aztecus*; 2 - *Far. brasiliensis*; 3 - *Melicertus kerathurus*

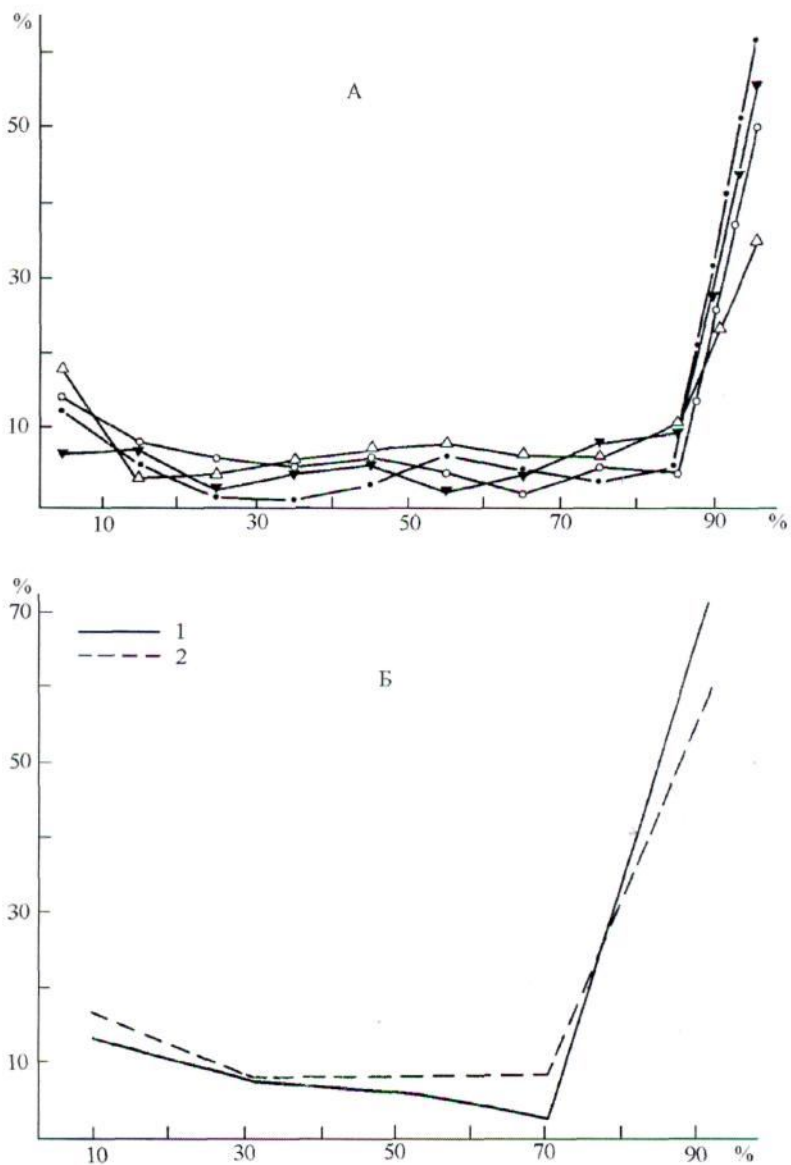


Рис. 45. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках некоторых головоногих.

А — *Loligo pealei*; Б. 1 — *Illex coindetii*; 2 — *Octopus vulgaris* (остальные обозначения, как на рис. 44)

Fig. 45. Frequency of occurrence of different food "portions" in stomachs of some cephalopods.

А - *Loligo pealei*; Б. 1 - *Illex coindetii*; 2 - *Octopus vulgaris* (symbols are same as in fig. 44)

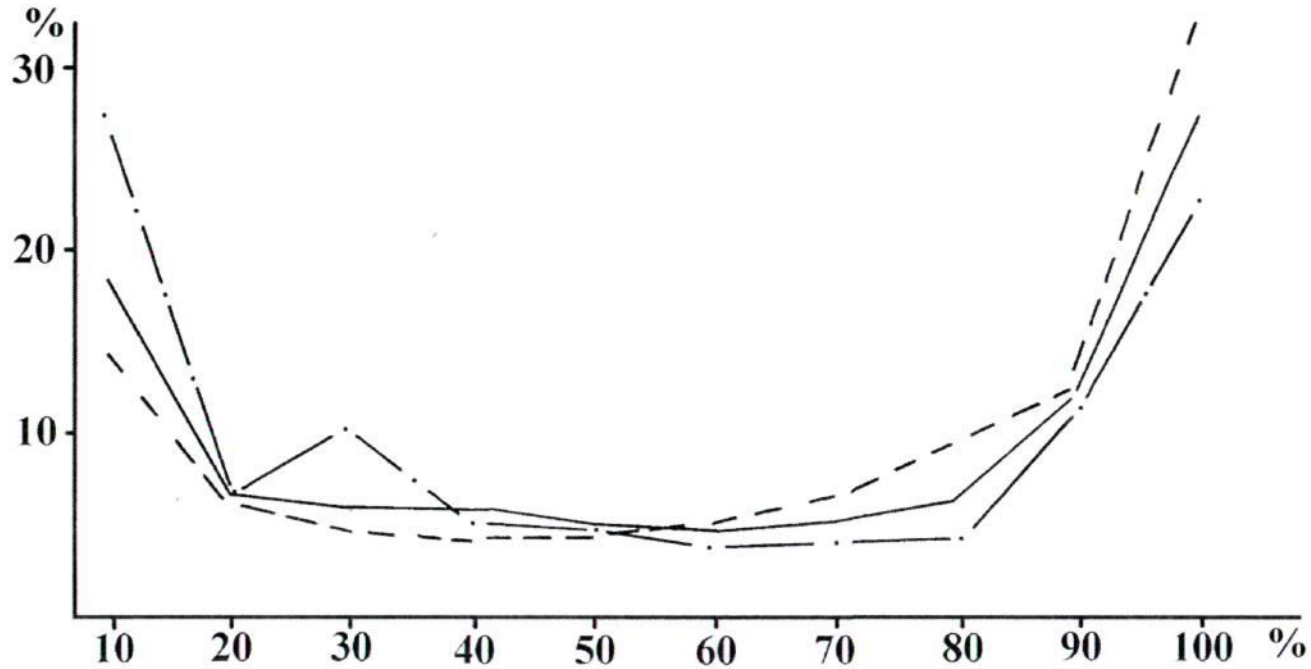


Рис. 46. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках креветки *Acantheephyra pelagica*. По оси ординат нанесена частота встречаемости, по оси абсцисс — величина «порции», выраженная в процентах к объему виртуального пищевого комка (остальные обозначения, как на рис. 20)

Fig. 46. Frequency of occurrence of different food "portions" in stomachs of shrimp *Acantheephyra pelagica*. On ordinate axis — frequency of occurrence, on abscissa — value of "portion" (in % of volume of virtual food lump. Symbols are same as in fig. 20)

порядкам (а если вспомнить усатых китов — типичных пасущихся хищников, то и к трем). У креветок различия между жертвой и хищником не превышают одного порядка (10-20 раз), поэтому, во-первых, кривые выражены слабее и, во-вторых, они образуются для каждого основного объекта питания. По отношению к ним хищная креветка может выступать одновременно и в роли нападающего, и в роли пасущегося хищника, в зависимости от размеров хищника или других причин. Поэтому среди креветок нет пасущихся хищников в чистом виде.

Это позволило нам предложить следующую классификацию исследованных нами креветок в зависимости от способа компонования ими своего пищевого комка и, следовательно, от способа охоты на своих жертв. Хотелось бы обратить внимание, что она в какой-то степени представляет собой развитие концепции Турпаевой (1953), но на совершенно другом материале. Елена Петровна, как и другие исследователи того периода, невольно объединила под термином «характер питания» характеристику состава пищевых комков и способы добывания пищи. Несмотря на это, ее заключения могут служить основанием для наших построений. Итак, мы подразделяем креветок на следующие группы по способам добывания пищи:

1. **Собиратели.** Креветки, компоныеющие свой пищевой комок за счет ряда неживых пищевых объектов или детрита.

1.1. Собиратели-детритофаги (сд-бд). Из самого названия ясно, что их способ добывания пищи сводится к собиранию детрита.

1.2. Собиратели-некрофаги (сн). Питаются остатками погибших животных. В чистом виде нами не встречены, так как, во-первых, очень трудна идентификация состояния остатков животного в желудке креветки. Не так часто попадаются заведомые трупы (например, клещи и имаго насекомых в желудках *Crangon crangon*, *Parapandalus narval* и др. (см. выше)). Прежде всего, это косвенные признаки — чешуя рыбы таких размеров, что недоступна креветке в живом состоянии; находка вместе с нею изопод-трупоедов (Lagardere, 1972); обрывки мицелиев специфических грибков (Роменский, 2001), остатки жертвы более крупных размеров, чем съевшее их животное (см. выше при описании питания *C. crangon*), откровенные признаки разложения и т.п. Во-вторых, некрофагия, как показали наши материалы, — постоянный спутник детритофагии. В целом эти креветки — то же, что и «мусорщики», по Суцене, 1975.

2. **Хищники.** Креветки, потребляющие в пищу других животных в живом состоянии независимо от их таксономической принадлежности или размеров.

2.1. Хищники-собиратели (хс). Креветки такого рода наедаются досыта за счет нескольких различных пищевых объектов. Они как бы собирают свою добычу. В полных желудках у этих креветок чаще всего встречается несколько пищевых объектов, каждый из которых представлен относительно небольшой порцией по отношению к объему желудка. Обычно это объекты не только разной таксономической, но и разной экологической принадлежности. Очень редко желудок креветки целиком занят остатками какого-то одного пищевого объекта. Размеры жертв в пищевом комке варьируют в относительно широких пределах. Коэффициент Фроермана около трех и более, частота доминирования (и суммарная, и отдельных пищевых объектов) относительно невелика. Кривая распределения частоты встречаемости порций пищи разной величины в полных желудках напоминает «вогнутую кривую систематиков».

2.2. Нападающие (нх). Предпочитают в каждый данный момент использовать только один объект, наедаясь сразу. Размеры жертв, как правило, не намного меньше, чем хищника. Коэффициент Фроермана всегда меньше 2. Частота доминирования очень высокая. Кривая распределения частоты встречаемости порций пищи в полных желудках напоминает логарифмическую кривую.

2.3. Пасущиеся (хищные — пх). В желудках обычно доминирует один пищевой объект, но в нескольких или даже очень многих экземплярах. Размеры отдельных жертв срав-

нимы между собой и заметно или значительно меньше размеров хищника. Вместе с жертвой, доминирующей по объему и количеству отдельных экземпляров, может встречаться компонент-спутник с высокой частотой встречаемости, но в ничтожных количествах, захватываемый в процессе пастьбы. Сюда же, возможно, имеет смысл отнести хищников, питающихся малоподвижной добычей, неспособной к активной защите или бегству. Коэффициент Фроермана около 2. Частота доминирования относительно высокая. Кривую распределения частоты встречаемости порций пищи в полных желудках можно назвать «псевдоцепной кривой», то есть по форме напоминающей провисшую цепь.

2.4. Хищник-оппортунист (хо). Прежде, чем определить способ добывания пищи, характерный для этой категории креветок, необходимо сделать некоторое отступление.

Ни один из исследованных нами видов не соответствует идеально выделенным выше категориям креветок. Например, один из наиболее хорошо исследованных видов *F. notialis* (см. выше, а также Буруковский, Птицин, 1976), будучи типичным хищником-собирателем, в разные периоды может вести себя, как нападающий хищник, охотясь на молодь каракатицы *Sepiella ornata*, или становиться пасущимся хищником в периоды оседания спата двустворчатых моллюсков. Такие переходы от одного способа добывания пищи возможны от места к месту, от сезона к сезону и даже в течение суток. Существует онтогенетическая динамика смены способов охоты. Креветка *Crangon crangon* на ранних этапах онтогенеза ведет себя как пасущийся хищник. В ее желудках можно обнаружить до сотни и более харпактицид. Затем она становится хищником-собирателем, а самые крупные особи ведут себя как нападающие хищники (Буруковский, Трунова, 2006). Следовательно, «хищник-собиратель», как и любая другая категория креветок, — усредненная видовая характеристика. Реже у креветок нам встречалось постоянное совмещение двух способов охоты у хищника. Например, *Nematopalaemon hastatus* по отношению к копеподам ведет себя как пасущийся, а к молодежи креветок и к мизидам — как нападающий хищник.

Количество примеров можно увеличить, но они покажут совмещение или смену разных способов добывания преимущественно в онтогенезе или внутри каждой из двух крупных категорий: собирателей и хищников. Однако существуют креветки, у которых состав пищи и способы ее добывания меняются в более широких пределах. Они могут одновременно сочетать детрито- и некрофагию с хищничеством, охотясь не только на дне, но и в толще воды. Один из самых ярких примеров — питание *Pandalus borealis*, который днем — типичный бентофаг, преимущественно детритофаг, а ночью — планктофаг, нападающий и пасущийся хищник. У отдельных особей *Parapandalus longicauda* в одних районах детрит и трупы животных составляют 60-80% пищевого комка (63% в среднем — см. табл. 76), что создает облик типичного детритофага и некрофага. В других он ведет себя как типичный пасущийся хищник, в желудках которого буквально десятками попадают эуфаузииды, молодь креветок и одновременно детрит. Креветок, которые сочетают столь различные способы добывания пищи, мы и относим к категории хищников-оппортунистов.

Для представителей разных жизненных форм характерны разные способы добывания пищи. (табл. 99). Все зарывающиеся креветки оказались хищниками-собирателями. Есть среди них виды с пограничными способами добывания пищи, близкие к хищникам-оппортунистам (тот же *Crangon crangon*), но все же доминирует именно этот способ охоты. Все придонные и пелагические креветки — нападающие хищники. Некрофаги и пасущиеся хищники не привязываются жестко к конкретным жизненным формам, хотя оба эти способа добывания пищи (как дополнительные) присущи многим креветкам, относящимся к разным из них. Эпибентосные креветки демонстрируют почти всю гамму способов добывания пищи — от облигатного собирателя-детритофага (представители рода *Nematocarcinus*) до хищников-оппортунистов (представители рода *Plesionika*, *Pandalus borealis* и др.). Нет среди них только нападающих хищников в чистом виде.

Сопоставление состава пищи и реконструированных способов ее добывания у представителей разных жизненных форм с экологической структурой их таксоценов (Буруковский, 1981) позволяет обнаружить следующее: на шельфе, где наибольшее значение в таксоценозе имеют зарывающиеся или живущие в укрытиях креветки, доминируют малоспециализированные бентофаги, хищники-собиратели.

На кромке шельфа, где преобладают эпибентосные креветки, доминируют тоже малоспециализированные бентофаги-макропланктофаги, но хищники-оппортунисты. В верхней части материкового склона, где наибольшего значения достигают придонные креветки, приобретают ведущую роль нападающие хищники. Но рядом с ними, в районах с усиленным терригенным седиментогенезом, образуют основу консорциев (Буруковский, 1989а) специализированные бентофаги-детритофаги. И, наконец, среди пелагических креветок, составляющих большинство в таксоценозе нижней части склона и в толще воды, доминируют макропланктофаги-нектофаги, нападающие хищники. Попытка объяснения этого феномена дана нами ниже, в разделе, посвященном роли детрита в питании креветок.

При описании состава пищи креветки *Farfantopenaeus notialis* (выше, а также Буруковский, Птицин, 1976) мы показали, что в процессе питания креветка в каждый данный момент, в первую очередь, руководствуется доступностью добычи. Распространяя этот вывод в качестве допущения на остальных креветок и рассматривая, как может себя повести плотоядная креветка при разных условиях обеспеченности пищей, мы получим следующую схему (рис. 47).

В центре ее хищник-собиратель, так как этот способ добывания пищи по сравнению с другими, выделенными нами, кажется нам наименее специализированным (см. ниже). Хищник-собиратель при обилии легко доступной пищи (например, спата двустворчатых моллюсков — см. San Feliu, Alcaraz, 1971), не требующей больших энергетических затрат на ее добычу, может превратиться на некоторое время в пасущегося хищника. При уменьшении доступности обычной пищи он же может стать нападающим хищником, вынужденным, как это было отмечено нами для *F. notialis*, охотиться на относительно крупных жертв. И, наконец, еще большее уменьшение доступности пищи или, напротив, легкая доступность падали, может привести к некрофагии, которая с высокой степенью вероятности связана с попутным потреблением детрита.

Эта пластичность, характерная для креветок как в сезонном, так и в суточном аспектах, служащая, видимо, основой для естественного отбора, при сохранении общего модуса хищника-собирателя, определила соответствующие пути специализации креветок по способу добывания пищи (рис. 47). Имеются два таких пути: к нападающему хищнику и к детритофагии. Оба они в конечном итоге сопровождаются серьезными морфологическими адаптациями. На первом пути — появлением ловчих ног, изменением мандибул (см. ниже), образованием объемистого тонкостенного желудка у наиболее специализированных пелагических хищников (*Pasiphaeidae*, *Funchaliinae*). На втором пути — видоизменениями конечностей (*Nematocarcinus*). Третий путь — к хищникам-оппортунистам — скорее деспециализация, позволяющая креветкам более широко использовать ресурсы, недоступные другим трофическим категориям креветок.

Наша классификация креветок по способам добывания пищи не включает такой широко распространенной среди ракообразных способ добывания пищи, как фильтрация, несмотря на то, что наши материалы охватывают почти все экологические группы креветок. Исключение — такие живущие в укрытиях креветки, как симбионты. Их можно отнести, вероятно, к собирателям в чистом виде, так как питание мукусом, выделяемым симбионтом-хозяином, очень напоминает детритофагию.

Напротив, фильтрацию как способ добывания пищи в ее чистом виде, не сопровождающую другие способы охоты, мы у креветок не наблюдали. Отсутствуют такие сведения и в литературе, если не считать утверждения Ренфро и Пирси (Renfro, Pearcy,

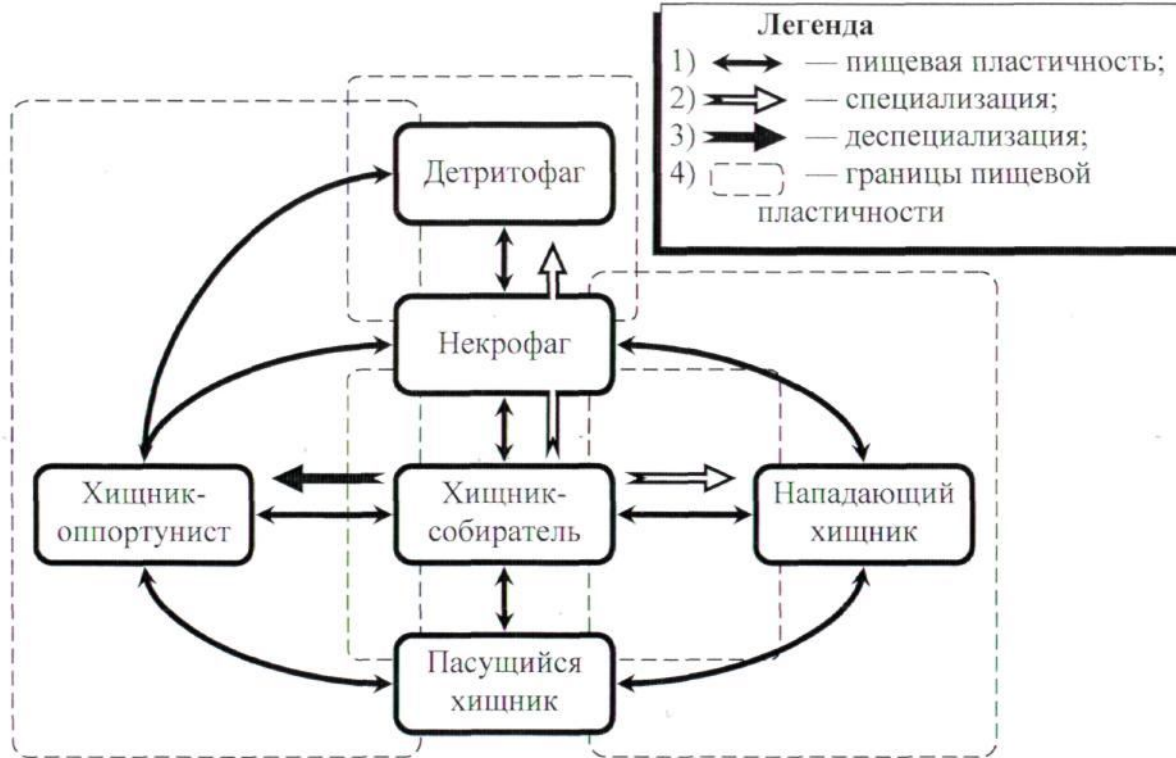


Рис. 47. Возможные пути специализации креветок по способам добывания пищи

Fig. 47. Probable directions of shrimp specialization by mode of food capture

1965; см. также обсуждение питания сергестид выше, в соответствующем разделе), что для креветок семейства Sergestidae присуще добывание пищи с помощью своеобразной фильтрации, сочетающейся со способностью захватывать более крупные пищевые объекты и активно преследовать и схватывать подвижную добычу. Вторая часть этого утверждения вполне совпадает с нашими данными по питанию креветок данного семейства, почему мы их и отнесли к нападающим и пасущимся хищникам. Наличие у сергестид фильтрации как способа добывания пищи мы поставили под сомнение. Уже представители самого примитивного каридного семейства Procarididae (Chace, Manning, 1972) не используют свои ходильные ноги аналогично корзинке эуфаузиид. Провенцано (Provenzano, 1978) указывал, что прокарисы схватывают добычу только при ее случайных соприкосновениях с их конечностями или щетинками. Абеле и Фельгенхауер (Abele, Felgenhauer, 1985) тоже не обнаружили фильтрационного поведения у *Procaris ascensionis*. Правда, в содержимом желудков этого вида часто попадались диатомовые водоросли, обычные для лавовых полостей, где обитает креветка, а также другой растительный материал. Однако авторы пишут, что не смогли выяснить, как креветки захватывали или заглатывали их. Зато Абеле и Фельгенхауер (1985) детально описывают охоту этого вида на гаммаридных амфипод (*Melita* sp.) и креветок *Typhlatya rogersi* (сем. Atyidae), по длине лишь в два раза уступающих поедающему их хищнику. Из их описания можно заключить, что прокарис в процессе охоты вел себя как нападающий хищник. Возможно, у этих креветок имеется промежуточный способ добывания пищи между пассивной фильтрацией и хищничеством, а креветка сочетает в себе черты хищника-собираателя и нападающего хищника. Но возможно также, что прокарисы случайно захватывают растительные остатки.

Нечто подобное наблюдается у пенеоидной креветки *Macropetasma africanus* с очень своеобразной экологией (Cockroft, Mclachlan, 1986). Это единственный вид рода, эндемик Южно-Африканской провинции Индо-Вестпацифической зоогеографической области. *M. africanus* — обитатель прибойной зоны, где волны могут достигать порой 2-6 м. В питании этого вида доминируют и по частоте встречаемости, и по их доле в объеме пищи (правда, авторы применяют своеобразный метод индексов и указывают, что они использовали для этого все желудки с пищей, а не только полные, как мы — РБ) детрит, ракообразные (копеподы, остракоды, амфиподы, изоподы и мизиды), а также фитопланктон, растительные остатки, простейшие и пр. Наблюдения за пищевым поведением показали (Cockroft, Mclachlan, 1986), что при наличии животной пищи креветка захватывает первый попавшийся пищевой объект (безвыборочное питание — РБ). Однако она способна при специальном введении в аквариум микроскопических водорослей питаться ими способом, напоминающим фильтрацию. Вот как описывают это авторы (Cockroft, Mclachlan, 1986, page 354): "Rapid movements of the maxillipeds produced water currents around the animal directed to mouthparts. The proventriculus took on the characteristic brown colour of the algae within a few minutes of introduction into containers. The passage of the algae was subsequently followed through the entire alimentary system until faecal strings appeared", то есть «Быстрые движения максиллипед создавали вокруг креветки водные потоки, направленные ко рту. Провентрикулос приобретал характерный коричневый цвет водорослей через несколько минут после их введения в аквариум. Затем водоросли перемещались по всей пищеварительной системе, пока не показывались фекальные нити». Авторы замечают, что активность питания фитопланктоном и детритом находится в противофазе.

Можно заключить, что *M. africanus* демонстрирует такой же смешанный способ добывания пищи, как и прокарис: безвыборочное хищничество (хищник-собираатель) и способность к фильтрации, когда концентрация взвешенной пищи достигает некоего уровня.

У пресноводных креветок семейства Atyidae (Fryer, 1977) описан смешанный тип питания. Они могут соскребывать мелкие водоросли и тому подобное с субстрата; в то же

время специальные щетки из щетинок на клешнеобразных ногах позволяют им питаться детритом, сметаемым с поверхности грунта. Они также используются как фильтрующие веера при пассивной фильтрации в потоках с течением; могут они и активно прогонять воду ротовыми придатками (Fryer, 1977; Gemmel, 1980). В данном случае фильтрационный способ добывания пищи возник явно вторично как адаптация к жизни в проточной воде. Течение служит естественным нагнетателем жидкости с содержащимися в ней пищевыми объектами, что не требует затрат собственной энергии креветок для осуществления этого процесса.

С другой стороны, фильтрация характерна для многих других ракообразных в совокупности со всеми описанными нами прочими способами добывания пищи (Смирнов, 1973; Монаков, 1977; Каменская, 1981; Gruner, 1993; Перуева, 1994; Павлов, 2000) вне зависимости от используемой перечисленными авторами конкретной терминологии и предлагаемыми ими методами классификации своих объектов изучения. Низшим, неспециализированным способом для всех классификаций оказывается фильтрация. Лишь у десятиногих раков, наименее специализированная группа которых именно креветки, фильтрация в ее чистом (первичном) виде отсутствует.

С другой стороны, фильтрация при внимательном ее рассмотрении может быть отнесена к собирательству в качестве самого примитивного его вида, возможного лишь при некоторой концентрации пищи не ниже пороговой, за которой он становится невыгодным энергетически (Виноградов, 1968).

- Креветки отличаются тем, что у них наиболее характерным неспециализированным способом добывания пищи остается тип охоты хищника-собирателя, происходящий непосредственно от фильтрации с активным захватом более крупных объектов при их столкновении с рачком. Это подтверждает реальность нашей схемы, приведенной выше (рис. 47).

Морфологические аспекты трофоадаптации и генеза у креветок

В этой главе мы хотим подойти к проблемам, которые обсуждались в предыдущих разделах с другой стороны — со стороны морфологии ротовых органов креветок, принимающих участие в добывании и переработке пищи. К ним относятся мандибулы, 2 пары максилл, 3 пары максиллипед и до трех передних пар переопод. Описать их строение у достаточно большого количества видов креветок — совершенно неподъемный труд. Поэтому мы ограничились обзором строения только первой пары челюстей — мандибул. Даже при поверхностном обзоре всего разнообразия строения первой пары челюстей у креветок видно, что для целого ряда семейств характерны мандибулы совершенно определенного, свойственного для данного семейства строения и что в достаточно далеких таксономических группах встречаются сходные морфотипы мандибул. Поскольку адаптация к определенному способу переработки пищи (о чем могут свидетельствовать мандибулы тех или иных типов строения) говорит об освоении определенного биотопа со своими специфическими энергетическими источниками, вся совокупность трофоадаптаций и их распределение по таксономическим группам разного ранга может служить индикатором направлений и результатов эволюции группы на родовом или более высоком уровне. Мы предприняли попытку связать особенности строения мандибул с составом пищи и способами ее добывания у креветок, чтобы выявить пути их трофоадаптации и генеза.

В качестве исходного материала для работы использованы: 1. Коллекция мандибул, собранная нами с целью определения видовой принадлежности креветок, остатки которых обнаруживали в желудках рыб, головоногих моллюсков и других креветок. 2. Рисунки мандибул из многочисленных таксономических работ.

Объем материала по морфологии мандибул у креветок
Data on materials for study of shrimp mandible morphology

Семейства	Литературные данные о		Собственные данные о	
	количестве		количестве	
	родов	видов	родов	видов
Solenoceridae	—	—	1	1
Aristaeidae	—	—	1	1
Penaeidae	2	2	4	10
Sicyonidae	1	2	1	1
Sergestidae			1	2
Procarididae	1	2	—	—
Stenopodidae	1	1	1	
Stylocodidae	2	4	1	11
Campylonotidae	2	2	7	
Atyidae	7	9	1	15
Oplophoridae	1	2		3
Nematocarcinidae	2	2		
Pasiphaeidae	1	2		
Rhynchocinetidae	1	1	4	5
Bresiliidae	1	1		
Disciadidae	1	1	—	—
Pandalidae	4	4	5	7
Psalidopodidae	1	2	1	1
Alpheidae	7	16	2	2
Ogyrididae	1	1	2	2
Hippolytidae	13	18		
Palaemonidae	19	41		
Thalassocarididae	—	—	1	1
Eugonatonotidae	1	1	1	1
Gnathophyllidae	2	2		
Processidae				
Physetocarididae	1	1	1	1
Crangonidae	3	3	3	3
Glyphocrangonidae	—	—	1	4
Итого	75	119	40	63

Общий объем материалов, использованных нами (табл. 100), охватывает 182 вида 29 семейств. Почти половина этого материала (75 видов) относится к трем семействам с максимальной вариабельностью строения мандибул.

Общая характеристика строения мандибул

У всех неспециализированных трофических групп ракообразных мандибулы представляют собой комплекс из режущего и жевательного отростков, основаниями соединенных друг с другом, а также 3-членистого пальца (см., например, руководство по зоологии Крумбах: Krumbach, 1926). Тем более бросается в глаза сходство мандибул у наименее трофически специализированных форм всех высших раков, особенно у Peracarida и Eucarida. И, несмотря на то, что в больших группах, вроде амфипод и десятиногих раков,

строение мандибул очень вариабельно, демонстрируя сильные отклонения от основного типа, он выщеляется достаточно уверенно (Manton, 1950; Snodgrass, 1964). К такому общему и, вероятно, исходному типу для всех этих групп ракообразных относятся мандибулы, рабочая часть которых состоит из режущего и жевательного (перетирающего) придатков (отростков), слитых друг с другом, и трехчленистых пальп (рис. 48). У креветок (отряд Decapoda, подотряды Dendrobranchiata и Pleocyemata, в последнем — инфраотряды Stenopodidea и Caridea: Marin, Davis, 2001) наблюдаются все формы переходов от исходного типа к мандибулам, имеющим лишь режущий или, наоборот, лишь жевательный отросток, а также все формы редукции пальп до полного их исчезновения. Однако формы изменения пальп мы специально обсуждать не будем.

Количество разновидностей строения мандибул, имеющих в разных таксонах креветок, достаточно велико, и, чтобы не потеряться в их разнообразии и в какой-то степени классифицировать, мы выделили следующие морфотипы режущего и жевательного отростков мандибулы, сочетание которых дает конкретные морфотипы.

Жевательный отросток (M — processus molaris):

Таблица 101

M — овальная или неп-равильно-треугольная пло-щадка, слитая с режущим отростком.

Сочетания морфотипов режущего и жевательного отростков мандибул, встречающихся у креветок
Combinations of morphological types of incisor and molar process in shrimps

M_i — примерно треу-гольная в сечении площад-ка, слитая с режущим от-ростком, часто несколько редуцированная.

M₂ — редуцирована полностью, или в виде ма-ленького бугорка на режу-щем отростке.

M₃ — отросток сужается к концу, подобен по строению режущему отрос-тку.

M₄ — в виде субцилиндрического отростка большей или меньшей длины, зазубренного на дистальном конце.

M_{4A} — короткий (длина примерно равна толщине) с подковообразным режущим краем.

M_{4B} — несколько длиннее (длина в 2-3 раза больше толщины) со скошенным рабочим краем, снабженным системой коротких зубцов.

M_{4B} — длинный (длина в 2-3 раза больше ширины), тонкий, на конце несколько расширен благодаря 3-4 крупным зубцам.

Режущий отросток (И — processus incisus):

И — треугольная пластинка с цельным или слабо расчлененным режущим краем, слита с жевательным отростком.

И₁ — пильчато-зазубренная пластинка, слита с жевательным отростком (если он есть).

И₂ — более или менее широкая изогнутая пластина, ее нижний край не слит с жева-тельным отростком.

И₃ — узкий, зазубренный на конце отросток, противопоставленный жевательному, с более или менее параллельными сторонами.

И₄ — узкий, зазубренный на конце отросток, сужающийся к дистальному концу, про-тивопоставлен жевательному.

Морфотипы режущего отростка	Морфотипы жевательного отростка						
	M	M _i	M ₂	M ₃	M _{4A}	M _{4B}	M _{4B}
И							
И₁	+	+	+				
И₂						+	
И₃						+	
И₄			+			+	
И₅						+	
И₆			+				
И₇					+	+	+

Нs — отросток редуцирован в большей или меньшей степени, но на конце зазубрен.

Иб — отросток шиловидный.

И7 — отросток полностью редуцирован.

Для жевательного отростка мы выделяем достаточно грубо семь морфотипов: от овальной, овально-четырёх- или треугольной площадки, подобной наковальне или жевательной поверхности зуба (к нему на всем протяжении его верхнего края присоединен режущий отросток) до полной его редукции (пасифеидные креветки) — в одну сторону — до изогнутого, более или менее овального в сечении стержня с крупными зубцами на конце, без всяких признаков режущего отростка — в другую.

Режущий придаток мандибул может иметь 8 типов строения: от треугольного или, вернее, призматического выступа с цельным режущим краем, основание которого вдоль своей длины слито с верхним краем жевательного придатка, до шилоподобного острия, торчащего вверх у основания жевательного отростка, когда он имеется, в одну сторону, до тонкой пильчато-зазубренной пластинки без всяких признаков жевательного отростка — в другую. Следовательно, возможны 56 сочетаний, однако часть из них оказались «запрещенными». Например, не могут быть одновременно полностью редуцированы оба отростка. Не может (по определению) исходная форма режущего отростка ("И") сочетаться с любой степенью редукции жевательного отростка. Учитывая это, мы получим 38 возможных сочетаний, из которых у креветок мы обнаружили лишь 13 (табл. 101).

Несомненно, даже при максимальном "огрублении" мы не могли исчерпать все существующие у креветок сочетания морфотипов придатков мандибулы, но, так как нами охвачены все политипические и большинство монотипических семейств, примерно половина всех родов и около одной двенадцатой всех известных сейчас видов креветок, мы полагаем, что в табл. 101 приведены все основные типы мандибул. Они неравномерно распределяются по таксонам. Так, морфотип ИМ обнаруживается у представителей шести семейств, НiMi и И2М4Б встречаются в четырех семействах каждый (см. табл. 102, рис. 49) и только 4 морфотипа встречаются каждый лишь в одном семействе.

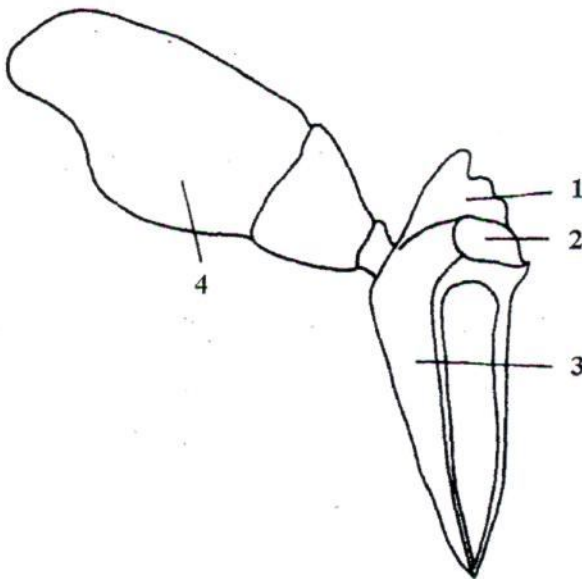


Рис. 48. Схема принципиального строения мандибул у креветок: 1 — режущий отросток; 2 — жевательный отросток; 3 — тело мандибулы; 4 — палец

Fig. 48. Schema of mandible structure in shrimps:
1 — incisor processus; 2 - molar processus; 3-body of mandible;
4 — palpus

Распределение морфотипов мандибул по семействам **Distribution of morphological types of mandible by shrimp families**

Семейство	Морфотипы мандибул												Число морфотипов	
	Я	Я	Я	с* Я	из Я	из 2 Я	% Я	из Я	из Я	Я	Я	из Я		ее г- Я
1.Solenoceridae	+													
2.Aristaeidae	+													
3. Penaeidae	+									+				
4.Sicyonidae	+													
5.Sergestidae	+													
6.Procarididae	+													
7.Stenopodidae		+												
8.Styloactylidae			+											
9. Campylonotidae			+											
10.Atyidae			+											
11.Oplophoridae			+											
12. Pasiphaeidae				+										
13. Nematocarinidae					+									
14. Rhynchocinetidae					+									
15.Pandalidae						+								
16.Bresiliidae							+							
17.Disciadidae							+							
18.Alphaeidae			+		+	+								3
19. Hippolytidae						+		+	+			+		4
20. Palaemonidae					+			+	+			+		4
21. Psalidopodidae									+					
22. Eugonatonotidae											+			
23. Gnathophyllidae												+		
24.Processidae												+		
25.Crangonidae												+		
26. Glyphocrangonidae												+		
Количество семейств	6	1	5	1	4	3	2	2	3	1	1	3	3	

Шире всего распространены морфотипы, наименее уклоняющиеся от исходного. Они встречаются в 12 семействах — почти в половине всех исследованных нами таксонов креветок.

Полная редукция жевательного отростка наблюдается у креветок двух семейств (все Pasiphaeidae и род *Funchalia* из Penaeidae), а полная редукция режущего отростка — у креветок восьми семейств. В шести из них она облигатная, а в двух — (Hippolytidae и Palaemonidae) — наблюдается лишь в большем или меньшем количестве родов. Так, в семействе Hippolytidae из 31 рода полная редукция режущего отростка просматривается, по крайней мере, в 15 родах.

В девяти семействах мы находим морфотипы мандибул, промежуточные по своему строению.

Подавляющее большинство таксонов креветок (23 из 26, приведенных в таблице, или 25 из 29, если взять все исследованные нами семейства креветок) имеют лишь по одному морфотипу мандибул (табл. 102). Одно семейство (Penaeidae) имеет два, одно














Шифр морфотипа	Морфотипы	Шифр морфотипа	Морфотипы
ИМ ₀ ○		И ₄ М ₃ 8	
И ₁ М ₃ ⊖		И ₄ М _{4B} ⊖	
И ₄ М ₁ ⊖		И ₅ М _{4B} ⊖	
И ₄ М ₂ □		И ₈ М ₂ ◁	
И ₂ М _{4B} ⊖		И ₇ М _{4A} ◐	
И ₃ М _{4B} ⊖		И ₇ М _{4B} ⊖	
		И ₇ М _{4B} ◐	

Рис. 49. Основные морфотипы мандибул у креветок (ключ к табл.103 и рис. 52)

Fig. 49. Main morphological types of mandibles in shrimps (key to table 103 and fig. 52)

(Alpheidae) — три, и два семейства (Hippolytidae и Palaemonidae) — по четыре морфотипа.

Оставив на время таксоны с более чем одним морфотипом мандибул, мы обнаружим, что можно построить два пути "эволюции" мандибул от исходного типа. Суть их сводится к редукции одного из придатков. Можно составить два непрерывных ряда, позволяющих проследить этот процесс от семейства к семейству (рис. 50 и 51). Для каждого семейства строение мандибулы оказывается настолько характерным, что позволяет идентифицировать принадлежность данной креветки к конкретному семейству. Это говорит о том, что внутри этих семейств адаптациогенез уже не затрагивает мандибул.

В четырех семействах мы обнаруживаем неустановившийся тип мандибулы, а для двух из них (Hippolytidae и Palaemonidae) характерна почти вся гамма морфотипов мандибул — от недалеко уклоняющихся от исходного до полного отсутствия режущего отростка. Эти два семейства, как в миниатюре, демонстрируют все, что характерно для карид-ных креветок в целом.

Вероятно, это явление отражает общие особенности адаптациогенеза креветок в целом.

Связь строения мандибул с положением таксона в системе креветок

Анализ такой связи возможен лишь при наличии достаточно устоявшейся системы, в данном случае креветок. Одно время подозревали, что эта группа, входящая ранее в качестве подотряда Natantia в отряд Decapoda, может оказаться сборной. По крайней мере, Penaeidea, которую даже предлагали выделять из подотряда в качестве отдельной группы (личное сообщение Я.И. Старобогатова, сделанное нам в 1981 г). Макротаксономическая структура Caridea тоже была объектом дискуссии (Balss, 1957; Holthuis, 1955; Thompson, 1967). Не так давно была предложена концепция классификации современных Crustacea вообще (Martin, Davis, 2001), в которую вошла классификация десятиногих раков, в том числе и креветок. Подотряд Natantia из этой классификации исчез. Креветки теперь представляют собой два подотряда отряда Decapoda: Dendrobranchiata с двумя надсемействами Penaeoidea и Sergestoidea, и подотряд Pleocyemata с двумя инфраотрядами: Stenopodidea и Caridea. Правда, количество надсемейств внутри Caridea увеличилось, на наш взгляд, слишком сильно и не всегда оправдано. Поэтому мы некоторые надсемейства будем принимать в прежнем объеме. Вызывает вопросы и сближение бывших Retantia с креветками из Pleocyemata, а не с Dendrobranchiata, что казалось куда более логичным, но это уже выходит за рамки данной книги. Объектами нашего анализа в первую очередь станут представители надсемейств Penaeoidea и инфраотряда Caridea, по которым у нас имеется наибольший объем материала. Будут привлекаться данные, где это возможно, и по другим макротаксономическим группам.

Для анализа таксономической структуры Caridea мы использовали последнюю сводку Хольтхойса (Holthuis, 1993), а Penaeoidea и Sergestoidea — Перес Фарфанте и Кенсли (Perez Farfante, Kensley, 1997)

У всех пенеидных креветок (подотряд Pleocyemata) (рис. 51) мандибулы очень сходны. Исключение — рода *Funchalia* и *Pelagopenaeus* из семейства Penaeidae. Это послужило для нас одним из оснований для выделения их в отдельное подсемейство Funchaliinae (Буруковский, Роменский, 1991). Но и внутри этого бедного видами по сравнению с каридными креветками подотряда наблюдаются вариации в строении мандибул. Они сводятся к относительному развитию режущего и жевательного отростков. По этим признакам можно выделить четыре группы:

А. Креветки с примерно одинаково развитыми режущим и жевательным отростками (семейства Solenoceridae и Penaeidae; последнее — без подсем. Funchaliinae);

Б. Режущий отросток развит сильнее жевательного (*Aristeidae*, *Sergestidae*);

В. Имеется лишь режущий отросток в виде шилоподобного острия (подсемейство *Funchaliinae* из семейства *Penaeidae* с двумя родами);

Г. Режущий отросток с нерасчлененным краем, заметно уступает по размерам овальному жевательному отростку (*Sicyonidae*).

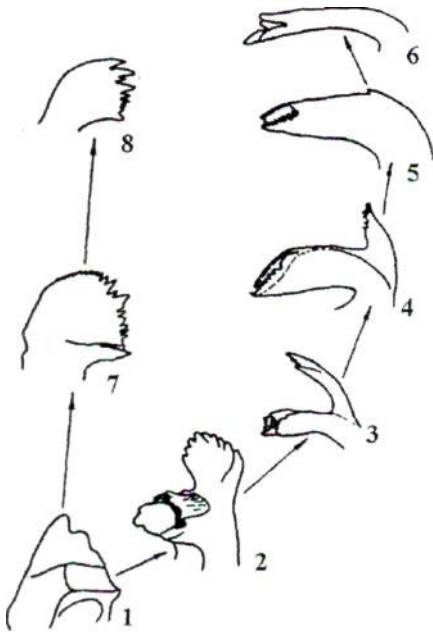


Рис. 50. Основные пути специализации мандибул у креветок:

1-7-8 — редукция жевательного отростка (1 — *Penaeidae*; 2 — *Nematocarcinidae*; 3 — *Pandalidae*; 4 — *Hippolytidae*; 5 — *Gnathophyllidae*; 6 — *Crangonidae*; 7 — *Oplophoridae*; 8 — *Pasiphaeidae*)

Fig. 50. Main directions of mandible specialization in shrimps:

1-7-8 - reduction of molar process (1 - *Penaeidae*; 2 - *Nematocarcinidae*; 3 - *Pandalidae*; 4 - *Hippolytidae*; 5 - *Gnathophyllidae*; 6 - *Crangonidae*; 7 - *Oplophoridae*; 8 - *Pasiphaeidae*).

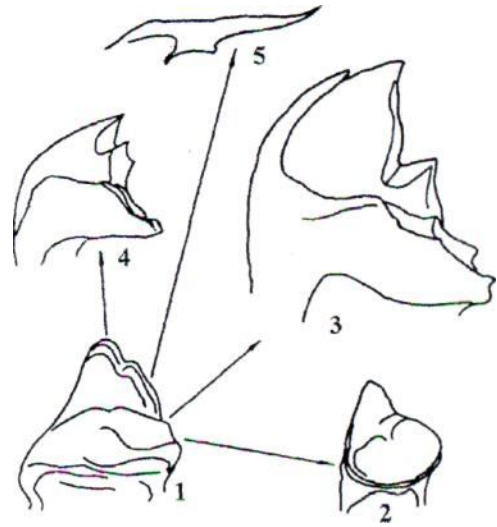


Рис. 51. Схема путей специализации мандибул у пенеидных креветок:

1 — *Penaeidae* без *Funchalia*; 2 — *Sicyonidae*; 3 — *Aristeidae*; 4 — *Sergestidae*; 5 — *Funchalia* из *Penaeidae*

big. 51. Schema of mandible specialization directions in penaeoid shrimps:

1 - *Penaeidae* without *Funchalia*; 2 - *Sicyonidae*; 3 - *Aristeidae*; 4 - *Sergestidae*; 5 - *Funchalia* from *Penaeidae*

В пределах этого подотряда, как в миниатюре, отражены основные тенденции адаптиогенеза мандибул у креветок: редукция одного из придатков: жевательного — у облигатно пелагических креветок (придонные Aristeidae, эпи-мезопелагические Sergestidae и, наконец, преимущественно эпипелагические Fuchaliinae) и режущего — у наиболее специализированных к бентосному и зарывающемуся образу жизни Siconyidae.

В пределах инфраотряда Caridea эти тенденции выражены значительно сильнее (рис. 50, но в основном — рис. 52). Все надсемейства можно выстроить в два ряда, начинающиеся с самого примитивного семейства Procarididae с четырьмя видами (надсемейство Procaridioida). Его представители сохраняют многие черты строения ископаемой юрской креветки *Udorella agassizi* и, кроме многих других плезиоморфных признаков (Chace, Mannig, 1972, Holthuis, 1973; Kensley, D. Williams, 1986; Hart, Manning, 1986), имеют наиболее примитивно устроенные мандибулы по сравнению с другими каридными креветками, по своему строению очень похожие на мандибулы Penaeidae.

Одна ветвь, демонстрирующая редукцию жевательного отростка, может быть прослежена от Procaridoidea через Styloclactyloida и Oplophoroidea — к Pasiphaeoida.

Во второй ветви, в близких друг другу надсемействах Campylonotoidea и Palaemonoidea, особенно в семействе Palaemonidae, наблюдаются все переходы к полному отсутствию режущего отростка, а у Gnatophyllidae — облигатное отсутствие такового.

То же самое в надсемействе Alphaeoida: от Alphaeidae, в котором есть виды с примитивными «нематокарцинидными» мандибулами, через Hippolytidae со всеми переходами от наименее продвинутого морфотипа мандибул альфеидных креветок до полного исчезновения режущего отростка, к креветкам близкого к Alphaeoida надсемейства Processoidea. В его состав входит единственное семейство Processidae с тремя родами, представители которых вообще не имеют режущего отростка мандибул.

Своеобразное исключение составляет надсемейство Pandaloida, в двух семействах которого (Pandalidae и Thalassocarididae) все виды характеризуются очень сходными мандибулами (в том числе и у эпипелагических Thalassocarididae), а вот у единственного вида из третьего семейства — батипелагического *Physetocaris microphthalmus* — исчезает полностью режущий отросток.

И, наконец, в надсемействе Crangonoidea режущий отросток мандибулы полностью отсутствует у всех видов двух его семейств.

Наблюдается своеобразная спираль: тенденция к редукции режущего отростка, прослеживаемая от наименее продвинутых таксонов к наиболее продвинутым, повторяется как бы в миниатюре в каждом из больших надсемейств. Можно отметить нечто подобное и в остальных семействах креветок, положение которых в таксономической структуре инфраотряда спорно: относительно примитивные мандибулы Nematocarcinidae и Rhynchocinetidae, заметно редуцированный жевательный отросток у Bresiliidae и Disciidae, рудимент режущего отростка у Psalidopodidae, а у Eugonatonotidae — его полное отсутствие.

Можно заключить, что у креветок в процессе их эволюции обе возможности изменения мандибул реализовывались неоднократно. Следовательно, представители этой группы не раз сталкивались с необходимостью адаптироваться к одним и тем же условиям. Не случайно, что, и у пенеидных, и у каридных креветок редукция жевательного отростка происходит при переходе от донного к пелагическому образу жизни (донные, живущие в укрытиях Procarididae, и донные Styloclactylidae, —▶ пелагические Oplophoridae и Pasiphaeidae), а режущего — при переходе от эпибентосного образа жизни к зарывающемуся (Crangonidae, Processidae) или к другому экологически равноценному образу жизни.

Имеются и исключения, о которых мы упоминали выше. У Pandaloida хорошо выражен переход от эпибентосного к придонно-пелагическому образу жизни (Буруковский, 1981, 1982, 1986). Казалось бы, пелагический (вернее, планктонный) *Physetocaris microphthalmus* — конечный этап данного пути. Однако он имеет редуцированный режущий отросток, а не жевательный. Но по Чиндоновой (1959),

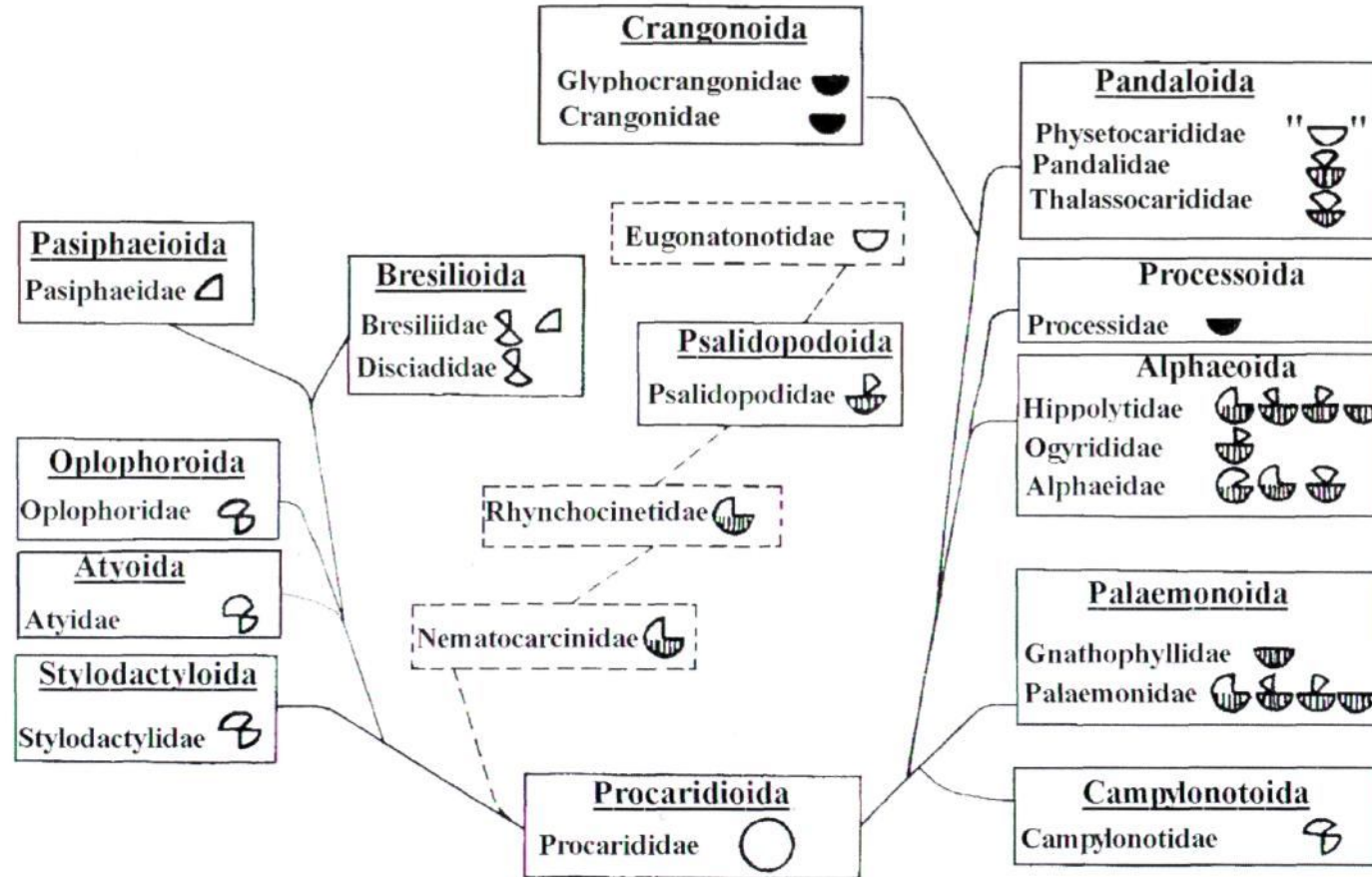


Рис. 52. Предварительная схема основных путей специализации мандибул у каридных креветок (расшифровка условных обозначений, как на рис. 49)

Fig. 52. Preliminary schema of main mandible specialization directions in cariden shrimps (symbols are same as in fig. 49)

оставшийся жевательный отросток не имеет жевательной поверхности, утратив строение и функцию, для этого отростка присущие.

Ph. microphthalmia — типичный планктофаг, питающийся микро- и мезопланктоном — остракодами, копеподами, радиоляриями (Чиндонова, 1959), как, например, *Gennadas valens* или *Stylopandalus richardi*. Фактически мандибулы этого вида имеют строение, аналогичное таковому мандибул Pasiphaeidae, только у него это жевательный, а у пасифеид — режущий отросток. Следовательно, это тот самый случай, когда исключение подтверждает общее правило. В настоящее время (Holthuis, 1993; Martin, Devis 2001) монотипическое семейство Physetocarididae выделили в отдельное надсемейство Physetocaridioda с единственным видом, демонстрирующим некоторые черты сходства с пандалоидными креветками.

Все вышесказанное позволяет еще раз подтвердить наличие у креветок телогенеза (Буруковский, 2000), а также предположить, что ведущую роль в адаптиогенезе мандибул имеет характер питания, который в какой-то степени определен биотопом, и что особенности строения каждого морфотипа мандибул функциональны.

Особенности строения мандибул у креветок в связи с особенностями их питания

Мандибулы в первую очередь служат для первичной обработки пищи перед ее поступлением в желудок. Их исходная форма (см. рис. 48), сочетающая возможность и разрезания, и растирания пищи, говорит об их мультифункциональности. Это необходимо для переработки разнообразной пищи. Следовательно, общий предок всей группы ракообразных, имеющих подобные мандибулы, не сортировал пищу перед ее транспортировкой в рот. Такой способ питания — «все подряд» — прежде всего, характерен для фильтраторов. Он распространен почти во всех группах ракообразных (см. также выше, предыдущую главу).

Из наиболее близких к Decapoda ракообразных с «натантной» формой тела он присущ многим мизидам и эуфаузидам (Чиндонова, 1959). Мандибулы последних довольно сходны с мандибулами креветок из семейства Sergestidae (Lagardere, 1972). По типу питания они ближе к тем копеподам, которых Монаков (1976) выделил во вторую и третью группы фильтраторов (сочетание фильтрации со способностью заглатывать более крупные пищевые объекты и активное преследование и схватывание подвижной добычи). Это же о способе питания *Euphausia superba* писал Павлов (2000), а о Sergestidae — Ренфро и Перси (Renfro, Pearcy, 1966). Хотя в возможности применения к ним этого тезиса в полном объеме (его первой части) мы обоснованно сомневаемся.

Надсемейство Sergestoidea занимает особое место в подотряде Dendrobranchiata. Оно объединяет два семейства облигатно пелагических креветок. Внутри одного из них (Sergestidae) прослеживаются переходы от придонного образа жизни (род *Sicyonella*) в одну сторону (семейство Sergestidae) — к неритическим макропланктонным родам *Acetes* и *Peisos*, в другую — к океаническим мезопелагическим родам *Sergestes* и *Sergia*, а также абиссальному *Petalidium*, а второе семейство (Luciferidae) содержит 7 видов мелких (10-12 мм) тропически-субтропических шельфовых планктонных креветок (Brooks, 1882; Burkenroad, 1934; Balss, 1957; Bowman, 1967; Perez Farfante, Kensley, 1997). Наиболее изученные *Sergestes* и *Sergia* — нападающие и пасущиеся хищники, питающиеся преимущественно мезо- и макропланктоном, а также микронектонными организмами (см. выше). Вероятно, адаптация к этому и отразилась в уже наметившейся некоторой редукции жевательного отростка этих креветок.

Среди каридных креветок выделяются два семейства: Procarididae и Atyidae. Первое вполне обоснованно считается самым примитивным (см. выше). Второе семейство также

относится к наиболее примитивным среди каридных креветок наравне с Nematocarcinidae и некоторыми другими семействами (Holthuis, 1993; Balss, 1957; Thompson, 1967).

Пищевое поведение *Procaris ascensionis* (Provezanc, 1978; Abele, Felgenhauer, 1985) уже описывалось в предыдущей главе с другими целями. Оно несколько схоже с таковым у эуфаузиевых. Прокариниды используют свои ходильные ноги аналогично корзинке упомянутых выше ракообразных, одновременно охотясь на креветок и амфипод. Вероятно, *P. ascensionis* с его примитивными мандибулами имеет тип питания, близкий к таковому некоторых эуфаузиид (например, *Euphausia superba* — Павлов, 2000).

Креветки семейства Atyidae живут в пресноводных водоемах. Они имеют более сложные адаптации к добыванию пищи и своеобразный смешанный тип питания. Специфические щетки на клешнеобразных ногах позволяют им питаться детритом, сметаемым с поверхности грунта, либо использовать их как фильтрующие веера при пассивной фильтрации у видов, живущих в потоках с достаточно сильным течением (Fryer, 1977). Джиммель (Gemmel, 1980) описывает у *Caridina australiensis* сочетание "пастбищного питания" (соскребывания мелких водорослей, микрообрастаний диатомовых, насекомых и т.п.) и фильтрации, при которой креветки создают сильный ток воды биением придатков ротовых конечностей.

Этот краткий обзор еще раз показывает, во-первых, что среди креветок уже нет настоящих первичных фильтраторов (Смирнов, 1973), но именно от фильтрации с захватом «подворачивающихся под руку» пищевых объектов естественно и, вероятно, практически одновременно, произошли другие способы, объединяемые нами под общим названием «собирачество»: детритофагия, некрофагия и неспециализированное хищничество (тип хищников-собираателей — см выше, а также Буруковский, 1985). Не случайно, что подавляющее большинство примитивных креветок характеризуется именно этими способами добывания пищи (можно упомянуть тут же еще одно примитивное пресноводное семейство Xiphocarididae с единственным родом *Xiphocaris*, для которого характерна облигатная детритофагия). Например, *X. elongata* подбирает с грунта частички пищи, которыми в первую очередь служат растительные фрагменты терригенного происхождения (Fryer, 1977). Это не случайно, так как ротовой аппарат креветок-фильтраторов с их мультифункциональными мандибулами преадаптирован к обработке предварительно несортированной пищи.

И у всех этих креветок мандибулы имеют или самое примитивное, или недалеко от него уклоняющееся строение: степень разделения и редукция режущего и жевательного аппаратов минимальны.

Изменения в строении ротового аппарата в зависимости от характера питания изучались на разных группах ракообразных (Чиндонова, 1959; Арашкевич, 1970; Смирнов, 1973; Петипа, 1975; Монаков, 1976; Каменская, 1981). Во всех изученных группах у хищников происходит редукция жевательного отростка, а у детритофагов, наоборот, развиваются перетирающие поверхности мандибул (см., например, Каменская, 1981). Это же наблюдается и у креветок, что заметно даже на весьма ограниченных материалах нашей работы (табл. 103).

Малоспециализированные хищники-собиратели обитают преимущественно на шельфе и его кромке. Редукция жевательного отростка происходит параллельно с переходом на материковый склон, уменьшением связи с грунтом и превращением креветок в нападающих хищников.

У пенеидных креветок это завершается в подсемействе Funchaliinae полным исчезновением жевательного отростка и переходом к преимущественно никти-эпипелагическому и мезопелагическому образу жизни, а у каридных — редукцией этого отростка в семействе Pasiphaeidae с его придонными и батипелагическими видами — ярко выраженными нападающими хищниками.

**Морфотипы мандибул у креветок с разными способами добывания пищи
из разных местообитаний Morphological types of
mandible in shrimps with different modes of food acquisition
from different habitats**

Виды	Морфотипы мандибул						Таксоцел	Жизненная форма	Способ питания	
			% S	^{<4}	% Я	^{<*} >				^{с0} S
1. <i>Parapenaeopsis atlantica</i>	+							HI	3	ХС
2. <i>Sicyonia galeata</i>	+							Ш	3	ХС
3. <i>Farfantepenaeus notialis</i>	+							HI	3	ХС
4. <i>Parapenaeus longirostris</i>	+							КHI	3	ХС
5. <i>Solenocera africana</i>	+							КHI	3	ХС
6. <i>Hymenopenaeus chacei</i>	+							В4С	эб	ХС
7. <i>Aristeus vahdens</i>	+							В4С	п	НХ
8. <i>Aristeopsis edwardsiana</i>	+							В4С	п	НХ
9. <i>Aristeomorpha foliacea</i>	+							В4С	п	НХ
10. <i>Acanthephyra pelagica</i>		+						В4С	бп	НХ
11. <i>Systellaspis debilis</i>		+						пел	бпиз	НХ
12. <i>Oplophorus spinosus</i>		+						пел	бпиз	НХ
13. <i>Funchalia woodwardi</i>			+					пел	бпиз	НХ
14. <i>Pasiphaea multidentata</i>				+				нчс	бп	НХ
15. <i>Glyphus marsupialis</i>				+				В4С	бп	НХ
16. <i>Nematocarcinus africanus</i>					+			В4С	эб	ДФ
17. <i>Plesionika heterocarpus</i>						+		КШ	эб	ХО
18. <i>Parapandalus narval</i>						+		КШ	эб	ХО
19. <i>Chlorotocus crassicornis</i>						+		КШ	эб	ХО
20. <i>Processa parva</i>							+	Ш	3	ХС
21. <i>Crangon crangon</i>							+	Ш	3	ХС
22. <i>Parapontophilus gracilis</i>							+	нчс	3	ХС

Примечания:

ш — шельф; кш — кромка шельфа; вчс — верхняя часть склона; нчс — нижняя часть склона; пел — пелагиаль;

**

з — зарывающиеся; эб — эпибентосные; п — придонные; бп — батипелагические; бпиз — батипелагические интерзональные; хс — хищники-собиратели; нх — нападающие хищники; дф — детритофаги; хо — хищники-оппортунисты.

Редукция режущего отростка, вероятно, с переходом к чистому хищничеству идет сложнее, чем исчезновение жевательного, возможно, вследствие большего разнообразия биотопов на дне и около него. Об этом говорит целая гамма переходных форм. Креветки с крайними формами редукции режущего отростка все без исключения хищники. У *Eugonatonotus crassus* в желудках найдены кусочки кораллов и морских ежей (Thompson, 1963), все исследованные нами представители рода *Processa* — тоже хищники (Буруковский, 1985, а также см. выше). Это же относится к представителям семейств Crangonidae и Glyphocrangonidae (Соколова, 1957; Wenner, 1978; Gore, 1985a; Буруковский, Трунова, 2007). Все эти креветки очень тесно связаны с дном.

Следовательно, редукция как режущего, так и жевательного отростков мандибулы отмечает пути эволюции от собирательства к специализированному хищничеству: в пелагиали или на дне.

Промежуточные морфотипы мандибул, несущие следы редукции режущего отростка, имеются у креветок с разными способами добывания пищи, относящихся к разным жизненным формам и приуроченных к разным таксоценом. Среди них узкоспециализированные креветки (например, комменсалы из подсемейства Pontoniinae: питаются мукусом, выделяемым их хозяевами (Hirpeau-Jacquotte, 1972; Schuhmacher, 1973). Отдельно стоят креветки-чистильщики, поедающие эктопаразитов и некротизированные ткани с покровов своих «клиентов» (Буруковский, 1981). Их можно было отнести к таким малоспециализированным бентофагам, как хищник-собиратели, но специализированными их делают особенности поведения и взаимоотношения с рыбами, которых они «обслуживают».

К сожалению, мы почти не имеем материалов по питанию верхнесублиторальных креветок. В этой глубинной зоне доминируют представители трех семейств — Alphaeidae, Hippolytidae и Palaemonidae, демонстрирующих (особенно двух последних семейств) почти всю гамму морфотипов мандибул. Это говорит о процессах дифференциации, активно идущих на шельфе. Те материалы, которые у нас есть, позволяют предположить наличие среди них всей гаммы трофических группировок: от собирателей, консументов 1-го порядка, до хищников-оппортунистов. Судя по редукции режущего отростка, наблюдающегося у многих представителей этих семейств, трофоадаптациогенез направлен здесь в сторону возникновения донных хищников.

На кромке шельфа и в верхней части материкового склона Западной Африки среди каридных креветок доминируют по доле в общей биомассе креветок на единицу протравленной площади представители семейств Pandalidae и Nematocarcinidae, каждое из которых характеризуется наличием единственного морфотипа мандибул. У облигатных детритофагов, эпибентосных Nematocarcinidae мандибулы с большим изогнутым режущим отростком, напоминающим черпак, и сильно развитым жевательным отростком (Storch et al., 2001), что хорошо соответствует этому способу добывания пищи. У пандалидных креветок, несмотря на общее сходство строения мандибул у всех представителей семейства, наблюдаются все известные нам способы добывания пищи (кроме фильтрации). Вероятно, это связано с типичной для этого семейства "промежуточностью" строения мандибул, имеющих мощный жевательный отросток с антисимметричными поверхностями правой и левой мандибул, вооруженных зубцами, и заметно редуцированный по сравнению с Nematocarcinidae, но все же достаточно хорошо развитый режущий отросток. Видимо, благодаря сохранению некоторой мультифункциональности мандибул пандалидные креветки и сохраняют своеобразное промежуточное положение среди других креветок.

Род *Plesionika*, обитающий в нижней части шельфа, на его кромке и в нижней части склона, представлен, как правило, хищниками-оппортунистами. Чем глубже обитает вид, тем он более специализирован и тем он менее связан с грунтом (Буруковский, 1981, 1981a). В результате самые глубоководные представители рода не эпибентосные, а придонные.

Виды кромки шельфа (*PL heterocarpus*, *PL acanthonotus*) в районах с хорошо развитым терригенным осадкообразованием, видимо, не могут конкурировать с доминирующими здесь хищниками-собирателями, но зато они играют ведущую роль в пассатных зонах, благодаря своей способности переключаться с детритной на пастбищную пищевую цепь. Склоновые виды при отсутствии конкуренции с облигатными детритофагами из Nematocarcinidae могут быть видами-эдификаторами консорции (*PL martia*) и одновременно придонными хищниками, активно питающимися макропланктоном (эуфаузидами) (Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989).

Это же относится и к более специализированному роду *Parapandalus* (Буруковский, 1982). *Parapandalus narval* — эпибентосный хищник-оппортунист кромки шельфа, а верх-

несклонный *P. brevipes* — нападающий и пасущийся хищник, охотящийся в толще воды над дном.

Дальнейшее логическое продолжение — склонный род *Heterocarpus* (Буруковский, 1986), где *H. grimaldii* — эпибентосный хищник и некрофаг, но способный охотиться на нектонных жертв, а *H. ensifer*, *H. sibogae* и *H. laevigatus* — эпибентосные и пелагические нападающие хищники.

Следовательно, при сохранении способа переработки пищи перед ее поступлением в желудок (о чем свидетельствует строение мандибул) эти креветки меняют место и способы ее добывания при переходе с шельфа на материковый склон и в пелагиаль. Все эти рассуждения заведомо не полны, так как ротовой аппарат креветок не исчерпывается мандибулами, а при добывании пищи очень важную роль играют первые 2-3 пары переопод. Несмотря на это, можно утверждать, что трофоадаптациогенез креветок сводится к переходу от добывания пищи способами, близкими к фильтрации (безвыборочный захват пищи) и детритофагии, к хищничеству на дне или в пелагиали, что сопровождается редукцией режущего или жевательного отростков мандибул. Это происходило в истории креветок неоднократно и привело к многочисленным параллелизмам в строении мандибул у креветок разных таксономических групп, к постоянному появлению одних и тех же адаптации. Изменения мандибул, как в зеркале, отражают особенности эволюции креветок, представляющей собою типичный телогенез (Буруковский, 2000).

Рассматривая группы (надсемейства) каридных креветок, характеризующиеся наибольшим кладогенезом (*Palaemonoidea*, *Alpheoidea*), мы убеждались: для них чрезвычайно характерно появление видов с редуцированным режущим отростком мандибул в апоморфных семействах и родах. Это говорит о направленности трофоадаптациогенеза в сторону специализированного донного хищничества.

Когда мы работали над статьей, которая легла в основу этой главы (Буруковский, 1986), то не подозревали о роли креветок семейства *Nematocarcinidae* в фауне абиссали, считая их обитателями в первую очередь материкового склона в гумидных зонах с усиленным терригенным осадкообразованием (Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989). Однако за последние 10 лет нам довелось провести мировую ревизию рода *Nematocarcinus*, в результате которой радикально изменились не только систематика данного семейства, но и наши взгляды на место этих креветок в фауне материкового склона и абиссали (Буруковский, 2007). Поэтому сейчас мы можем утверждать, что наибольших глубин достигли креветки не двух (Буруковский, 1986), а трех семейств (*Nematocarcinidae*, *Crangonidae* и *Glyphocrangonidae*).

Креветки первого семейства, которое можно считать одним из наиболее примитивных среди каридных, — преимущественно облигатные детритофаги, наиболее многочисленные на материковом склоне. Его абиссальные представители, как выяснилось в последнее время, тяготеют к окрестностям гидротермальных вентов, где, вероятнее всего, перешли от детритофагии на другие источники питания (Martin, Haney, 2005; Komai, Segonzac, 2005).

Два других семейства (*Crangonidae* и *Glyphocrangonidae*) охватывают креветок с мандибулами без режущего отростка, то есть, как и нематокарциниды, адаптированы именно к бентофагии. Это вполне согласуется с представлениями Бирштейна и Виноградова (1971) о том, что абиссаль завоевана группами, которые были преадаптированы к этому своим типом питания непосредственно на дне.

К трофическим взаимоотношениям креветок и рыб

Проблема трофических взаимоотношений рыб и креветок чрезвычайно сложна и объемна. Обе стороны выступают здесь в обеих ипостасях: и как хищники, и как жертвы, а также совместно как потребители общей кормовой базы (Cartes et al., 2002). Мы неодно-

кратно описывали креветок в качестве хищников при обсуждении питания конкретных видов. Некоторые из них выступают в роли облигатных потребителей мелких видов рыб или их молоди (крупные *Oplrophoridae*, *Parapenaeus longirostris*). И, напротив, в течение, по крайней мере, 30 лет мы находили креветок в желудках других животных. Эти факты также изложены в разделах, посвященных конкретным исследованным нами видам. Однако их явно недостаточно для того, чтобы претендовать на какие-то уникальные находки в этой области или на обобщения. Очень большой объем информации содержится в огромном количестве публикаций, посвященных питанию тех или иных животных, в первую очередь рыб. Мы никогда не ставили перед собой цель сделать их обзор, поэтому и не собирали специально и целенаправленно такую информацию. Это вообще сюжет отдельной книги.

В данном разделе мы приводим результаты двух исследований, которые по своим подходам противоположны друг другу. Первое посвящено питанию конкретного вида рыбы — мерлузы *Merluccius polli* в водах Анголы. Выбор объекта был обусловлен тем, что этот вид постоянно встречался в уловах совместно с креветками *Nematocarcinus africanus*, *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana*. Они — главные члены консорции, в которой первый играет роль эдификатора, а остальные — видов-консорттов (см. выше, а также Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989а). Перед нами закономерно встал вопрос: а какую роль здесь играет мерлуза? Входит ли она в данное сообщество в качестве равноправного члена или нет? В процессе этого исследования не только был получен ответ на этот вопрос, но и выявлены интересные особенности и нюансы в трофических отношениях *M. polli* и креветок. Такой подход к изучению трофических взаимоотношений креветок и рыб можно назвать дискретным.

Вторая часть данной главы посвящена трофическим взаимоотношениям между многими видами рыб и креветок целого региона (в данном случае — атлантического сектора Марокко). Вполне понятно, что все поведенческие, популяционные и другие нюансы при таком подходе полностью утрачиваются. Остается голый каркас, схема трофических взаимоотношений. Такой подход можно назвать континуальным. Хотя, конечно, мы используем в данном случае эти термины скорее метафорически, чем буквально.

Трофические взаимоотношения *Merluccius polli* Cadenat 1950 (*Gadiformes*, *Merluccidae*) и креветок в водах Анголы

Merluccius polli обитает вдоль побережья Западной Африки в районе от Западной Сахары (24°49' с.ш.) до Намибии (18°30' ю.ш.) на глубинах 50-910 м (Inada, 1981), то есть он эндемик Западно-Африканской тропической зоогеографической области (Буруковский, 1998а).

До нашего исследования (Буруковский, 1991) было лишь известно (Inada, 1981), что у берегов Анголы этот вид питается главным образом рыбой (*Engraulis* sp., *Hoplostethus* sp.), кальмарами и креветками.

Материал по распределению хека собран в рейсе научно-исследовательского судна «Фиолент» (январь-апрель 1976 г., около 200 ловов на глубинах 20-1200 м в районе от 3° с.ш. до 17° ю.ш.); по питанию — в рейсе научно-исследовательского судна «Аргус» (10 желудков хека, собранные 13.11.1978 г., 11 °37' с. ш., 13°20' в. д., глубина 420-425 м, 9 ч 35 мин -10 ч 05 мин и 202 желудка — 3-5.12.1978 г. на специальной двухсуточной станции, в районе 8°17'-8°30' с. ш., 12°47'-12°54' в. д., на глубинах 380-425 м). Длительность ловов 3 ч.

Содержимое желудков взвешивали с точностью до 0,1 г, определяли таксономическую принадлежность компонентов питания с максимально доступной точностью, оценивая их долю в процентах от массы пищевого комка.

В сборе материалов по распределению *M. polli*, определении видового состава рыб по остаткам в желудках принимали участие А. В. Абрамов, В. Н. Ассоров, А. В. Гушин, СВ. Михайлин. Пользуясь случаем, еще раз выражаем им свою искреннюю признательность.

В Юго-Восточной Атлантике этот вид встречен нами на глубинах 134-795 м, а на глубинах 250-500 м он попадает в каждом улове. Это значит, что *M. polli* — обитатель кромки шельфа и, в основном, верхней части материкового склона. Это объясняет хорошее совпадение северной и южной границ его распространения с аналогичными границами, которые определены нами для эндемичных западноафриканских креветок тех же глубинных зон (Буруковский, Роменский, 1985; Буруковский, 1998). *M. polli* достигает длины 61,3 см и возраста 5 лет (Inada, 1981). Его размеры в уловах НИС «Фиолент» составляли 26-40 см, в основном 28-38 см (92%), масса тела — 130-550 г (92% массой 150-400 г) в возрасте 2-3 лет. Соотношение полов в пробах примерно 1:1; преобладали нагульные особи (62% И-III стадии зрелости гонад).

Из 212 вскрытых желудков пища обнаружена в 119 (около 60%), и почти в каждом попадались креветки (табл.104). Они представлены семью видами из четырех семейств. Первое место среди прочих кормовых объектов занимает креветка *Sergia regalis* — батипелагический интерзональный вид (в нашей публикации 1991 года упоминается *Sergestes robustus*, но Верещака (2000) доказал, что это именно *Sergia regalis* (Gordon 1939), поэтому здесь мы используем последнее видовое название), второе, сильно уступая, — тоже батипелагическая *Pasiphaea semispinosa*, третье — *Plesionika carinata*. Последний вид более связан с дном, где питается (см. выше), но попадает и в пелагические орудия лова, особенно молодь (Сгозшег, Forest, 1973). Среди прочих креветок только *Nematocarcinus africanus* — эпибентосный донный вид-детритофаг (см. выше, а также Буруковский с соавт., 1982), а остальные — придонные (как *Psathyrocuris infirmid*) или батипелагические виды.

Следовательно, *M. polli* может охотиться за креветками как у самого дна, так и в толще воды, но преимущественно именно в толще.

Размеры креветок в желудках (общая длина) колеблются от 35 до 80-90 мм, обычно — 40-55 мм, то есть это взрослые особи. Их относительные размеры (по сравнению с длиной хищника) 8,5-31,5%, но чаще всего 11-14%. Исключение составляют *P. carinata* и *N. africanus*. В желудках обычно попадалась их молодь, лишь дважды найдены взрослые *P. carinata* и однажды — *N. africanus*.

Как правило, в желудке находили единственный экземпляр креветки одного из видов, но встречали и по несколько особей разных видов, чаще всего двух, а однажды — трех видов. Иногда это были представители разных экологических групп. Например, *Plesionika carinata* и *Pasiphaea semispinosa* или *P. semispinosa* и *S. regalis* — с одной стороны, и *N. africanus* — с другой.

В тех случаях, когда в желудках находили более одного экземпляра креветок, они различались по степени переваренности. Следовательно, *M. polli* — нападающий хищник, вынужденный в процессе охоты активно добывать каждый экземпляр креветки, при необходимости быстро меняя биотоп охоты.

Доля креветок в пищевом комке *M. polli* достаточно велика. Они составляют 34,2% его массы, из них 18,1% приходится на долю *S. regalis* (см. табл. 104).

Рыбы, занимающие второе место по встречаемости (24,5%) в питании *M. polli*, к сожалению, определены менее точно, чем креветки. Среди встреченных имеются представители семи таксономических группировок (Perciformes: *Hoplosthetus* sp.; Gadiformes — *Merluccius polli*; Nessorhamphidae: *Nessorhamphus* sp.; Apogonidae: *Synagrops mycrolepis*; Searsidae, Myctophidae, Stomiidae: *Stomias boa*). Это, как правило, демерсальные формы, лишь три последние — батипелагические.

Рыбы попадались поодиночке, изредка вместе с креветками. Размеры рыб, как правило, крупнее, чем креветок, — до 135 мм, то есть до 45% длины тела хищника. В среднем рыбы составляли 51,4 % массы пищевого комка.

Таблица 104

Состав пищи у рыбы *Merluccius polli*
Food composition in fish *Merluccius polli*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %
Рыба	24,5	51,4
Креветки (суммарно)	82,5	34,3
Креветки (по видам)		
<i>Sergia regalis</i>	38,0	18,1
<i>S. talismani</i> (?)	1,7	+
<i>Plesionika carinata</i>	7,6	—
<i>Parapandalus brevipes</i>	4,2	11,9
<i>Pasiphaea semispinosa</i>	15,2	—
<i>Psathyrocaris infirma</i>	2,5	—
<i>Nematocarcinus africanus</i>	5,0	4,3
Кальмары	4,2	14,2
Изоподы	0,8	0,1
Неопределенные остатки	0,8	+
Всего 119 желудко] з; коэффициент Фроермана — 1,03		

На третьем месте как по частоте встречаемости, так и по доле в пищевом комке, находятся кальмары (4,2 и 14,2% соответственно). В желудках *M. polli* обнаружены *Abralia veranyi* (Euplotheutidae) — батипелагический интерзональный вид, встречающийся как у грунта, так и в толще воды до поверхности, и *Histhioteuthis* sp. (Histhioteuthidae) — батипелагический кальмар. Их размеры (вместе со щупальцами) колебались от 50 до 100 мм, что составляет 15-25% длины тела *M. polli*. Кроме перечисленных видов в желудках была обнаружена однажды (видимо, вместе со съеденной рыбой) эктопаразитическая изопода.

Судя по всему, рыбы — главный объект питания, креветки — второстепенный, а кальмары — спорадический, становящийся жертвой *M. polli* от случая к случаю и время от времени. Эти данные, относящиеся к короткому промежутку времени, не могут полностью характеризовать трофические связи хека, однако позволяют заключить, что он охотится у дна и в толще воды, демонстрируя тип питания, характерный для нападающего хищника (Буруковский, 1985, а также см. выше). Охотясь у дна, он предпочитает рыбу, а в толще — креветок.

В суточной ритмике питания *M. polli* (рис. 53, А) хорошо выражены два пика. Один из них приходится на часы после полудня, второй — после полуночи. Частота встречаемости основных объектов питания *M. polli* (рыб и креветок) не остается постоянной. Рыба чаще всего встречалась в ночное время, когда она обнаруживалась почти в каждом втором желудке *M. polli*. Реже всего она отмечалась в предполуденное время (рис. 53, Б).

Креветки встречаются в пище *M. polli* в любое время суток, но днем попадают почти в каждом желудке. Интересно, что общий пик встречаемости креветок не совпадает по времени с пиком потребления наиболее обычного их представителя — *S. regalis*.

Количество пищи, обнаруженной в желудке одной рыбы, в среднем сильно меняется в течение суток — от 0,27 до 1,74 г, то есть более чем в 6 раз (рис. 54). Наблюдается два пика повышенного содержания пищи: в полночь и в полдень. Ночной пик более выражен. Он совпадает с максимумом частоты встречаемости рыбы в желудках *M. polli*. Второй пик совпадает с пиком частоты встречаемости в пище креветки *S. regalis* и рыбы также.

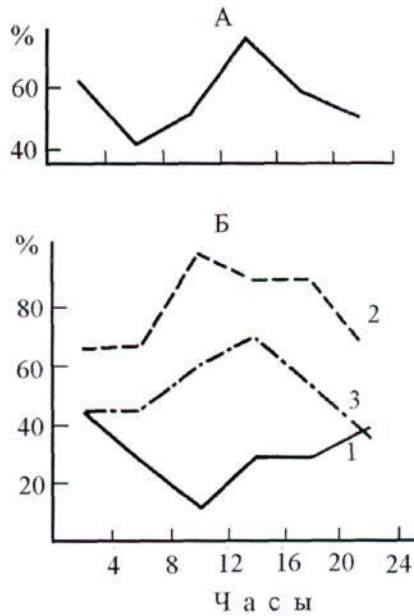


Рис. 53. Суточная ритмика питания *Merluccius polli*. А — изменение количества желудков с пищей в течение суток. Б — изменение частоты встречаемости рыбы и креветок в пище *M. polli* в течение суток: 1 — рыбы; 2 — креветки; 3 — только креветка *Sergia regalis*

Fig. 53. Diurnal feeding rhythm of hake *Merluccius polli*.

А — variation of stomachs number with food over the entire day. Б — variation of fishes and shrimps frequency of occurrence in food of *M. polli* over the entire day: 1 — teleost fishes; 2 - shrimps; 3 - shrimp *Sergia regalis* only

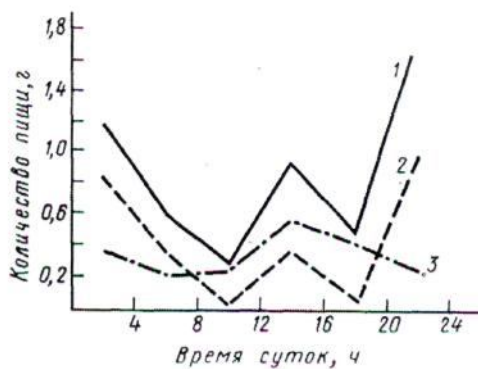


Рис. 54. Среднее количество пищи, съедаемое одной особью *M. polli* в течение суток: 1 — всего; 2 — рыба; 3 — креветка

Fig. 54. Food average number that eat by one specimen of *M. polli* during day: 1 - total; 2 — teleost fishes; 3 - shrimps

Общий ход кривой *1* на рис. 54 полностью соответствует изменениям в течение суток количества рыбы в пище. Оно достигает максимума в период от 20 ч вечера до 4 ч утра, перед полуднем уменьшается почти до нуля, затем следует небольшое увеличение и опять уменьшение почти до нуля. В ночное время в питании преобладают демерсальные рыбы, а днем — пелагические. Среднее количество рыбы в желудках *M. polli* в течение суток в результате колеблется от 0,03 г до 0,98 г, то есть почти в 33 раза (а по накормленности от 1,13 до 61,41‰ то есть более чем в 50 раз!). Среднее количество креветок в пище одной особи в течение суток меняется немногим более чем в 2 раза (и накормленность тоже: от 0,21 до 0,56 г и от 8,95 до 17,92‰ соответственно), никогда не снижаясь так сильно, как количество рыбы. Это объясняется тем, что *M. polli* питается креветкой непрерывно.

Как упоминалось выше, там, где были собраны материалы по питанию *M. polli*, на глубинах 400-600 м обитает таксоцен креветок из 10-12 видов. По своей структуре это — консорция, видом-эдификатором которой служит *N. africanus* (около 80% биомассы всех креветок), а видами-консортами — крупные придонные креветки *Aristeus varidens*, *Aristeopsis edwardsianus*. Менее важную, но заметную роль играет и *P. carinata*. Креветки-консорты питаются в основном креветками *N. africanus* и *P. carinata*. Благодаря этому консорция замкнута на детритную пищевую цепь (Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989а). Эти виды встречаются и в пище *M. polli*, однако играют второстепенную роль среди прочих жертв-креветок, особенно по сравнению с *S. regalis*.

Следовательно, *M. polli* не конкурент консортам *A. varidens* и *P. edwardsianus* и не входит в описанную выше консорцию. Он охотится на ее периферии, будучи членом другого сообщества, «сцепленным» с консорцией общими видами (пелагическими креветками), словно зубьями шестеренки.

Этот пример хорошо демонстрирует, что между рыбой и ее жертвами, в данном случае креветками, существует комплекс топических и темпоральных взаимоотношений. Можно даже предположить, что по отношению к одним видам креветок (например, *S. regalis*) *M. polli* ведет себя как нападающий хищник, целенаправленно охотясь за ними круглые сутки, но особенно интенсивно в дневное время, а члены консорции *N. africanus* и *P. carinata* становятся жертвами преимущественно в ночное время, случайно, в процессе охоты *M. polli* на рыб у дна. Следовательно, по отношению к этим видам он ведет себя как хищник-собираТЕЛЬ.

Трофические взаимоотношения между рыбой и креветками в атлантических водах Марокко (Северо-Восточная Африка)

Креветки, как правило, члены детритных пищевых цепей. Это и определяет особенности их распространения, экологическую структуру таксоценов креветок, возникновение своеобразных консорции, где креветки служат как видами-эдификаторами, так и видами-консортами. Такие консорции возникают в верхней части материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием (Буруковский, 1981, 1985, 1987, 1989; Буруковский с соавт., 1982).

Рыбы, доминирующие в морских экосистемах, напротив, члены пастбищных трофических цепей. Эта разница, в частности, приводит к тому, что важнейшие промысловые скопления креветок и рыб разобщены, так как первые приурочены к районам с развитым терригенным осадкообразованием, преимущественно в гумидных зонах, а вторые — в аридных зонах, где преобладает биогенный аридный седиментогенез (Буруковский, 1986в). Несмотря на это, креветки и рыбы активно взаимодействуют друг с другом, поэтому и было предпринято это исследование роли креветок в питании рыб в зависимости от их экологической характеристики и глубины обитания, то есть трофических взаимоотно-

ношений этих гидробионтов. Рыбы выступают в роли хищников, а креветки — жертв. Из рассмотрения, следовательно, выпадают обратные отношения, когда хищниками оказываются креветки, а жертвами — рыбы (см. выше, а также Буруковский, 1985). Остаются в стороне все другие аспекты изменчивости этих отношений у отдельных видов (возрастная, сезонная, суточная и т.п.).

Материал собран во время трех учетных траловых съемок в западноафриканских водах от 36° до 26° с.ш. (табл. 105) на глубинах от 20 до 800 м. Работы проводились в весенне-летний и зимний сезоны, то есть практически в течение года; сетка станций от съемки к съемке менялась незначительно. Исследовано содержимое желудков 137 видов рыб (23381 вскрытый желудок, 11407 из которых были с пищей).

Таблица 105

Рыбы, питающиеся креветками в водах Марокко Food composition in fish *Merluccius polli*

Виды рыб	Рыбы		Съеденные креветки				Глубинная зона	Жизненная форма
	Глубина	Экологическая характеристика	Количество	Доля креветок в желудке, %				
				Мин.	Макс	Сред		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. <i>Trigla lineata</i>	Ш	д	2	1,1	12,1	—	Ш	зу
2. <i>Diplodus senegalensis</i>	Ш	пд	1	—	—	2,8	Ш	зу
3. <i>Pagellus coupei</i>	Ш	пд	1	—	—	3,0	Ш	зу
4. <i>Pomadasyus incisus</i>	Ш	пд	1	—	—	49,4	Ш	зу
5. <i>Trachurus trachurus</i>	Ш	пел	3	0,2	1,7	0,8	Ш, кш	зу,эд
6. <i>Gobius angolensis</i>	Ш	д	2	1,6	100	—	кш	зу,эд
7. <i>Dasyatis pastinaca</i>	Ш	д	2	4,9	7,1	—	Ш, кш	зу
8. <i>Raja miraletus</i>	Ш	д	2	2,6	16,9	—	кш	зу,эд
9. <i>Raja microcellata</i>	Ш	д	4	0,3	15,9	6,2	Ш, кш	зу,эд
10. <i>Raja asterias</i>	Ш	д	4	2,8	26,9	12,2	кш	зу,эд
11. <i>Raja circularis</i>	Ш	д	2	3,2	4,8	—	кш	зу
12. <i>Dentexpolli</i>	Ш	пд	9	0,5	34,8	6,5	Ш, кш	зу,эд
13. <i>Pagellus acarne</i>	Ш	пд	8	0,2	8,5	1,8	кш	зу,эд
14. <i>Trigla hirundo</i>	Ш	пд	6	0,9	4,0	1,8	Ш, кш	зу,эд
15. <i>Pagellus erythrinus</i>	Ш	пд	3	Од	1,3	0,9	кш	зу,эд
16. <i>Sardinapilchardus</i>	Ш	пел	1	—	—	2,7	кш	зу
17. <i>Umbrina canariensis</i>	Ш	пд	1	—	—	43,4	кш	зу
18. <i>Trachinus draco</i>	Ш	пд	2	0,8	6,8	—	кш	зу
19. <i>Scomber colias</i>	Ш	пел	2	0,2	0,3	—	кш	эд
20. <i>Scorpaena scrofa</i>	Ш	д	1	—	—	1,8	кш	зу
21. <i>Trachinus trachinus</i>	Ш	пд	1	—	—	0,6	кш	эд
22. <i>Sparus auratus</i>	Ш	пд	1	—	—	0,6	кш	эд
23. <i>Uranoscopus albesca</i>	Ш	д	1	—	—	12,1	кш	эд
24. <i>Echelus pachyrhynchus</i>	кш	д	1	—	—	1,8	кш	зу
25. <i>Citharus macrolepidotus</i>	кш	д	4	0,8	27,3	8,9	кш, скл	зу, эд, бп-из
26. <i>?а/д naevus</i>	кш	д	1	—	—	100	кш	зу
27. <i>Trisopterus luscus</i>	кш	пд	7	0,3	59,2	15,8	Ш, кш, скл	зу, эд, бп

1	2	3	4	5	6	7	8	9
28. <i>Lepidotrigla cadmani</i>	КШ	пд	3	1,0	36,7	18,5	Ш, КШ	ЗУ
29. <i>Dentex macrophtalmus</i>	КШ	пд	4	1,0	17,9	8,8	Ш, КШ	зу,эд
30. <i>Mullus barbarus</i>	КШ	пд	4	5,2	38,6	14,2	Ш, КШ	зу,эд
31. <i>Raja clavata</i>	КШ	д	3	18,5	90,2	57,2	Ш, КШ	зу
32. <i>Synagrops microlepis</i>	КШ	пдплл	1	—	—	100	КШ	зу
33. <i>Raja montagui</i>	КШ	д	9	0,3	6,5	2,1	Ш, КШ, СКЛ	зу, эд, бп
34. <i>Merluccius merluccius</i>	КШ	пд	10	0,02	4,0	1,34	Ш, КШ	зу,эд
35. <i>Scyliorhynchus canicula</i>	КШ	пд	8	0,15	5,7	1,85	Ш, КШ, СКЛ	зу, эд, бп
36. <i>Squalusfernandinus</i>	КШ	пдплл	3	0,5	32,2	11,5	КШ, СКЛ	зу, эд, бп
37. <i>Triglapini</i>	КШ	пд	3	1,2	1,8	1,6	КШ	зу,пд
38. <i>Pagellus centrodonthus</i>	КШ	пд	1	—	—	5,3	КШ	эд
39. <i>Zeus faber</i>	КШ	пд	1	—	—	1,2	КШ	эд
40. <i>Setarches guentheri</i>	КШ	пд	1	—	—	3,6	КШ	эд
41. <i>Lepidopus caudatus</i>	КШ	пел	7	0,2	3,6	1,5	КШ, СКЛ	зу, эд, бп, бп-из
42. <i>Synaphobranchus kaupei</i>	КШ	пд	1	—	—	67,7	КШ	эд
43. <i>Malacocephalus laevis</i>	КШ	пд	4	3,3	20,9	12,0	КШ, СКЛ	эд,бп, бп-из
44. <i>Galeuspolli</i>	КШ	пд	6	1,2	13,9	4,7	КШ, СКЛ	зу, эд, бп, бп-из
45. <i>Brama raji</i>	КШ	пдплл	1	—	—	100	КШ	эд .
46. <i>Chlorophthalmus atlanticus</i>	КШ	пдплл	1	—	—	21,9	СКЛ	бп-из
47. <i>Deania cremouxi</i>	СКЛ	пдплл	2	—	—	0,2	КШ, СКЛ	зу, бп
48. <i>Helicolenus dactylopterus</i>	СКЛ	пд	6	0,7	10,7	3,9	КШ, СКЛ	зу, эд, бп-из
49. <i>Hoplostethus mediterraneus</i>	СКЛ	пд	8	0,4	41,0	15,5	КШ, СКЛ	зу, эд, пд, бп, бп-из
50. <i>Pristiurus melanostomus</i>	СКЛ	пдплл	1	—	—	49,4	КШ	ЗУ
51. <i>Micromesisteus poutassou</i>	СКЛ	пд	7	0,5	33,2	12,6	КШ, СКЛ	эд, бп, бп-из
52. <i>Beryx splendens</i>	СКЛ	пдплл	4	0,4	64,0	21,7	КШ, СКЛ	эд,бп, бп-из
53. <i>Etmopterus spinax</i>	СКЛ	пдплл	2	10,9	70,0	—	СКЛ	бп,бп-из
54. <i>Etmopterus polli</i>	СКЛ	пдплл	1	—	—	100	СКЛ	бп
55. <i>Beryx decadactylus</i>	СКЛ	пд	1	—	—	95,0	СКЛ	бп
56. <i>Epigonus tele scopus</i>	СКЛ	пд	2	4,5	66,7	—	СКЛ	пд,бп
57. <i>Polymethme coritaeola</i>	СКЛ	пдплл	1	—	—	50,0	СКЛ	бп-из
58. <i>Ichtyococcus polli</i>	СКЛ	пдплл	1	—	—	100	СКЛ	бп-из
59. <i>Normichtys operosa</i>	СКЛ	пд	1	—	—	63,3	СКЛ	бп-из
60. <i>Scymnodon ringens</i>	СКЛ	пдплл	1	—	—	0,7	СКЛ	бп-из
61. <i>Chimaera monstrosa</i>	СКЛ	пдплл	1	—	—	7,3	СКЛ	бп-из
62. <i>Cyttus roseus</i>	СКЛ	пд	1	—	—	96,5	СКЛ	бп-из
63. <i>Bentodesmus tenuis</i>	СКЛ	ntn	1	—	—	40,6	СКЛ	бп-из
64. <i>Bathygadus melanobranchus</i>	СКЛ	пд	1	—	—	85,7	СКЛ	пд
65. <i>Centrophorus granulosus</i>	СКЛ	пдплл	1	—	—	0,3	СКЛ	бп

Работа была выполнена, как об этом уже упоминалось в предисловии, совместно с Ф.А. Патокиной. Собственно, мы выступали в качестве эксперта по креветкам, определяя видовую принадлежность их фрагментов, обнаруженных Ф.А. Патокиной во вскрытых ею желудках. Лишь позднее нам вместе с ней пришла в голову идея проанализировать и

обобщить полученные результаты (Буруковский, Патокина, 1990, 2001). Пользуясь случаем, хотел бы еще раз поблагодарить мою коллегу и друга за удовольствие совместной работы над этой проблемой.

Примерно в 50% вскрытых желудков пищи не было, но общий большой объем данных позволяет предполагать репрезентативность полученных результатов для поставленной задачи. По отдельным видам рыб материал распределен неравномерно, что связано с их различной встречаемостью в уловах. Это дало место своеобразным парадоксам. Например, три находки единичных креветок в питании *Trachurus trachurus* (вскрыто 4329 желудков) более показательны, чем полный креветками желудок единственной вскрытой особи *Raja naevus*. Хотя то обстоятельство, что желудок этого ската был буквально набит ими, убеждает нас в том, что это не случайное явление.

Нами исследованы все виды рыб, попавшиеся в уловах в светлое время суток (от 6 до 20 ч), что исключило влияние суточных ритмик питания и вертикальных миграций рыб и креветок. В каждом улове отбирались по 10-20 одноразмерных особей или (если это — редкие или немассовые виды) все, что были в улове. Особи с вывернутыми желудками отбраковывались.

В качестве исходных допущений мы предположили, что особенности батиметрического распределения сравниваемых гидробионтов обусловлены сходными экологическими факторами. К ним относятся приуроченность их таксоценов к одним и тем же глубинным зонам, границы между которыми определяются вертикальной структурой вод в районе исследований. Данное явление было нами неоднократно описано для креветок. Поэтому по аналогии с ними (Буруковский, 1980) мы выделяем среди рыб: шельфовых (Ш) — предпочитают глубины менее 50 м и, как правило, не встречаются глубже 100 м; кромки шельфа (КШ) — встречающихся в диапазоне глубин 100-150 — 500-600 м, и склоновых (СКЛ), обитающих глубже 600 м.

За основу экологической характеристики креветок нами принято их отношение к субстрату. У креветок мы различаем: зарывающихся или живущих в укрытиях (ЗУ); эпибентосных донных (ЭБ); придонных (П) и батипелагических (БП) (Буруковский, 1978, 1981) и отдельно — батипелагических-интерзональных креветок (К.В.Беклемишев с соавт., 1982).

Рыб мы подразделили на: донных (Д) — живут непосредственно на грунте и могут зарываться в него; придонных (П) — обитают в придонных слоях воды; придонно-пелагических (ПДПЛ) — держатся преимущественно у дна, но встречаются и в пелагиали; пелагических (ПЕЛ) — у дна держатся только во время суточных миграций (Доманевский, 1982; Postal, 1973).

Рыбы, питающиеся креветкой

Креветки обнаружены в желудках 71 вида рыб (табл. 105), то есть более чем у половины исследованных видов. До вида или, по крайней мере, до рода они определены у 66 видов рыб, среди которых больше всего придонных (35 или 53,0%), а затем придонно-пелагических и донных (14 и 13 или 20,3 и 19,4% соответственно). Пелагические представлены пятью видами (7,6%).

Среди рыб преобладают виды кромки шельфа (28 или 42,5%), затем шельфовые (22 или 33,5%) и склоновые (17 или 25,8%).

Количество видов креветок в питании одного вида рыб колебалось от одного до десяти. По одному виду креветок в пище было встречено у 31 вида, то есть у 44% видов, а 10 видов — лишь у *Merluccius merluccius*.

Между этими крайними соотношениями существует довольно постепенный переход, благодаря которому зависимость между количеством видов креветок в питании одного вида рыб и количеством видов рыб, потребляющих данное количество видов креветок, приближается к так называемой «вогнутой кривой систематиков» Уиллиса (Пианка, 1981;

Заренков, 1988), отражающей соотношение моно- и политипических родов в крупных семействах.

Если рыб, в питании которых отмечено много видов креветок (6-10 видов), можно без сомнения считать креветкоядными, независимо от доли креветок в пище, то характеризовать тех из них, у кого в желудке встречены 1-2 вида креветок, нельзя без оценки их количества.

Доля креветок в виртуальных пищевых комках рыб колеблется от 0,02 до 100% их массы, то есть креветки могут служить главной, второстепенной или случайной пищей. Эти 3 категории распределены у исследованных рыб почти равномерно: у 21 вида рыб они служат случайной пищей (не превышают 10% от массы виртуального пищевого комка), у 24 видов — второстепенной (10-50% его массы) и у 21 — главной (более 50%).

Нет каких-либо тенденций и в распределении по этим группам рыб с тем или иным числом видов креветок в пище. Больше всего, конечно, рыб, в пище которых встречаются 1-2 вида креветок, независимо от того, служат ли они случайной или главной пищей.

Трофические связи между рыбами и креветками неравноценны у разных видов рыб. Креветки могут служить просто разовой случайной пищей в тех случаях, когда их доля в пищевом комке мала, а так же если единственный вид креветок встречается лишь единожды и составляет ничтожную часть пищевого комка. Это наблюдалось у 11 видов рыб.

Когда в диете рыбы обнаруживаются несколько (до 4-5) видов креветок, но доля их в объеме конкретного пищевого комка бывает невелика (до 10%), их можно считать облигатной случайной пищей. Особенно в этом отношении показательны шельфовые пелагические виды, например, уже упоминавшаяся *T. trachurus*. Анализ состава пищевых комков этого вида проводился во всех трех съемках, каждый раз было исследовано не менее 1000 особей, и каждый раз лишь единожды был отмечен один вид креветки. Из трех видов креветок два относились к зарывающимся или живущим в укрытиях, а один — к эпибентосным донным (*Alpheus glaber*, *Processa* sp. и *Chlorotocus crassicornis*), то есть они — индикаторы питания ставриды на дне. Их доля в массе пищевого комка составляла 0,2-1,7%. Подобных видов рыб было 9.

Такие виды, как *M. merluccius*, *Scyliorhynchus canicula*, *Raja montagui* или *Pagellus acarne*, у которых 8-10 видов креветок не превышают в сумме 10% виртуального пищевого комка, — постоянные потребители креветок, которые представляют собой неперемнную добавку к основному рациону этих рыб.

У тех видов рыб, которым креветки служат второстепенным объектом питания, последние могут быть эпизодической пищей, доступной рыбе время от времени. Поскольку периоды такой доступности достаточно редки, в пищевом комке и встречается каждый раз один вид креветки. Но, как правило, у этой категории рыб в диете присутствуют 2-5 видов креветок, особенно у наиболее обычных видов рыб атлантических вод Марокко, исследованных во всех трех съемках. И в каждой съемке в пищевых комках этих рыб были найдены разные виды креветок. Можно заключить, что у них креветки — облигатный второстепенный объект питания.

Во всех случаях, разобранных выше, рыба по отношению к креветкам ведет себя как хищник-собиратель (классификация способов охоты — Буруковский, 1985).

Наконец, когда креветки составляют большую часть пищевого комка, будучи одним из главных объектов питания, важно — сколько экземпляров жертв было съедено. Если один-два, komponующих весь или почти весь пищевой комок, рыба, несомненно, ведет себя по отношению к креветке как нападающий хищник. Если в комке много экземпляров креветок одного вида, то данный вид рыбы — пасущийся хищник. То же самое, когда в питании представлено 2-3 вида креветок.

У рыб, потребляющих много видов креветок в качестве главной пищи (например, *Trisopterus luscus*, *Hoplostethus rnediterraneus*), в пищевом комке часто представлено не-

сколько видов креветок. Это тоже хищники-собиратели, которых можно считать относительно неспециализированными креветкоядными рыбами.

Проведенный обзор позволяет заключить, что между рыбами и креветками наблюдается почти вся гамма взаимоотношений, которые возможны между хищником и жертвой, но назвать их беспорядочными нельзя. Существует хорошо выраженная закономерность, суть которой в следующем.

Креветки как случайная пища чаще всего встречаются у придонных рыб шельфа, и в меньшей степени — его кромки (рис. 55 А).

Повышение роли креветок в пище рыб до второстепенной свойственно в первую очередь донным видам кромки шельфа (рис. 55 Б).

Креветки как главная пища чаще всего встречаются также у придонных, а затем — у придонно-пелагических рыб. И те, и другие в основном приурочены к склону (рис. 55В).

Следовательно, чем глубже обитают рыбы, тем большее значение в их диете играют креветки и тем слабее связь с субстратом у этих рыб.

Это, вероятно, отражение общих закономерностей изменения экологической структуры таксоценов креветок (Буруковский, 1981): чем глубже обитает таксоцен креветок, тем большую роль играют в нем креветки, слабо связанные с субстратом. Отсюда и рыбам, предпочитающим креветок, необходимо отрывать от дна. Но это не объясняет, почему они здесь начинают предпочитать креветок другим объектам питания.

Креветки, служащие пищей для рыб

В атлантических водах Марокко обнаружен 41 вид креветок из 28 родов 13 семейств. В зависимости от особенностей их батиметрического распределения креветки могут быть разделены на 4 группы (Буруковский, 1980).

В первую (6 видов) входят виды, большинство которых приурочено к глубинам менее 50 м и не встречаются глубже 100. Ни один из этих видов не играет руководящей роли в таксоцене.

Вторая группа (10 видов) обитает на глубинах от 20-50 до 520 м. На глубинах менее 50 м все они, кроме *Solenocera membranacea*, известны только по находкам в желудках донно-придонных рыб. По частоте встречаемости (в порядке убывания) руководящие виды таксоцена этой глубинной зоны *Parapenaeus longirostris*, *S. membranacea*, *Ch. crassicornis* и *Plesionika heterocarpus*. Но по значению в уловах на втором месте стоит последний вид, составляющий вместе с *P. longirostris* основу уловов креветок на глубинах 300-500 м.

Третья группа (9 видов) предпочитает глубины 500-700 м. Руководящие виды — *Plesionika martia* и *Aristeomorpha foliacea* — основа консорции, в которой *P. martia* — вид-эдификатор, а *A. foliacea* — главный консорт (Буруковский с соавт., 1982).

Представители последней, четвертой, группы креветок (16 видов) попадались в уловах глубже 700 м (или встречались здесь чаще всего). Доминируют здесь *Aristeus antennatus*, *Aristeopsis edwardsianus* и *Systellaspis debilis*. Последний вид — не член донно-придонного таксоцена, так как совершает большие вертикальные миграции (Буруковский, 19926). К этой же группе батипелагических-интерзональных видов мы относим всех встреченных *Sergestidae*.

Плотность поселений креветок на разных глубинах изменялась в широких пределах (7,3-182,6 кг на 1 кв. милю, рис. 56 А). На каждой из стандартных глубин выделяется один вид (рис. 56 Б), который, как правило, составляет 60-95% биомассы встреченных здесь креветок. Встречающиеся на некоторых глубинах 1-2 сопутствующие вида составляют не более 10-20% биомассы. Обычно они появляются там, где плотность поселений креветок относительно низка, что не меняет общей картины. На шельфе *Melicertus kerathurus* превосходит по биомассе все остальные виды, на кромке

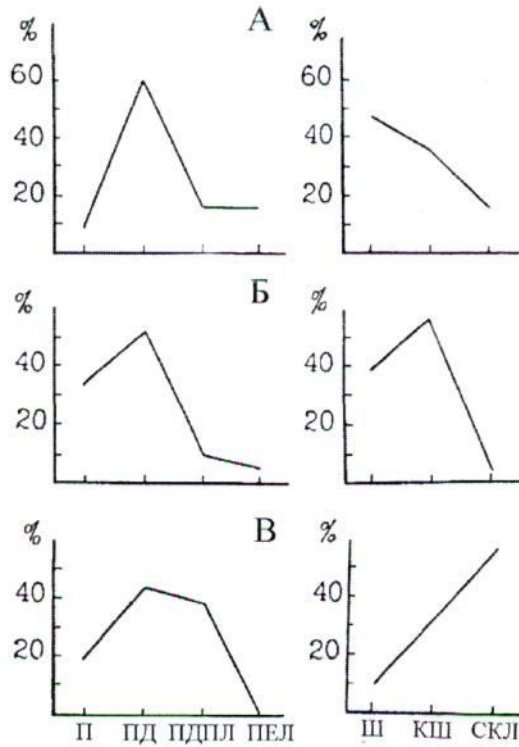


Рис. 55. Изменение роли креветок в диете рыб в зависимости от экологической характеристики рыб, питающихся креветками. А — креветки как случайная пища; Б — креветки в качестве второстепенной пищи; В — креветки в качестве главной пищи (жизненные формы рыб: Д — донные; ПД — придонные; ПДПЛ — придонно-пелагические; Ш — шельфовые; КШ — кромки шельфа; СКЛ — склоновые рыбы)

Fig. 55. The variability of shrimp role in fish' food subjected to ecological characteristics of fish that feed on shrimps. А — shrimps as accidental food group; Б — shrimps as secondary food group; В — shrimps as main food group, (fish life forms: Д - bottom; ПД - demersal; ПДПЛ----- demersal-pelagic; Ш - shelf; КШ — edge of shelf; СКА - slope fishes)

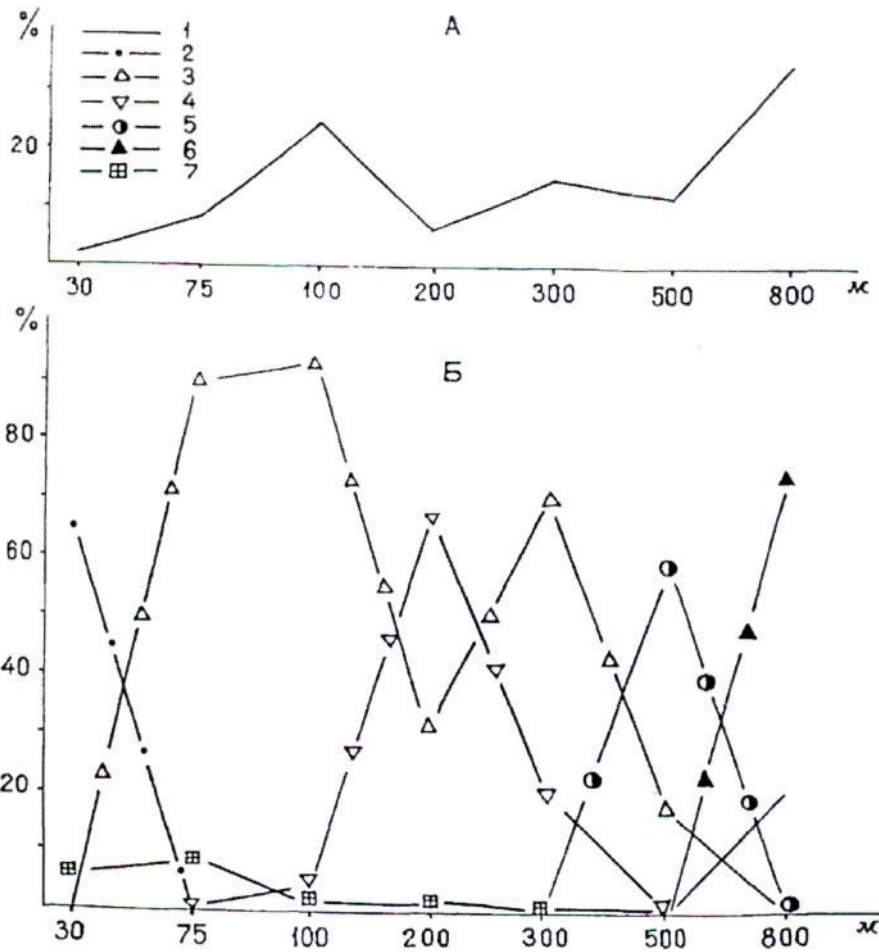


Рис. 56. Характеристика таксоценов креветок атлантического сектора Марокко.

А — распределение креветок по глубинам (в % от средней суммарной биомассы); Б — распределение основных видов креветок по глубинам (в % от средней биомассы креветок на каждой стандартной глубине). 1— *Melicertus kerathurus*; 2 — *Parapenaeus longirostris*; 3— *Aristeus antennatus*; 4— *Aristeopsis edwardsianus*; 5 — *Solenocera membranacea*; 6 — *Plesionika heterocarpus*; 7 — *PL martla*

Fig. 56. The shrimp taxocenes characteristics in the Atlantic coast of Morocco.

A - distribution of shrimps by depth zones (in % of mean value of total biomass); Б — distribution of main shrimp species by depth zones (in % of shrimp mean biomass in each standard depth zone). 1 - *Melicertus kerathurus*; 2 - *Parapenaeus longirostris*; 3 - *Aristeus antennatus*; 4 - *Aristeopsis edwardsianus*; 5 - *Solenocera membranacea*; 6 - *Plesionika heterocarpus*; 7 - *PL martia*

преобладает *Parapenaeus longirostris* (80-90% биомассы, создаваемой здесь одиннадцатью видами креветок). На глубине 500 м его сменяет *Plesionika martia* (около 60% биомассы 15 видов креветок). Наконец, на глубине 600 м доминирует *Aisteopsis edwardsianus* (74% биомассы креветок).

С глубиной в таксоцоне сменяется и доминирующая жизненная форма креветок. На шельфе и его кромке 80% биомассы составляют зарывающиеся и живущие в укрытиях креветки. В верхней части склона их сменяют эпибентосные виды (около 65% биомассы), на глубине 800 м — придонные (98% всей биомассы).

Таблица 106

Креветки в питании рыб атлантического сектора Марокко Shrimps in the food of fishes from Atlantic coast of Morocco

(Примечание: расшифровка аббревиатур — в тексте)

Вид рыб	Характеристика креветок		Значение в питании рыб				Экологическая характеристика рыб, питающихся данным видом	
	Глубинная зона	Жизненная* форма	Число видов	Доля креветок в желудке, %			Глубинная зона	Жизненная форма
				Мин.	Макс.	Средняя		
1. <i>Pontophilus spinosus</i>	ш	зу	1	—	—	17,8	кш	пд
2. <i>Pontocaris cataphracta</i>	ш	зу	6	0,02	34,8	9,1	ш, кш	пд, пдпл
3. <i>Processa</i> spp.	ш	зу	16	0,15	49,4	8,4	ш, кш	д, пд
4. <i>Alpheus glaber</i>	кш	зу	22	0,2	100	14,6	ш, кш, скл	д, пд, пел
5. <i>Solenocera membranacea</i>	кш	зу	24	0,3	63,0	11,8	ш, кш	д, пд, пел, пдпл
6. <i>Chlorotocus crassicornis</i>	кш	эд	22	0,3	38,6	5,8	ш, кш	д, пд, пел
7. <i>Parapenaeus longirostris</i>	кш	зу	11	0,4	100	20,4	ш, кш	д, пд, пдпл, пел
8. <i>Penaeopsis serratus</i>	кш	ЗУ	8	0,1	49,4	8,4	ш, кш, скл	пд, пдпл
9. <i>Parapandalus narval</i>	кш	эд	7	0,2	5,2	1,7	ш, кш	д, пд
10. <i>Plesionika heterocarpus</i>	кш	эд	12	0,2	8,5	1,5	ш, кш, скл	д, пд, пел
11. <i>Plesionika antigai</i>	кш	эд	1	—	—	6,0	скл	пд
12. <i>Plesionika edwardsii</i>	кш	эд	8	0,3	100	17,2	ш, кш, скл	д, пд, пдпл
13. <i>Plesionika</i> spp.	кш	эд	13	0,1	67,7	8,3	ш, кш, скл	д, пд, пдпл
14. <i>Pasiphaea sivado</i>	скл	бп	14	0,3	100	33,1	кш, скл	пд, пдпл, пел
15. <i>Sergestes</i> spp.	скл	бп-из	14	0,7	100	25,1	кш, скл	д, пд, пдпл, пел
16. <i>Plesionika martia</i>	скл	эд	1	—	—	8,3	скл	пд
17. <i>Aristeus antennatus</i>	скл	п	1	—	—	14,6	скл	пд
18. <i>Systellaspis debilis</i>	скл	бп-из	6	2,1	96,5	32,3	кш, скл	пд, пел
19. <i>Acanthephyra purpurea</i>	скл	бп	1	—	—	4,7	кш	д
20. <i>Systellaspis pellucida</i>	скл	п	2	4,5	85,7	—	скл	пд
21. <i>Parapasiphae sulcatifrons</i>	скл	бп	2	0,3	2,6	—	скл	пдпл

При разборе пищевых комков исследуемых рыб обнаружено 18 видов креветок из 13 родов 8 семейств, а также *Processa* spp. и *Sergestidae* (табл. 106). Виды *Pontophilus spinosus*, *Plesionika antigai*, *P. martia*, *Systellaspis pellucida*, *Acanthephyra purpurea*, *Aristeus antennatus* встретились по одному разу у одного вида рыб. Лишь придонный обитатель склона *S. pellucida* занимал большую часть пищевого комка у одного вида рыб (*Bathygadus melanobranchus* — 85,7%); остальные — 4,7-17,8%. *Parapasiphae sulcatifrons* найдена в пище двух видов рыб (0,3-2,6% массы пищевого комка). Следовательно,

основная часть пресса рыб приходится на оставшихся 13 видов. Каждый из них был найден в желудках от 5 до 25 видов рыб.

Встречаемость креветок в пище рыб не совпадает с их встречаемостью в уловах. Так, на шельфе *Processa* spp. попались в траловых уловах всего 3 раза (около 3%), а в питании рыб — 16 раз (почти 25%). В таксоцено кромки шельфа руководящие виды *Parapenaeus longirostris* и *Plesionika heterocarpus* присутствуют в питании 11-12 видов рыб, а менее часто встречающиеся и уступающие им по доле в улове *Alpheus glaber*, *Solenocera membranacea* и *Chlorotocus crassicornis* — в пище 22-24 видов рыб. В верхней части склона доминирующая там *P. martia* встречена лишь у одного вида рыб, а второстепенные *Penaeopsis serrata* и *Pasiphaea sivado* соответственно у 8 и 14 видов.

Из десяти видов кромки шельфа в пище рыб встречаются 9 (исключая очень редкую *Plesionika gigliolii*), а из 25 видов склона — только 8, из них 5 найдены не более пяти раз.

Три шельфовых вида креветок обнаружены в пище 17 видов рыб и лишь 4 вида рыб содержали в пище только шельфовых креветок. Остальные кроме них потребляют до семи видов — креветок кромки шельфа и материкового склона.

Десять видов креветок кромки шельфа встречены в пище 48 видов рыб, и у половины из них в пищевом комке попадаются только виды кромки шельфа (1-4 вида). У остальных присутствуют и виды шельфа, а у 13 видов — также и склона. Это свидетельствует о том, что большая часть рыб совершает специальные кормовые миграции (но не обязательно за креветками; скорее всего совсем не за ними, а креветки послужили маркерами наличия этих миграций), без которых невозможно потребление креветок различных глубинных зон.

У донных рыб (рис. 57 А), как и следовало ожидать, в пище полностью преобладают зарывающиеся и живущие в укрытиях креветки. Их доля заметно уменьшается у придонных рыб за счет возрастания в их диете роли эпибентосных креветок. Сходное соотношение разных жизненных форм креветок в пище наблюдается и у пелагических рыб (возможно, потому, что в наших сборах преобладают шельфовые пелагические виды рыб). Креветки у них — лишь случайные разовые объекты питания.

Придонно-пелагические рыбы, естественно, в основном потребляют придонных и батипелагических креветок, но нападают и на донных.

Поскольку на шельфе выше доля донных, а на склоне — придонно-пелагических рыб, то на шельфе и его кромке в основном поедаются зарывающиеся и живущие в укрытиях креветки, а на материковом склоне — придонные и батипелагические (рис. 57 В).

У донных рыб на шельфе (рис. 55 и 57) зарывающиеся креветки, независимо от количества их видов в пище и от количества поедающих их видов рыб, служат лишь случайной пищей. На кромке шельфа, где креветки чаще всего служат второстепенной пищей, в пище также доминируют зарывающиеся виды, но возрастает роль эпибентосных донных. И, наконец, на склоне, где креветки, как правило, служат главной пищей рыб, это батипелагические и интерзональные виды, поедаемые в основном придонно-пелагическими рыбами.

У этих рыб в питании почти отсутствуют виды, входящие в консорцию, замкнутую на детритную пищевую цепь (Буруковский с соавт., 1982), хотя именно на этих глубинах они преобладают. В желудках рыб доминируют *Sergestidae*, *Pasiphaea sivado*, *Systemaspis debilis* — хищники-планктофаги, почти не связанные с дном (Буруковский, 1985, 1988; Кольцов, Пахомов, 1986). Следовательно, на материковом склоне рыбы по отношению к креветкам выступают в роли консументов III-IV порядка и через них входят в пастбищную пищевую цепь.

Кроме того, на кромке шельфа, где рыбы используют почти все виды обитающих здесь креветок, чаще всего в питании рыб встречаются не доминирующие здесь *P. longirostris* и *P. heterocarpus*, а второстепенные — *A. glaber*, *S. membranacea* и *Ch. crassicornis*. Этих креветок по составу пищи можно отнести к бентофагам. Лишь у последнего в пище могут

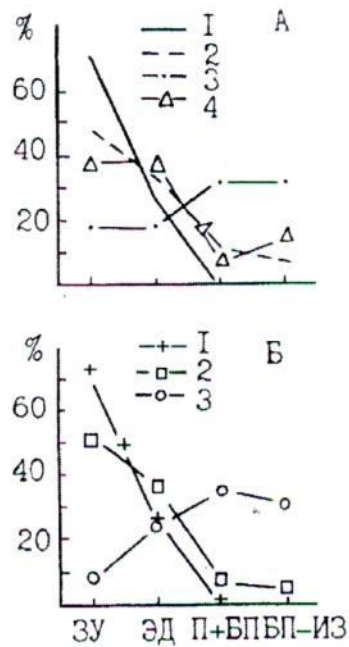


Рис. 57. Роль в питании рыб креветок, относящихся к разным жизненным формам.

А — рыбы разных экологических групп: 1 — донные; 2 — придонные; 3 — придонно-пелагические; 4 — пелагические.

Б — рыбы разных глубинных зон: 1 — шельфовые; 2 — кромки шельфа; 3 — склоновые

(жизненные формы креветок: ЗУ — зарывающиеся или живущие в укрытиях; ЭД — эпибентосные донные; П-БП придонные и батипелагические; БП-ИЗ — батипелагические-интерзональные креветки)

Fig. 57. Shrimp role in food of fish's different life forms.

A - fishes of different ecological groups: 1 bottom; 2 - demersal; 3 — demersal-pelagic; 4 - pelagic.

B - fishes of different depth zones: 1 - shelf; 2 — edge of shelf; 3

- slope (shrimps life forms: ЗУ — bed or inhabit under the shelter; ЭД — epibenthos bottom; П-БП — demersal and bathypelagic; БП-ИЗ - bathypelagic - inter-zonal shrimps)

преобладать эуфаузииды (как, впрочем, и у доминирующих в этом таксоцено видов), то есть они связаны как с детритной, так и с пастбищной пищевыми цепями.

Несмотря на кажущуюся несхожесть отношений между рыбами и креветками кромки шельфа и собственно шельфа, налицо общая закономерность: и там, и там доминирующие виды таксоценов креветок не оказались таковыми среди креветок — жертв рыб.

Общий характер взаимоотношений между популяциями рыб и креветок, который просматривается в корреляции между количеством видов креветок в питании одного вида рыб и количеством видов рыб, потребляющих данное количество видов креветок, в какой-то степени аппроксимируется упоминавшейся выше так называемой «вогнутой кривой систематиков» Уиллиса. Наиболее полный обзор толкований подобного рода связи дан Заренковым (1988). Он, в частности, указывает на широкое распространение зависимостей такого рода не только в систематике, но и в экологии, фаунистике и флористике, а также упоминает о стохастическом характере этой закономерности. О стохастическом характере взаимодействий, в результате которых возникает связь, аппроксимируемая кривой, приближающейся к гиперболе, пишет и Пианка (1981). Это дало основание нам для следующего рассуждения.

Вся совокупность видов рыб и креветок, взаимодействующих между собой в трофических сетях, может быть представлена в виде двух множеств, состоящих из достаточно большого количества подмножеств (популяций отдельных видов). В качестве модели можно взять два одинаковых листа бумаги (два «множества»), на которые случайным способом нанесено достаточно большое количество точек (на один лист, например, красных, а на другой — черных («подмножества» отдельных видов)). Теперь следует наложить эти листы друг на друга и посмотреть на просвет. Это позволит оценить распределение частоты определенных расстояний между соседними красными и черными точками (как модель взаимодействия между отдельными видами рыб и креветок). Окажется, что чаще всего будет встречаться минимальная степень «взаимодействия», и лишь в единичных случаях точки, изображающие эти подмножества, при наложении совпадут друг с другом.

Эта аналогия позволяет предположить, что трофические связи рыб и креветок реализуются, как правило, в процессе случайных встреч хищника и жертвы, а не целевого поиска. Возможно, это справедливо даже для тех видов рыб, для которых креветки — главная пища. В целом эта закономерность представляет собою вероятность контактов определенной степени между популяциями конкретных видов рыб и креветок. Если это так, то отмеченные выше закономерности изменения роли креветок, относящихся к разным жизненным формам и таксоценам разных глубин, в пище у рыб характеризуют изменение их доступности хищнику.

О роли детрита в питании креветок

Роль любого из пищевых объектов питания креветок заслуживает особого внимания и специального анализа. Однако детрит занимает особое место среди других трофических ресурсов гидробионтов.

Детрит — сложный комплекс из мертвого органического вещества, взвешенного в толще воды в виде частиц различного размера или отлагающегося на дно водоема, и живущих на нем микроорганизмов (Сущеня, 1963; Финенко, 1971; Остапеня, 1979; Соколова, 1986; Wallace et al., 1999; Roberts et al., 2000). Прямо или косвенно детрит принимает участие практически во всех процессах, протекающих в океане (Остапеня, 1979). Источники детрита в море вполне определены (Парсонс и др., 1982). Он представлен остатками морских животных и их фекалиями (автохтонный материал), а также принесен в океан извне (аллохтонный материал) (Сущеня, 1963; Lesel, 1980; Roberts et al., 2000). Пищевая ценность детрита зависит в первую очередь от времени его существования и, как следствие, от глубины, на которой он находится (Виноградов, 1968).

В нашей работе о питании креветок западноафриканских вод (Буруковский, 1985), в которой были представлены характеристики состава пищи 48 креветок разной таксономической принадлежности, детрит в составе пищевых комков был встречен у 30 видов. Из 18 оставшихся видов 13 — облигатно-пелагические формы. Еще у двух донных видов тогда мы смогли исследовать лишь по одному желудку. Словом, у подавляющего большинства донных и придонных видов креветок западноафриканских вод детрит в тех или иных количествах присутствовал в пище.

В данной работе нами были исследовано питание 115 видов креветок, многие из которых обитают далеко за пределами Западной Африки, в том числе и в других климатических зонах.

В зависимости от их отношения к детриту эти креветки могут быть подразделены на следующие три крупные группы: 1. Креветки, у которых детрит в питании не встречен вообще.

2. Виды, у которых наличие или отсутствие детрита в пищевых комках вызывает у нас сомнение.

3. Креветки, у которых детрит встречается в питании в том или ином количестве и с той или иной частотой.

В первую группу (37 видов) входят исключительно облигатно-пелагические формы, которые практически не имеют контакта с дном. Однако выше в двух случаях мы описывали факты, когда над абиссалью у батипелагических креветок детрит в желудках не встречался, а у этого же вида, пойманного над материковым склоном, он, хоть и в небольших количествах и очень редко, был обнаружен (см. выше у *Acanthephyra pelagica* и *Systellaspis debilis*, а также Буруковский, 1988). Детрит встречен еще у двух батипелагических по происхождению креветок — *A. eximia* и *A. fimbriata*, которые обитают в средней и нижней части склона и явно тяготеют к придонному образу жизни. Если первые два, вероятно, захватывают детрит случайно, в процессе охоты на добычу у дна, которое оказывается в пределах их диапазона вертикального распространения, то у вторых он, видимо, появляется закономерно вместе с донными фораминиферами в результате охоты на придонные жертвы (рыбу). Мы все же считаем, что это исключение, подтверждающее общее правило. Можно утверждать, что в питании пелагических креветок — членов пастбищной трофической сети, детрит играет исчезающе малую роль. Эти виды входят в свои трофические цепочки в качестве консументов II-IV уровней.

В группу видов, роль детрита в пище которых мы условно считаем сомнительной (13 видов), попали донные креветки. Объем исследованного материала по этим видам у нас был или очень мал, или же это креветки, которых мы изучали на первых этапах нашей работы в конце 60-х - начале 70-х годов. В то время мы недооценивали роль детрита в питании креветок и не учитывали те немногие их количества, которые попадались нам в некоторых желудках. Это прежде всего креветки *Farfantepenaeus notialis*, *F. subtilis*, *F. brasiliensis*, *Melicertus kerathurus*, *Solenocera membranacea* и *S. africana*. Единственным оправданием может послужить, что мы в то время были не одиноки. Ту же самую ошибку совершили Lagardere (1972, 1973, 1976, 1977), Maurin, Carries (1968), Беренбойм (1981, 1992). Недооценка роли детрита нами базируется на том, что мы начинали исследование питания креветок с представителей рода *Penaeus sensu lato*. В питании этих видов детрит действительно играет очень малую роль. Что такое детрит и чем он отличается от полупереваренных остатков пищи, мы поняли, когда столкнулись с настоящими детритофагами из рода *Nematocarcinus*. Когда детрит заполняет желудок целиком или составляет существенную часть полного желудка, перепутать его с полупереваренными остатками каких-то конкретных жертв невозможно. Исходя из этого, мы предположили, по аналогии с другими донными пенеидами шельфа, исследованными позже, что детрит у перечисленных выше видов, вероятно, есть. Но должен иметь более чем второстепенное значение. Исходя из этого, мы считаем, что «сомнительные» виды можно отнести к

креветкам, имеющим детрит в пищевых комках, но встречаться там он должен нечасто и в незначительных количествах.

Также можно разделить на группы 78 видов креветок, у которых детрит более или менее регулярно встречается в желудках.

В первую входят креветки, у которых детрит время от времени встречается в полных или полупустых желудках, но в полных желудках его количество никогда не достигает 10% от объема реального пищевого комка (38 видов креветок). Можно считать, что для этих шельфовых донных и в меньшей степени придонных видов верхней части материкового склона детрит не служит объектом питания, а захватывается в процессе добывания пищи вместе с другими несъедобными компонентами пищевого комка (песчинки, спикулы губок и т.п.). Поскольку среди этих креветок имеются виды, у которых исследовано небольшое количество особей, вполне возможно, что при обработке большего объема материалов они могут перейти в другую категорию.

Ко второй группе относятся креветки (14 видов), у которых частота встречаемости детрита в желудках не превышает 30-35%, как правило, он попадает в два-три раза реже. В виртуальном пищевом комке доля детрита варьирует от 0,1 до 5,7%. К этой категории креветок прежде всего относятся зарывающиеся, эпибентосные и придонные пенеидные креветки шельфа, его кромки и верхней части материкового склона.

В третью группу (22 вида) включены креветки, у которых детрит занимает от 16,3 до 43,8, в основном 21-35% от объема виртуального пищевого комка. Благодаря этому он выходит у них на одно из ведущих мест среди других объектов питания. У всех этих видов детрит в желудках встречался не сам по себе, а оказывался вместилищем попутного несъедобного материала (песчинки, спикулы губок, фораминиферы — у *P. borealis*; последние, возможно, у других видов могут играть какую-то ограниченную роль в питании), а также остатков погибших животных в разной степени их разрушения. Но наряду с ним постоянно или же эпизодически и спорадически в питании присутствуют и трупы животных, и жертвы, съеденные живыми. К этой группе относятся эпибентосные пенеидные, но в основном каридные креветки кромки шельфа и самой верхней части материкового склона.

И, наконец, последняя группа креветок из пяти видов объединяет облигатных детритофагов. Это представители семейства *Nematocarcinidae* и *Palaemon elegans* из Вислинского залива. Первые — обитатели материкового склона, а последний — верхнешельфовый вид средиземноморского происхождения, недавний вселенец в залив. Он успешно использует свободную экологическую нишу: остатки растительного происхождения на разных этапах их превращения в детрит.

Итак, существуют две группы креветок, у которых наличие детрита в составе пищи обязательно. По способу добывания пищи это хищники-оппортунисты или облигатные детритофаги (Буруковский, 1985, 1992, 1993; Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, Потютко, 2001; Буруковский, Трунова, 2007).

У некоторых из них, материал по которым оказался более представительным, кроме определения частоты встречаемости и доли детрита в виртуальном пищевом комке, нами сделана попытка описать онтогенетическую изменчивость его потребления. Это *Nematocarcinus africanus* (семейство *Nematocarcinidae*), *P. borealis*, *Parapandalus narval*, *Plesionika heterocarpus*, *P. martia*, *P. carinata*, *P. acanthonotus*, *P. edwardsii* (семейство *Pandalidae*), *Crangon crangon* (семейство *Crangonidae*), *P. elegans* (семейство *Palaemonidae*). Первый вид — облигатный детритофаг, обитатель верхней части материкового склона. *P. borealis* — бореально-арктический, вид, тяготеющий к верхней части материкового склона, а прочие представители семейства — субтропические и тропические виды, хищники-оппортунисты, обитатели кромки шельфа. *P. elegans* — средиземноморский по происхождению вид, недавний вселенец в Балтийское море, обитатель Вислинского залива, где питается детритом растительного происхождения. Наконец, *C. crangon* — бореально-арктический

вид, обитатель сублиторали (Буруковский, 1985, 1992, 1993; Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, Потютко, 2001, Буруковский, Трунова, 2007, а также см. выше, соответствующие разделы).

При попытке сравнения онтогенетической изменчивости частоты встречаемости и роли детрита в виртуальном пищевом комке у этих креветок мы столкнулись с некоторыми трудностями. Креветки заметно отличаются по размерам. Поэтому даже при сравнимом объеме материала совместить данные по 11 видам на одном графике практически невозможно. Кроме того, сильно отличается и объем исследованного материала по отдельным видам, в результате этого данные по онтогенетической изменчивости частоты встречаемости мы имеем для 10 видов (к сожалению, для *Nematocarcinus africanus* эти данные оказались утраченными), а доле в виртуальном пищевом комке — для 8 видов. Но даже не это главное в данном случае. Из-за небольшого объема материала величина отрезка онтогенеза (в качестве его выступает диапазон размеров тела), принимаемого за классовый промежуток для каждого вида, вынужденно варьирует. У *C. crangon*, например, мы смогли разделить доступную нам для исследования часть онтогенеза креветки на 7 отрезков с «шагом» 1 мм длины карапакса, а у *PL acanthonotus* — лишь на 3, каждый с «шагом» 3 мм длины карапакса. И, наконец, у части креветок во время биологического анализа измеряли длину тела, тогда как у большинства — длину карапакса.

Для того чтобы оценить если не относительные величины, то хотя бы тенденции их изменений, мы решили сделать следующее допущение, которое базируется на том, что вне зависимости от размеров особей разных видов и длительности их онтогенеза, последний служит некой общей для всех живых организмов абсолютной единицей. Можно предположить, что все онтогенезы сравнимы друг с другом независимо от длительности каждого из них. Поэтому ось абсцисс мы приняли равной некоему виртуальному онтогенезу и материалы каждого вида наносились на график с той дробностью, какая имелаась в нашем распоряжении для данного вида. Приведенные ниже результаты показали, что наше допущение было вполне приемлемым.

Частота встречаемости детрита в пище рассматриваемых ниже видов креветок варьировала от примерно 40 (или чуть меньше) до почти 100%. Ни у одного из них она не оставалась неизменной в течение онтогенеза. Для удобства анализа мы условно разделили эти 10 видов креветок на две группы по чисто внешним признакам для упрощения поиска сходства и различий между кривыми. Это позволило нам выделить следующие типы динамики частоты встречаемости детрита в питании данных креветок.

1. Частота встречаемости детрита на протяжении первых двух третей онтогенеза очень высокая (80-100%), а потом у самых крупных особей уменьшается от полутора до почти двух раз (*Palaemon elegans*, *Parapandalus narval*; рис. 58, 4, 5).

2. Частота встречаемости детрита на ранних этапах онтогенеза относительно невелика (40-60%), затем она возрастает в полтора-два раза и опять уменьшается в большей или меньшей степени у самых крупных особей (*C. crangon*, *PL martis*, *PL heterocarpus*; рис. 58, 1, 2, 6).

3. Частота встречаемости детрита на ранних этапах онтогенеза наибольшая, потом сразу падает в полтора раза, а затем остается практически неизменной, или опять возрастает у самых крупных особей. Причиной последнего может быть малое количество исследованных особей у данного вида (*PL edwardsii*, *Pandalus borealis*, *Heterocarpus sibogae*; рис. 59, 7, 9, 10).

4. Частота встречаемости наименьшая у молодежи, неуклонно возрастает с увеличением размеров креветки (*PL acanthonotus*, *PL carinata* (рис. 59, 8, 11).

Можно констатировать, что налицо практически все возможные варианты динамики частоты встречаемости детрита в онтогенезе креветок.

Совершенно иная картина возникает при рассмотрении изменений доли детрита в виртуальных пищевых комках (рис. 60). Независимо от того, какой была частота встречае-

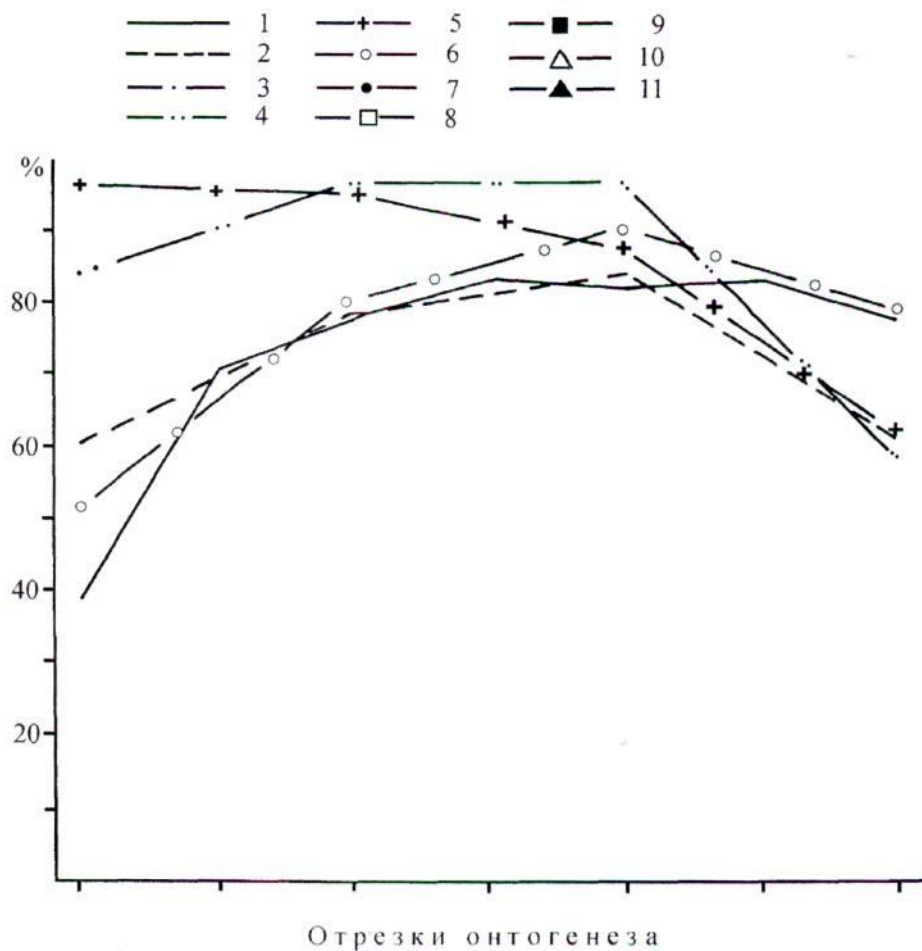


Рис. 58, Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости детрита у креветок (обозначения см. на рис. 59)

Fig. 58. Ontogenetic variability of detritus frequency in shrimp's food (symbols are same as in fig. 59)

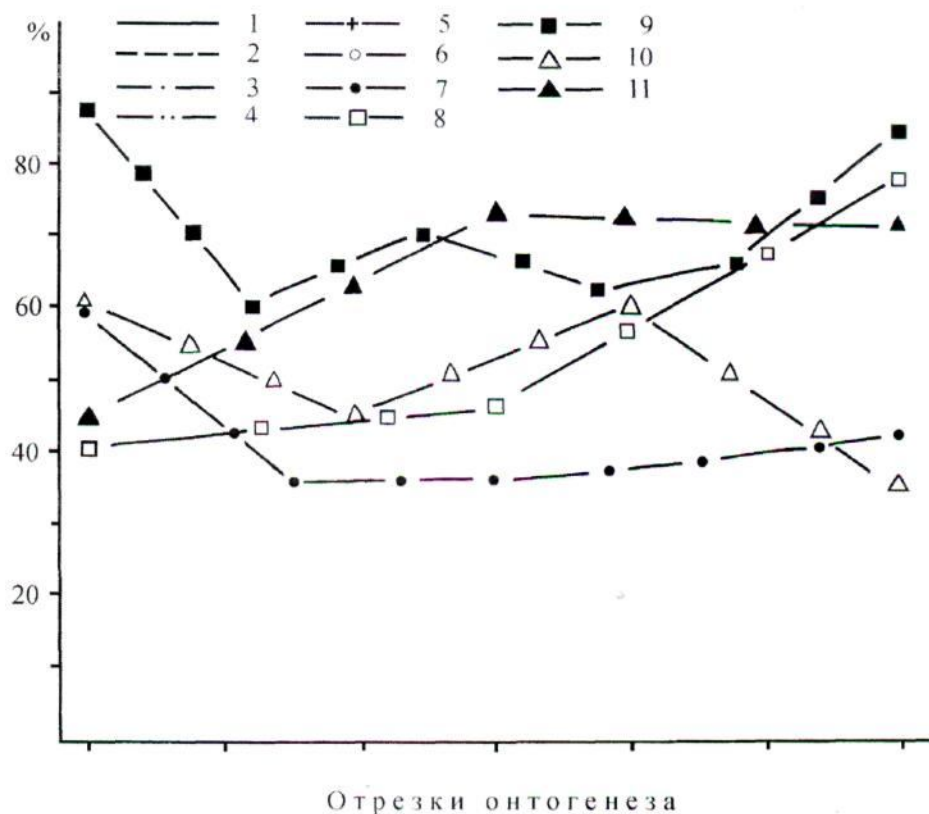


Рис. 59. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости детрита у креветок: 1 — *Crangon crangon*; 2 — *Plesionika mada*; 3 — *Nematocarcinus africanus*; 4 — *Parapandalus narvai*, 5 — *Palaemon elegans*; 6 — *PL heterocarpus*; 7 — *Pandalus borealis*; 8 — *PL acanthonotus*; 9 — *PL edwardsii*; 10 — *Heterocarpus sibogae*; 11 — *PL carinala*

Fig. 59. Ontogenetic variability of detritus frequency in shrimp's food:
 1 - *Crangon crangon*; 2 - *Plesionika martia*; 3 - *Nematocarcinus africanus*; 4 - *Parapandalus narvai*; 5 - *Palaemon elegans*; 6 - *PL heterocarpus*; 7 - *Pandalus borealis*; 8 - *PL acanthonotus*; 9 - *PL edwardsii*; 10 - *Heterocarpus sibogae*; 11 - *PL carinata*

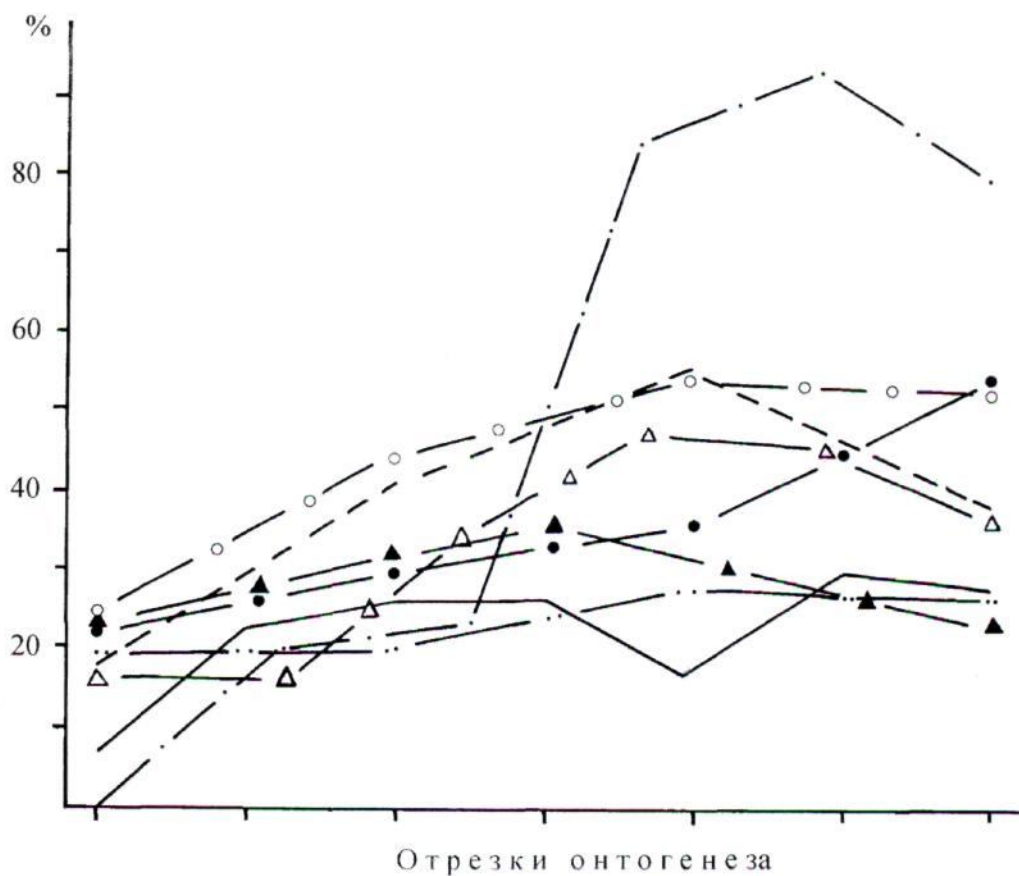


Рис. 60. Онтогенетическая изменчивость доли детрита в виртуальном пищевом комке креветок (обозначения, как на рис. 59)

Fig. 60. Ontogenetic variability of detritus in the volume of virtual food lump (symbols are same as in fig. 59)

мости детрита в желудках у молоди креветок, его роль в объеме виртуального комка у самых мелких креветок минимальна, варьируя у разных видов от почти полного отсутствия до 25% объема. А затем наблюдаются всего два сценария: или доля детрита в объеме реконструированного пищевого комка неуклонно возрастает не менее чем в два раза, вплоть до перехода исключительно на детритофагию (*Pl. heterocarpus* — более 50, а у *Nematocarcinus africanus* — до 90% объема пищевого комка), или возрастание доли детрита сопровождается уменьшением частоты его встречаемости у самых крупных особей (ярче всего выражено у *Pandalus borealis*, менее, но достаточно явно у *Parapandalus narval*). Это говорит о том, что креветки, хоть и реже питаются детритом, но потребляют его большими порциями.

Следовательно, доля детрита в питании тех креветок, у которых он играет существенную роль в питании, с увеличением размеров тела, то есть фактически с возрастом, возрастает несмотря на то, что для многих этих видов характерен одновременный переход на питание более разнообразной пищей, в том числе более подвижной (см. выше). У большинства этих видов детрит приходит на смену ракообразным, как правило, каким-нибудь пелагическим или придонно-пелагическим формам (эуфаузииды, креветки), рыбе или остаткам мертвых животных.

К сожалению, полученные нами в процессе сравнительного анализа роли детрита в питании креветок результаты не позволяют ответить на главные вопросы, связанные с этим. Чтобы понять по-настоящему роль детрита в питании креветок, необходимо ответить на них ответить. Среди них следующие: 1. Почему детрит играет столь малую роль у большинства креветок шельфа? 2. Почему большинство описанных нами хищников-оппортунистов, у которых детрит в пище представлен наравне с трупами и фрагментами животных, съеденных живыми, тяготеют к нижней части шельфа и его кромке? 3. Почему облигатные детритофаги обитают на материковом склоне?

И, наконец: 4. Почему консорции креветок, видами-эдификаторами которых выступают креветки-детритофаги, а консортами — крупные хищные придонные креветки семейства *Aristeidae*, возникают только в районах с терригенным осадкообразованием и именно на глубинах 400-700 м? Почему этот вариант трофических связей здесь оказывается экологически более выгодным, чем другие?

Последний вопрос тем более важен, что данная экологическая структура складывается во всех тех районах тропиков и субтропиков, где существует достаточно хорошо выраженное терригенное осадкообразование, независимо от истории формирования фауны региона, а лишь в зависимости от глубины обитания таксоцена (Буруковский, 1978; 1981).

Несомненно, это следствие того, что именно абиотические факторы (в данном конкретном случае — вынос в море терригенного материала) определяют направление эволюции экосистемы (Несис, 1965), а также, вероятно, следствие правила, по которому трофическая структура донных сообществ зависит от условий осадконакопления (Соколова, 1986; Нейман, 1971). Подчинение наших объектов этому правилу объясняется общностью источников энергии, так как под сообществами бентоса за пределами фотической зоны понимают практически лишь совокупности потребителей детрита (Несис, 1977; Соколова, 1986).

Замыкание консорции креветок на детритную пищевую цепь говорит о том, что значение терригенного осадконакопления в образовании данной трофической структуры таксоцена и в возникновении консорции тоже определяется выносом в море детрита. Я.А. Бирштейн и М.Е. Виноградов (1971) показали, что общее количество органического вещества от шельфа к абиссали меняется всего в 2-3 раза, однако доля остаточных и стабильных гуминовых веществ возрастает от 55% на глубинах 300-400 м до 90% в абиссали. Следовательно, пищевая ценность органического вещества в осадках с глубиной уменьша-

ется. На некоторых стадиях его существования трофическая ценность детрита может превышать пищевые качества фитопланктона и других видов живой пищи (Павлютин, 1979). Видимо, поэтому микроорганизмы предпочитают в океанских осадках использовать «свежее» вещество и наиболее обильная микрофлора сосредоточена в самом поверхностном — пограничном — слое грунта. Наиболее высоким содержанием органического углерода отличаются бескарбонатные терригенные осадки (Бордовский, 1974; Brunetti, 1981). Установлено, что биомасса бактерий не зависит от интенсивности выедания потому, что они слишком быстро размножаются (Levinton, Bianchi, 1981).

Связь между детритом, отлагающимся на дно в районах с терригенным осадкообразованием, и трофической структурой таксоценов креветок не однозначна. В противном случае не существовала бы закономерность, по которой экологическая (и как часть ее — трофическая) структура определяется, прежде всего, глубиной обитания таксоцена (Буруковский, 1981). Она не зависит от типа осадкообразования. От последнего зависит только форма реализации этого правила (Буруковский, 1987).

Независимо от типа осадконакопления в каждом конкретном районе в пище руководящих видов креветок тропических и субтропических шельфов (*Penaeus sensu lato* spp.) детрит играет незначительную роль (Буруковский, 1985, а также см. выше), а известная приуроченность промысловых скоплений креветок шельфа к илистым пятнам в приустьевых участках рек или вблизи солоноватоводных лагун определяется их гетеротопностью (молодь этих креветок обитает в эстуариях и лагунах) и зарывающимся образом жизни. Бренфорд (Branford, 1981, 1981a), изучавший распределение креветок шельфа Судана в зависимости от грунта, отметил, с одной стороны, что общее обилие креветок, обитающих у дна, возрастало с увеличением тонкой фракции в осадках и с увеличением там содержания органического углерода, а с другой — что распределение двух видов креветок из рода *Penaeus* (руководящих видов этого таксоцена) зависит от гранулометрического состава грунта, но не от содержания органического углерода в нем. Это заставляет сделать вывод: для креветок *Penaeus sensu lato*, самых массовых видов креветок в районах с терригенным осадкообразованием тропиков, имеет значение не детрит, выносимый реками, а условия зарывания их в грунт. Примерно то же самое по отношению к двустворчатым моллюскам наблюдали в Чезапикском заливе Хайнс и Комтойс (Hine, Comtois, 1985).

Связь между общим обилием креветок и содержанием органического углерода, вероятно, опосредована через бентос, которым питаются креветки, а бентос шельфа трофически зависит в первую очередь от местного фитопланктона, а не фитобентоса и берегового стока (Беклемишев, 1976). В конечном итоге малая зависимость трофической структуры верхней части шельфа от источника поступления осадка определяется, видимо, избытком пищи (даже в районах летнего апвеллинга, где практически отсутствует терригенное осадконакопление, сохраняется преобладание по биомассе зарывающихся креветок, питающихся инфауной, хищников-собирателей: Буруковский, 1987). Поэтому возникает и такой мало специализированный тип охоты у хищных креветок, как собирательство.

Вероятно, поэтому можно считать исключениями, подтверждающими общее правило, таких потребителей детрита, как сублиторальные *Palaemon elegans* и *Crangon crangon*. Первый — типичный хищник-оппортунист, питающийся в море самыми различными животными, растительными остатками (как другие палемониды и вообще верхнешельфовые креветки) и детритом, а в Вислинском заливе поневоле перешедший на почти чистую детритофагию. Второй — преимущественно хищник-собиратель, для которого детрит, как было показано нами (в виде подтверждения предположения Плагмана — см. соотв. раздел), — дополнительный кормовой ресурс, появляющийся в результате «неаккуратного питания». Кстати, у креветок этого вида, собранных на глубине полметра у Балтийской косы, в питании детрита практически не было (см. выше). И это неудивительно: здесь креветка обитает на чистом песчано-гравийном грунте.

Судя по изменениям трофической структуры таксоценов креветок в зависимости от типа осадконакопления, роль органического вещества грунтов в питании креветок, то есть связь с детритной пищевой цепью, начинает сказываться в нижней части шельфа, которая расположена вблизи нижней части продуцирующей зоны. Донные животные этих глубин связаны с пастбищной пищевой цепью «сильными взаимодействиями» (Несис, 1977), то есть отношениями хищник — жертва, через мигрирующих ко дну животных. Об этом говорит значение в пище креветок остатков пелагических животных, их личинок (филосом, эвдоксий сифонофор и т.п. — см., например, выше питание *Parapandalus narval*). Но в их пище уже появляется детрит в довольно значительных количествах (см. выше, а также Буруковский, 1985). Эта пограничная зона между нижней частью шельфа и его кромкой производит впечатление переходной. Она находится у нижней границы продуцирующей зоны, где происходит наибольшая убыль органического вещества (Бордовский, 1964). Величина потока детрита на нижней границе зоны (примерно 125 м) составляет 22% первичной продукции (Цейтлин, 1981), а доля органического вещества от продуцируемого в экваториальной зоне (а большая часть наших материалов собрана в тропической и субтропической климатических зонах) на глубине 150 м — 13% (Кнауэр, Мартин, 1980). Для этой глубинной зоны характерны несколько более жесткие грунты, чем в прибрежной части (Лушин, 1965), а также меньшее содержание в них органических веществ (Гершанович и др., 1974).

В условиях развитого терригенного осадкообразования у берегов Западной Африки доминирует *Parapenaeus longirostris* — хищник-собираатель, зарывающаяся креветка, у которой детрит не играет заметной роли в пище, но зато хорошо выражена некрофагия. Там, где терригенное осадкообразование отсутствует, начинают доминировать (никогда не создавая таких биомасс, как предыдущий вид) такие хищники-оппортунисты, как *Plesionika heterocarpus* или *Parapandalus narval*. Как правило, это сопровождается общим уменьшением частоты встречаемости креветок и возрастанием числа участков, где они образуют одновидовые поселения. Молодь обоих видов связана с пастбищной пищевой сетью через эуфаузиид, нектофоры сифонофор и других макропланктонных животных (см. выше, а также Буруковский, 19926). В то же время у *P. narval* намечается переход от питания преимущественно детритом на меньших глубинах к хищничеству — на больших, с заметной долей креветок в диете; детрит усваивается лучше растительной пищи, но хуже животной, а усвояемость пищи беспозвоночными в онтогенезе меняется: у молодежи она выше, чем у взрослых, от 1,5 до 3 раз (Цихон-Луканина, Солдатова, 1973).

Верхняя часть материкового склона в диапазоне глубин 400-700 м почти не связана напрямую с фотической зоной. Попадание основных биомассообразующих элементов этой зоны на дно практически исключено. Клетки фитопланктона, содержащие плазму, глубже 400-500 м обычно не встречаются. Лишь 10-15% раковин найденных здесь приповерхностных птеропод содержат остатки органического вещества (Бордовский, 1964). Заметно уменьшается биомасса планктона: в слое 0-500 м содержится 51-69% от биомассы всего планктона, а в слое 500-4000 м — 48-30% (Виноградов, 1968). Особенно резко падает доля фильтраторов (фитофаги и детритофаги) — более чем в 4 раза между глубинами 500-700 и 750-1000 м (Виноградов, 1967, 1968). Так же резко и закономерно убывает с глубиной и число сапрофитных бактерий. Их количество в воде снижается в десятки раз на глубине 300-400 м (Сорокин, 1962).

В Северной Атлантике количество детрита в слое 500-600 м уменьшается почти в 4 раза по сравнению со слоем 400-500 м, составляя примерно Vg от его количества на поверхности (Кгеу, 1961, 1964). В районе Японии максимальная величина потока взвеси, среди которой преобладали фекальные комочки (более 90%), резко снижается между 250 и 400 м (более чем в 10 раз) (Sasaki, Nishizawa, 1981). То же самое указывает Кнауэр и Мартин (1980) для района Калифорнии.

Глубины 400-700 м оказываются своеобразной пограничной зоной, в которой резко падает доля органического вещества в толще воды, достигает минимума содержание органического азота, а отношение углерода к азоту максимально, что говорит об уменьшении доли белковоподобных веществ по сравнению с неусвояемыми углеводородами. Здесь же достигается минимума и общий поток фекалий (Кнауэр, Мартин, 1980). Следовательно, возникает своеобразный градиент, достаточно стабильный для того, чтобы служить экологическим фактором (Мончадский, 1962). По аналогии с другими факторами среды мы его назвали «трофоградиентом» или «трофоклином» (Буруковский, 1989а). Там, где наблюдаются интенсивные подъемы глубинных вод, органическое вещество, падающее сверху, проникает на большие глубины благодаря бурной вспышке жизни (более чем до глубин 1000 м) (Сапожников, 1975; Roberts et al., 2000). Однако в зонах апвеллинга Западной Сахары или Намибии не образуются консорции, видами-эдификаторами которых выступают креветки-детритофаги, несмотря на высокую продуктивность фотической зоны. На материковом склоне, напротив, донные отложения на 60% представлены илами (Гершанович, Котенев, 1981). Наиболее высокие содержания органического углерода в илах найдены на глубинах 500-1000 м (Емельянов, 1981). Органический углерод попадает сюда как составная часть речной взвеси, более 90% которой осаждается вблизи берегов (Лисицин, 1977, 1978), а относительное содержание детрита в реках заметно выше содержания живой биомассы (Остапеня, 1979). Пищевая ценность детрита, средняя между ценностью животной и растительной пищи (Цихон-Луканина, Солдатова, 1973), дополняется бактериями, образующими комплексы с его частицами. Особенно обильны они на поверхности морского дна; степень их обилия тоже связана с речным стоком (Бордовский, 1964).

Изучение бактериальной флоры у берегов Западной Африки на глубинах 200-4500 м в районе от Мавритании до Южного Сенегала, где наблюдаются оба типа осадкообразования: обильное терригенное — на юге и биогенное — в районе Мавритании (Bensoussan, 1979, Bensoussan et al., 1979), показало, что влияние речного стока проявляется в образовании высоких концентраций бактериального населения. Это влияние уменьшается с глубиной. Существуют хорошо выраженные таксономические различия между микрофлорой толщи воды и отложений, а также между старыми и новыми отложениями. В зоне апвеллинга у Мавритании популяции бактерий невелики по размерам, тогда как в районе южнее Дакара (зона действия речного стока рек Казаманс и Жеба) бактерии процветают.

В верхней части материкового склона складывается следующая ситуация: 1) поступление автохтонного материала с поверхности воды в любой его форме минимально, и он находится в наименее усвояемой форме; 2) поступление аллохтонного детрита терригенного происхождения в гумидных зонах вблизи устьев рек обеспечивает относительно высокий уровень накопления органических веществ на глубинах 500-700 м, дополненный повышенным развитием бактериальной флоры.

Хищные виды (рыбы, кальмары, многие креветки) вынуждены отрывать от грунта, переходить к добыванию пищи в толще воды, охотясь на интерзональных животных, регулярно поднимающихся в эвфотическую зону (Виноградов, 1968). Другие, например креветки рода *Nematocarcinus*, достигают высокого уровня специализации именно в приспособлении к потреблению детритно-бактериальных комплексов с поверхности грунта (Буруковский, 2007). На промежуточной ступени оказались глубоководные представители рода *Plesionika*. Эти хищники-оппортунисты, доминирующие в нижней части шельфа и на его кромке, еще сохраняют связь как с пастбищной трофической цепью, в то же время становясь членами детритной пищевой цепи. В их питании члены пастбищной пищевой цепи занимают весьма важное место хотя бы в первой половине онтогенеза.

Одновременно такие виды, как *P. martia*, *P. carinata*, обитающие преимущественно в верхней части материкового склона Западной Африки, оказываются заместителями *Netmatocarcinus africanus* в районах с терригенным осадкообразованием.

Креветки, утилизирующие аллохтонный детрит, составили основу консорции креветок (рис. 61). У них, видимо, не оказалось достойных конкурентов среди других групп донных животных, например рыб, большая часть которых преадаптирована к придонно-пелагическому образу жизни. Это позволило детритофагам продуцировать достаточно большие биомассы, позволяющие возникнуть на их основе сообществу типа консорции, в которой роль консортов-регуляторов численности играют тоже креветки — крупные придонные хищники.

Наличие консорции определяется наличием вида-эдификатора и вполне логично, что на глубинах, лежащих ниже границы батиметрического распределения *N. africanus*, консорция исчезает. Единственная причина этого — уменьшение доли доступной для усвоения креветкой органики в детрите. Абсолютная масса органического углерода от глубины 500 к 1000 м падает вдвое (Лисицин, Виноградов, 1982). Вследствие этого бывшие консорты переходят на питание пелагическими животными, совершающими большие вертикальные миграции, то есть из детритной переходят в пастбищную пищевую цепь. Значит, эти виды в течение жизни дважды перемещаются в разные трофические цепи. Креветки семейства Aristeidae, к которым относятся виды-консорты, имеют пелагическую личинку, с дном никак не связанную и являющуюся членом пастбищной пищевой цепи. Молодь и взрослые обитают у дна (Буруковский, 1978, 1981) и на глубинах 400-700 м питаются в первую очередь *N. africanus*, то есть оказываются членами детритной пищевой цепи. Наиболее крупные особи, уходящие на большие глубины, опять замыкаются на пастбищную пищевую цепь через батипелагические интерзональные виды.

Вероятно, существованием здесь стыка двух главных пищевых цепей Мирового океана и объясняется то, что именно эта глубинная зона является «осью симметрии» в изменении структуры таксоценов креветок (Буруковский, 1981; Буруковский, 1987).

Также не случайно совпадение нижней границы обитания консорции (около 700 м) с фаунистической границей между мезо- и батипелагиалью, поскольку и в том, и в другом случаях основным экологическим фактором, лимитирующим распространение многих видов животных, должен служить трофоклин.

Особую роль детрит играет в питании креветок рода *Nematocarcinus* (семейство Nematocarcinidae). Фактически это единственная таксономическая группа креветок, представленная преимущественно облигатными детритофагами.

Креветки семейства Nematocarcinidae — обитатели преимущественно материкового склона и отчасти абиссальной равнины. В состав семейства входят четыре рода, три из которых монотипические. Четвертый род — *Nematocarcinus*, напротив, очень богат видами (около 50). Это, как правило, креветки средних размеров, с длиной карапакса от 10-12 до 30-32 мм и общей длиной тела (от орбит до конца тельсона) от 5-6 до 13-14 см (Буруковский, 20036, 2004).

Nematocarcinus почти космополитический род, заселивший все океаны, кроме Северного Ледовитого, от Юго-Западной Ирландии (примерно 52° с.ш.—*N. exilis*) до 75° 10' ю.ш (*N. lanceopes* в море Уэддела). Северная граница обитания рода в Индийском океане определяется его побережьем. В Атлантическом океане *N. exilis* проникает на север значительно дальше всех других видов рода. В Тихом океане у его западных берегов виды рода не найдены севернее 35°1Г с.ш. (*N. tenuipes*), а в его центре и в Восточной Пацифике — севернее 28° с.ш. (*N. tenuipes*, *N. tenuirostris*, *N. gracilis* — у Гавайских о-вов и *N. faxoni* — в Восточной Пацифике). На юге граница ареала рода определяется материковым склоном Антарктиды, где циркумантарктически распространен *N. lanceopes* (Буруковский, 20036).

Лишь в одном водоеме, находящемся в указанных выше географических границах, представители рода не встречаются. Это Красное море. Для него вообще характерно наряду с высоким уровнем эндемизма выпадение многих глубоководных видов, обитающих в смежных районах. Это объясняют гидрологическими особенностями моря, в котором в результате гидротермальной деятельности на глубинах более 200 м установилась гомотер-

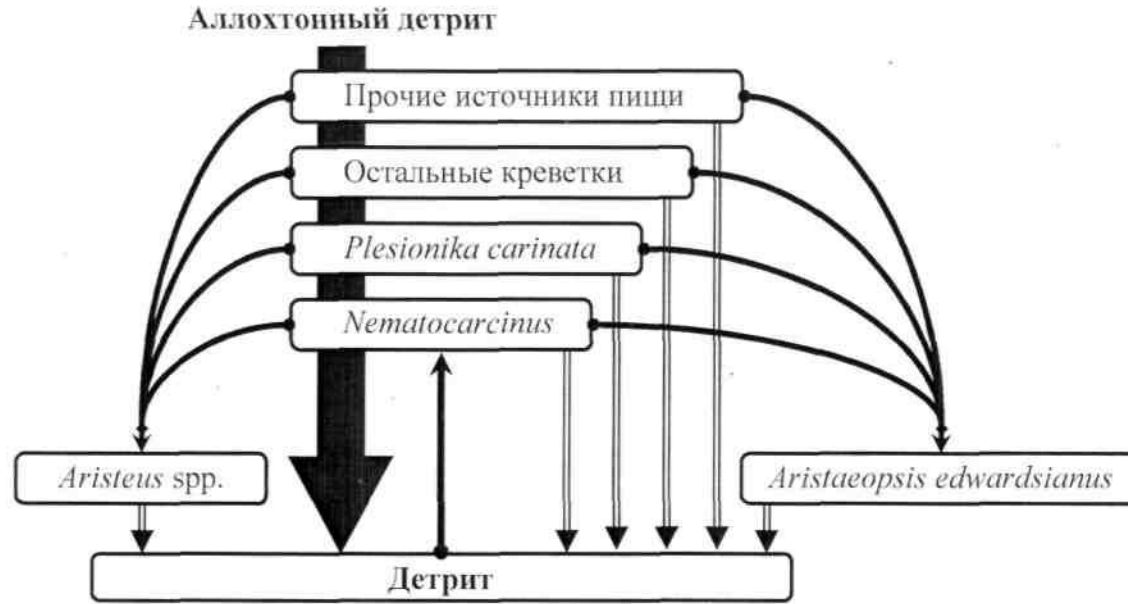


Рис. 61. Схема трофических связей в консорции вида-эдификатора *Nematocarcinus africanus*/

Fig. 61. Scheme of trophic relations in consortium of species-edificator *Nematocarcinus africanus*.)

мия с температурами воды 21,5-22°C, что привело к исчезновению ряда холодноводных представителей обычной глубоководной фауны (Tirkaу, 1996).

С другой стороны, Красное море целиком лежит в зоне аридного климата с практически отсутствующим береговым стоком. Следовательно, здесь должен наблюдаться дефицит аллохтонного детрита, который служит источником питания всем изученным в этом отношении видам рода (см. выше, соотв. раздел). Это может лимитировать распределение представителей рода в Красном море.

Из 51 известного сейчас вида 36 (70,6%) обитают в тропиках, 8 (15,7%) видов — северосубтропические, 4 (7,8%) — южно-субтропические, 2 (3,9%) — антибореальные и один вид (2,0%) — холодноводный антарктический. Для рода характерен один ярко выраженный центр видового разнообразия, который локализован в Индо-Вестпацифике и ограничен с севера Японией, с запада — границами Малайского архипелага, с юга — Новой Каледонией и с востока — границами Океании.

Креветки рода встречены на глубинах от 350 до 5477 м. Следовательно, род заселяет материковый склон (батиаль) от его верхней границы до переходной зоны к ложу океана, а некоторое число видов встречено и в верхней части абиссали (стратификация — по Виноградова, 1977; Briggs, 1987; Кафанов, Кудряшов, 2000). Небольшое число видов отмечено пока лишь на подводных возвышенностях или в батии островов (*N. romenskyi*, *N. pseudocursor*). Последнее время представителей рода, живущих на ложе океана, регулярно отмечают из подводных обитаемых аппаратов вблизи гидротермальных вентов и холодных сипов, но поимки их чрезвычайно редки (Martin, Haney, 2005).

Род можно грубо разделить на виды с короткими рострумами (достигает лишь до дистального конца стебелька антеннул или очень незначительно заходит за него), которые обитают преимущественно на глубинах меньше 1000 м, то есть в верхней части материкового склона. И, напротив, виды с рострумами, длина которых больше длины антеннулярного стебелька, как правило, обитают в нижней части материкового склона. Есть лишь несколько исключений. Это виды, обнаруженные на подводных возвышенностях (Дискавери — *N. romenskyi*, Китовый хребет — *N. sigmoides*), а также антарктический *N. lanceopes*. Данное явление — выход вида на меньшие глубины в районах подъема глубинных вод у островов и подводных возвышенностей — распространено достаточно широко. Явление подъема глубоководных видов в арктических водах на меньшие глубины также хорошо известно.

Все виды рода — обитатели тонких илистых грунтов. Это обусловило появление у них некоторых специфических адаптации. К ним относятся очень длинные 4-я и 5-я переоподы с видоизмененными проподусами и дактилусами, а также своеобразным усиленным ишиомеральным сочленением. Проподусы имеют расширенные дистальные концы с уплощенным терминальным краем, что превращает их в подобие подков, несут по краю венчик щетинок. Дактилусы, напротив, несколько редуцированы и имеют вид тонких шипов. Этот шиловидный дактилус вонзается в субстрат и фиксирует конечность на нем, а подковообразное расширение проподуса с венчиком щетинок не позволяют конечности проваливаться в илистый грунт.

Режущий отросток мандибул у креветок рода сильно развит и вогнут, образуя подобие черпака или ложки. Вероятно, это адаптация к способу добывания пищи (зачерпывания ила). Все изученные в этом отношении представители рода *Nematocarcinus* — облигатные детритофаги.

Среди представителей рода есть массовые виды. Как упоминалось выше, они — обитатели верхней части материкового склона, где в районах с сильно развитым терригенным седиментогенезом на глубинах 400-700 м образуют своеобразные сообщества — консорции, в которых они — виды-эдификаторы (составляют до 70% биомассы консорции), а консорты этих сообществ — тоже креветки: крупные промысловые виды из семейства Aristeidae, по своим трофическим характеристикам — нападающие хищники, креветкоеды

(см. выше, а также Буруковский, 1985, 1989, 2003, 2007а; Буруковский, Роменский, 1976, 1992; Буруковский и др., 1982).

Чтобы понять, почему виды этого рода столь широко распространены на материковом склоне и в абиссали Мирового океана, обратимся сначала к тому, что такое материковый склон как совокупность биотопов определенного типа.

Материковый склон — часть дна океана от края материковой отмели до его ложа. Он относительно крутой, с уклоном 3° и более, и расположен у внешнего края материковой отмели. На схемах материковый склон изображается в виде крутого обрыва, хотя на самом деле его средний уклон $4-7^\circ$ (Фэйрбридж, 1974; Леонтьев, 1982), то есть это огромная равнина, полого уходящая в глубины океана. Когда величина угла уклона достигает 10° , говорят о крутом материковом склоне.

Ширина материкового склона составляет обычно от 20 до 100 км (Фэйрбридж, 1974). Если принять для простоты подсчета за материковый склон дно океана между изобатами 200 и 2000 м, то его площадь по разным вариантам определения составляет 31,4–34,1 млн. кв. км (Леонтьев, 1982). Следовательно, он по своей величине, как минимум, не уступает шельфу (примерно 27 млн. кв. км.: Леонтьев, 1982). Это гигантские поверхности дна. Здесь сосредотачиваются огромные количества осадочного материала, в том числе органического вещества. Именно материковый склон и его подножье — место обитания креветок рода *Nematocarcinus* — служит главнымместищем всего осадочного материала океанского дна (Гершанович с соавт., 1974). В осадках материкового склона и подножья захоранивается органическое вещество, продуцируемое на поверхности океана над материковым склоном, хотя в большинстве районов океана оно успевает претерпеть деструкцию, не достигнув дна (см. выше, а также Буруковский, 1989а). Здесь же оседает небольшая часть органического вещества, образовавшегося в шельфовой зоне и вместе с тонкими частицами вынесенного за пределы шельфа. Наконец, в осадки материкового склона поступает существенная часть органического вещества, принесенного речным стоком (аллохтонный детрит— 18,5 млрд. т. в год: Гершанович с соавт., 1974; Леонтьев, 1982). Как было уже показано выше, именно терригенному осадкообразованию принадлежит ведущая роль в общей картине океанического седиментогенеза (Лисицин, 1974, 1978; Леонтьев, 1982). Это количество органики не распределяется равномерно по всей поверхности океана или даже материкового склона, а концентрируется в тех его районах, которые прилегают к участкам континента с мощным развитием речной сети, с реками, впадающими в океан в зонах с гумидным климатом и гумидным типом терригенного осадкообразования. Областей океана с глубинами более 3000 м достигает лишь 7,8% терригенного материала (Лисицин, 1974, 1978). Весь остальной материал откладывается вблизи устьев рек, его выносящих. Распределение органического вещества в грунтах вблизи устьев рек Сенегал, Каза-манс, Гамбия и Жебо (Западная Африка) прекрасно это иллюстрирует (Domain, 1978). Емельянов (1998), описывая потоки выноса терригенного материала рекой Амазонкой, указывает, что попадая в придонный слой, он практически минует слой фотосинтеза, не подвергается биофильтрации зоопланктоном, его не успевают отфильтровать донные фильтраторы, в результате чего поток жидкого ила с концентрацией взвеси более 10 г в литре воды уходит на материковый склон. Терригенный седиментогенез подчиняется климатической зональности. В результате этого больше половины всего терригенного материала поступает в океан оттуда, где наиболее интенсивен размыв суши. Это гумидные зоны тропиков (Лисицин, 1974). Здесь и скорости отложения, и абсолютные массы терригенного осадочного вещества намного больше, чем в аридных (Емельянов, 1981), где пояс терригенных осадков резко сужается, а местами прерывается (Лисицин, 1974). Все эти огромные пространства океанского дна можно отнести к вполне четко очерченной фации батиаля в полном соответствии с определением этого понятия («фация»... выражение единства условий (обстановки) осадкообразования и

возникающего под их воздействием осадка с определенным набором фациальных признаков»: Мурдмаа, 1979, с. 269). Это хорошо выраженный подводный ландшафт.

Здесь и обитает большинство представителей рода, имеющих короткий роstrum. Пример этого — Юго-Западная Африка, где в водах Анголы, на грунтах, отложенных рекой Конго, существуют плотные поселения *N. africanus* (Буруковский, Роменский, 1976, 1992), тянущиеся вдоль верхней части материкового склона на протяжении нескольких сотен километров. Именно в этих районах образуется неоднократно упоминавшаяся выше консорция, где уловы *N. africanus* достигают 100 кг за траление, а сопутствующих ему *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsianus* — 20-30 кг. На глубинах более 700 м органическое вещество детрита становится недоступным для *N. africanus*, так как количество белка в нем резко уменьшается, а остальная органика переходит в предельные углеводороды. В результате консорция исчезает, а креветки из семейства Aristeidae начинают охотиться на пелагические виды креветок и, следовательно, переходят в пастбищную пищевую цепь.

Однако это не объясняет существование видов рода, обитающих на ложе океана, которое аллохтонный детрит не достигает. Его органика используется на склоне или перерождается, становясь недоступной для потребления донными организмами. А органическое вещество, продуцируемое в эпипелагиали, или не достигает ложа, или же, если достигает в зонах очень высокой продуктивности (например, Северной Атлантике или в северной части Тихого океана), потребляется там голотуриями (Roberts et al., 2000). Вероятно, поэтому именно в данных районах океана креветки рода *Nematocarcinus* не встречаются вообще. Зато становится понятным тяготение абиссальных нематокарцинов к гидротермальным вентам. По личному сообщению С.В.Галкина (ИО РАН) их регулярное появление в зоне видимости подводного обитаемого аппарата — один из признаков приближения к гидротермальному оазису. В этих районах креветки располагаются на дне таким образом, чтобы иметь возможность черпать мандибулами детрит из поверхностного слоя грунта. Можно предположить, что представители этого склонового рода освоили абиссаль именно благодаря существованию там гидротермальных вентов. Последние — источник энергии для хемосинтезирующих бактерий, которые продуцируют органическое вещество, потребляемое многочисленными обитателями гидротермальных оазисов. Его неиспользованная часть, а также продукты метаболизма, выносимые за пределы оазиса и недоступные его обитателям, образуют геохимический ореол рассеяния вокруг него. А представители рода *Nematocarcinus* используют его в пищу. Если считать пищевую цепь, замкнутую на аллохтонный детрит материкового склона, детритной пищевой цепью первого рода, то эту можно назвать детритной пищевой цепью второго рода.

Абиссальные нематокарциносы — исключение, подтверждающее общее правило, потому что «специальность» креветок рода *Nematocarcinus* — потребление свежотложенного детрита, еще не захороненного в осадках, этого постоянно возобновляемого источника органического вещества. Именно адаптация к обитанию в таком биотопе и к питанию только таким детритом определила биологический успех столь специализированной группы. Она сумела заселить гигантские пространства материкового склона, где и концентрируется большая часть этого источника органики. И там, где образуются концентрации представителей рода, складываются своеобразные сообщества типа консорций, в состав которых входят крупные промысловые креветки верхней части материкового склона (Буруковский, 1989а, Буруковский с соавт., 1982). Освоение ими абиссали в тех местах, где существуют гидротермальные венты, было преадаптировано образом жизни *Nematocarcinus* на материковом склоне.

Можно предположить, что креветки рода *Nematocarcinus* — монополисты среди креветок в потреблении только что отложенного на материковом склоне детрита. Вернее, бактерий, обитающих в нем.

Литература

- Авилов И.К., Гершанович В.Е. Геоморфологические исследования в Южной Атлантике // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1967. № 4. С. 21-31.
- Арашкевич Е.Г. Трофические характеристики копепод разных глубин бореальных и тропических районов Тихого океана: Автореф. дисс. канд. биол. наук. М., 1970. ИОАН СССР. 23 с.
- Бархатов В.А. Распределение и экология эвфаузиид и пелагических десятиногих ракообразных в прибрежных водах Новой Зеландии. Владивосток. 1983. 61 с.
- Беклемишев В.К. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 1952. 698 с.
- Беклемишев К. В. Биотопический подход к морским сообществам и его осуществление во время советских работ по международной биологической программе // Изв. АН СССР. Сер. биол. 5. 1976. С. 688.
- Беклемишев К.В., Маргулис Р.Я., Цейтлин Б.В., Чесунов А.В. Роль гидрологических границ в вертикальном распределении океанского макропланктона // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262. № 1. С. 252-254.
- Белогрудое Е.Л. О питании промысловых креветок в различных районах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 75. С. 117-121.
- Беренбойм Б.И. Питание северного шримса Баренцева моря // Биология моря. 1981. № 5. С. 28 —32.
- Беренбойм Б. И. Северная креветка (*Pandalus borealis*) Баренцева моря (биология и промысел). Мурманск. 1992. 135 с.
- Бириштейн Я.А., Виноградов М.:Е. Роль трофического фактора в таксономической обособленности морской глубоководной фауны // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Биол. 1971. Т. 76. № 3. С. 59-92.
- Блащизин А.И. Типы донных осадков // Геология Балтийского моря. Вильнюс. Мокслас. 1976. С. 187-213.
- Бордовский О. К. Накопление и преобразование органического вещества в морских осадках. М.: Недра, 1964. 126 с.
- Бордовский О. С. Органическое вещество морских и океанических осадков в стадии раннего диагенеза. М.: Наука, 1974. 101с.
- Бородулина О.Д. Состав пищи желтоперого тунца *Thunnus albacores* (Bonnaterra) (Scombridae) в некоторых районах его обитания // Вопр. ихтиологии. Т. 21. № 6. С. 1006-1015.
- Брызгин В. Ф. Глубоководная креветка Баренцева моря (биология, распределение и промысел). Мурманск. 1981. 22 с.
- Буруковский Р. К. Питание креветки *Penaeus duorarum* Burk. у побережья Мавритании // Сборник памяти Шорыгина. Тр. ВНИРО. 1969. Т. 6. С. 257-268.
- Буруковский Р.Н. Некоторые вопросы оогенеза у розовой креветки (*Penaeus duorarum*) // Архив анат., гист., эмбр. 1970. Т. 58, № 6.
- Буруковский Р.Н. О причинах возникновения амфиатлантического ареала у креветки *Penaeus duorarum* // Океанология. № 6. 1970. С. 1086-1089.
- Буруковский Р.Н. Некоторые аспекты биологии розовой креветки (*Penaeus duorarum* Burkenroad) // Рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане (Биология и промысел беспозвоночных). Тр. АтлантНИРО. 1972. Т. 42. С. 86-119.
- Буруковский Р.Н. О функции роостра у креветок // Рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане (Биология и промысел беспозвоночных). Тр. АтлантНИРО. 1972а. Т. 42. С. 176-179.

- Буруковский Р. Н. О значении миграций у розовой креветки (*Penaeus duorarum*) // В кн.: Поведение водных беспозвоночных (Материалы первого симпозиума). 19726. С. 22-30.
- Буруковский Р.Н. О питании четырех видов креветок из рода *Penaeus*, обитающих в Атлантическом океане // Труды АтлантНИРО, 1975. Т. 58. С. 157-167.
- Буруковский Р.Н. Новый вид креветки *Pasiphaea grandicula* и краткая сводка видов рода // Биология моря. 1976. Вып. 4. С. 17-28.
- Буруковский Р.Н. Новый вид креветки из семейства Pasiphaeidae (Crustacea, Decapoda) // Зоол. журнал. Т. 56. № 3. 1982. С. 473-475.
- Буруковский Р.Н. Креветки Юго-Восточной Атлантики и закономерности их батиметрического распределения // Зоол. журн., 1978. Т. 57. Вып. 10. С.1501-1510.
- Буруковский Р.Н. О двух видах креветок (Decapoda, Caridea) из Юго-Западной Атлантики // Зоол. ж., 1978а. Т. 57. Вып. 11. С.1729-1732.
- Буруковский Р.Н. Некоторые вопросы биологии креветки *Plesiopenaeus edwardsianus* в Юго-Восточной Атлантике // Биол. моря. 1980. №6. С. 21-26.
- Буруковский Р.Н. Особенности батиметрического распределения креветок у атлантического побережья Марокко // Океанология. 1980. Т. 20. № 6. С. 1098-1102.
- Буруковский Р.Н. Некоторые общие закономерности батиметрического распределения креветок // Зоол. журн. Т. 60. № 1. 1981. С. 45-52.
- Буруковский Р.Н. Определитель креветок рода *Plesionika* Bate (Decapoda, Pandalidae) и сводка их географического распространения // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1981а. Т. 86. № 4. С. 42-53.
- Буруковский Р.Н. Креветки-чистильщики // Природа. 1981а. № 10. С. 116-117.
- Буруковский Р.Н. Креветки прибрежных вод Сахары: видовой состав и особенности распределения // Зоол. журн. Т. 61. № 9. 1982. С. 1501-1510.
- Буруковский Р.Н. Креветки рода *Parapandalus*: географическое и батиметрическое распределение и ключ для определения видов // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Биол. 1982. Т. 87 №3. С. 39-35.
- Буруковский Р.Н. Мимикрия у креветок // Природа. 1983. №8. С. 31.
- Буруковский Р.Н. Об уточнении схемы вертикальной зональности фауны // Океанология. Т. 24. № 3. 1984. С. 515-518.
- Буруковский Р.Н. О питании западноафриканских креветок // Зоол. журн., 1985. Т.64. Вып. 10. С. 1501-1512.
- Буруковский Р.Н. Новый вид креветки из рода *Heterocarpus* (Crustacea: Decapoda: Pandalidae) и краткая сводка видов рода // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1986. Т. 91. №5. С. 62-73.
- Буруковский Р.Н. О питании креветки *Pasiphaea semispinosa* // Биол. науки. 1986а. № 7. С. 47-49.
- Буруковский Р.Н. Эволюционные аспекты трофоадаптации у креветок // В сб.: Питание морских беспозвоночных в естественных условиях. 1986б. Инст. океанол. АН СССР. М. С. 10-21.
- Буруковский Р.Н. Вылов креветок у Западной Африки и основные факторы формирования промысловых ресурсов глубоководных креветок // В кн.: Биологические ресурсы Атлантического океана. 1986в. М.: Наука. С. 295-340.
- Буруковский Р.Н. О трофической структуре таксоценов креветок В сб.: Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ. 1987. Инст. океанол. АН СССР. С. 22-35.
- Буруковский Р.Н. О питании креветки *Systelaspis debilis* // В сб.: Морские промысловые беспозвоночные. 1988. ВНИРО. М. С. 119-130.

Буруковский Р.Н. Креветки тропической Восточной Атлантики: видовой состав и особенности распределения // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1989. Т. 94. № 2. С. 58-64.

Буруковский Р.Н. Экологический статус таксоцена креветок материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием // Журн. общ. биол. 1989а. Т. 50. Вып. 5. С. 621-631.

Буруковский Р.Н. Креветки подводных возвышенностей Сала-и-Гомес и Наска // Тр. Инст. океанол АН СССР. 1990. Т. 124. С. 187-217.

Буруковский Р.Н. О питании бенгельского хека *Merluccius polli* Cadenat 1950 (*Gadiformis*, *Merlucidae*) // Биол. науки. 1991. № 6. С. 27-31.

Буруковский Р.Н. Креветки рода *Haliporoides* (Crustacea, Decapoda, Solenoceridae) из юго-западной части Индийского океана // Вестн. зоол. 1991. № 6. С. 3-6.

Буруковский Р.Н. Питание креветки *Parapandalus narval* // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 4. С. 58-64.

Буруковский Р.Н. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // В сб.: Промышленно-биологические исследования морских беспозвоночных. 1992а. М.: ВНИРО. С. 77-84.

Буруковский Р.Н. О биологии креветки *Systelaspis debilis* (Decapoda, Natantia, Orphoridae) // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1992б. Т. 97. Вып. 2. С. 60-70.

Буруковский Р.Н. Пелагические креветки Намибии // ВНИИЭРХ. № 213-рх. 1992в. 120 с.

Буруковский Р.Н. Креветки банки Уолтере (Индийский океан) // Океанология. 1992. Т. 32. Вып. 3. С. 492-496.

Буруковский Р.Н. Креветки рода *Pasiphaea* (Crustacea, Decapoda, Pasiphaeidae) из западной части Индийского океана // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1993. Т. 98. № 2. С. 33-40.

Буруковский Р.Н. Биология креветки *Parapasiphae sulcatifrons* // Биол. моря. 1993а. № 3. С. 45-52.

Буруковский Р.Н. О распространении и биологии креветки *Plesionika martia* (A. Milne-Edwards, 1883) в водах Западной Африки // В кн.: Питание морских беспозвоночных в разных вертикальных и широтных зонах. М.: 1993б. С. 41-54.

Буруковский Р.Н. О биологии креветки *Acanthephyra purpurea* A. Milne-Edwards, 1881 (Decapoda, Natantia, Orphoridae) // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 17-25.

Буруковский Р.Н. О распространении креветок в западноафриканских водах // Зоол. журн. 1998а. Т. 77. Вып. 7. С. 778-787.

Буруковский Р.Н. О биологии креветки *Pasiphaea semispinosa* Holt., 1951 (Crustacea, Decapoda, Pasiphaeidae) в водах Намибии // Гидробиол. иссл. в бассейне Атлантического океана: Сб. Калинингр. отд. Всес. гидробиол. общ-ва. 2000. С. 66-75.

Буруковский Р.Н. Об эволюционном процессе у креветок (Crustacea, Decapoda, Natantia) // В сб.: Проблемы гидробиологии и ихтиопатологии. Изд-во КГТУ. Калининград. 2003. С. 53-60.

Буруковский Р.Н. О питании креветки *Gennadas valens* (Smith, 1884) (Crustacea, Decapoda, Benthesicymidae) // В сб.: Пробл. гидробиол. и ихтиопатол. Изд-во Калинингр. гос.техн. ун-та. Калининград. 2003а. С. 33-43.

Буруковский Р.Н. Креветки семейства Nematocarcinidae. Изд-во Калинингр. гос. техн. ун-та. 2003б. Калининград. 250 с.

Буруковский Р.Н. Систематика креветок рода *Nematocarcinus* (Decapoda, Nematocarcinidae). Креветки из вод архипелага Аустралес (Тихий океан)

// Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 9. 1982. С. 1-16.

Буруковский Р.Н. Роль креветок из рода *Nematocarcinus* (Crustacea, Nematocarcinidae) среди креветок материкового склона и ложа океана («феномен *Nematocarcinus*») // Уч. зап. Казан, ун-та. Т. 149. Сер. Естеств. науки. Кн. 3. 2007а. Казань. С.154-160.

Буруковский Р.Н., Бабанова Е.П., Макарова Л.М. Трофические связи трех видов креветок материкового склона Юго-Восточной Атлантики // Зоол. журн. 1982. Т.61. Вып. 4. С. 515-525.

Буруковский Р.К, Буланенков С.К Розовая креветка. АтлантНИРО. 1969. Калининград. 35 с.

Буруковский Р.Н., Гаевская А. В. Экологическая характеристика трех видов креветок семейства Orphoridae у северо-западного побережья Африки и их паразитофауна // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол., 1983. Т. 88. № 4. С. 107-114.

Буруковский Р.К, Иванова И.В. О некоторых аспектах питания креветки *Pandalus borealis* Krayer 1838 (Decapoda, Pandalidae) на банке Флемиш Кап // Сб.: Гидробиол. иссл. в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанах на рубеже тысячелетий. Ч. II. Морская гидробиология. 2005. Калининград. С. 279-290.

Буруковский Р.Н., Никитина В.С. Питание креветки *Heterocarpus ensifer* A. Milne Edwards 1881 (Decapoda, Pandalidae) в западноафриканских водах // Сб.: Некот. пробл. гидробиол. и микробиол. Калининград. КГТУ. 2004. С. 88-103.

Буруковский Р.Н, Островский И.С. О биологии креветки *Plesionika heterocarpus* (Costa, 1871) (Decapoda, Natantia, Pandalidae) у Атлантического побережья Марокко // Биол. науки, 1983. № 1.

Буруковский Р.Н, Патокина Ф.А. Роль креветок в питании рыб атлантического побережья Марокко //Тезисы 5-й Всес. конф. по промысл, беспозв. Нарочь. М. 1990. С. 26-27.

Буруковский Р.Н, Патокина Ф.А. Трофические взаимоотношения креветок и рыб в водах Марокко // Гидробиология на рубеже веков и тысячелетий. Изд-во Калинингр. гос. техн. ун-та. Калининград. 2001. С. 61-79.

Буруковский Р.Н, Полежаев А.Н. О находке в Тихом океане двух видов креветок, ранее известных из Атлантики // Биол. моря. 1985. Вып. 2. С. 71-73.

Буруковский Р.Н, Потютко О.М. О питании креветки *Plesionika heterocarpus* II Сб.: Гидробиол. на рубеже веков и тысячелетий. Изд-во Калинингр. гос. техн. ун-та. Калининград. 2001. С. 45-60.

Буруковский Р.Н, Птицын С.Т. Некоторые аспекты изменчивости питания у розовой креветки Восточно-Центральной Атлантики (*Penaeus duorarum*) II Биол. иссл. в Атлантическом океане и Балтийском море. Тр. Атлант, н.-иссл. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. Калининград. 1976. Вып. 60. С. 144-151.

Буруковский Р.Н, Роменский Л.Л. О биологии креветки *Nematocarcinus africanus* Crosnier, Forest, 1973, материкового склона Юго-Восточной Атлантики // Тр. Атлант. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 1976. Т. 69. С. 74-84.

Буруковский Р.Н, Роменский Л.Л. О некоторых новых для фауны Юго-Восточной Атлантики глубоководных креветках // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 3. С. 328-331.

Буруковский Р.Н, Роменский Л.Л. Новые находения нескольких видов креветок и описание *Pasiphaea natalensis* sp. n. // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 12. С. 1797-1801.

Буруковский Р.Н, Роменский Л.Л. Об особенностях распределения креветок у Атлантического побережья Южной Африки //Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 4.

Буруковский Р.Н, Роменский Л.Л. Видовой состав и распределение креветок у берегов Намибии // Океанология. 1989. Т. 29. Вып. 3. С.508-511.

Буруковский Р.Н, Роменский Л.Л. Креветки-фунхалии (Penaeidae): систематика, распространение и некоторые вопросы биологии // Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 6. С. 60-61.

- Буруковский Р.К., Роменский Л.Л. Видовой состав и распределение креветок северо-тропических вод Западной Африки (21-16° с.ш.) // Биология и динамики численности рыб и беспозвоночных в Атлантическом океане: Сб. статей. Калининград. Атлант, н.-иссл. ин-т рыбн. хоз. и океаногр. 1995. С. 117-141.
- Буруковский Р.К., Трунова А.В. 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 Всес. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 2007. Т. 147. С. 181-203.
- Буруковский Р.К., Чунжина Е.В. О питании креветки *Alpheus cf. longiforceps* (Decapoda, Alpheidae) из залива Нячанг (Южный Вьетнам) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 8. С. 1-5.
- Буруковский Р.К., Фроерман Ю.М. Подход к изучению способов охоты у хищных морских беспозвоночных // Океанология. 1974. Т. 14. Вып. 1. С. 167-172.
- Верещака А.Л., Гебрук А.М. Креветки (Decapoda Macrura Natantia) // Ред. А.В. Гебрук Биология гидротермальных систем. 2002. М.: Инст. океанол. РАН. С. 185-197.
- Виноградов М.Е. Вертикальное распределение зоопланктона в Тихом океане // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 1. Планктон. М.: Наука, 1967. С. 179-211.
- Виноградов М.: Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука. 1968. 320 с.
- Волова Г.К., Микулич Л.В. Материалы по биологии и распределению травяного шримса в заливе Петра Великого // Учен. зап. Дальневосточного гос. ун-та. 1963. Вып. 6. С. 147-158.
- Гаевская Н. С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.: Наука. 1966. 327 с.
- Гебрук А.В. Ревизия семейства Pelagothuriidae (Holothurioidea, Elapsipoda) с обзором по плавающим голотуриям. 2. Обзор плавающих голотурий и их происхождение // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 3. С. 60-68.
- Генин И.А. Сахара Западная (испанская). Африка. // Энциклопедический справочник. М.: Советская энциклопедия. 1963. Т. 2. С. 180-182.
- Гершанович Д.Е., Горшкова Т.Н., Конюхов А.И. Некоторые черты распределения органического вещества в современных осадках // Тр. Всес. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. Т. 98. Бонитет Мирового океана. Вып. 1. Часть 2. 1974. С. 171-176.
- Гершанович Д.Е., Котенев Б.Н. Зональность в распределении осадков на материковом склоне // ЛС климатическая зональность и осадкообразование. М.: Наука, 1981. С. 85-97.
- Головань Г.А. Состав и распространение ихтиофауны над материковым склоном Северо-Западной Африки // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1978. Т. 111. С. 195-258.
- Горнунг М.Б., Уткин Г.Н. Марокко. Очерки по физической и экономической географии. М.: Мысль. 1966. 319 с.
- Гринцов В.А., Мурина В.В., Киселева Г.А., Безвушко А.И. Отряд десятиногие раки // Карадаг. Гидробиол. иссл.: Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадаг. науч. станции им. Т.Н. Вяземского и 25-летию Карадаг. природного заповедника НАН Украины. Симферополь: СОНАТ. 2004. Т. 2. С. 378-384.
- Доманевский Л.Н. Жизненные циклы и распределение рыб в Центрально-Восточной Атлантике // В кн.: Использование физических раздражителей в целях развития морского рыбного промысла. Тез. докл. н.-техн. совещ. 1982. М. С. 1-2.
- Друтман М.О. Распределение и некоторые вопросы биологии креветки *Funchalia woodwardi* (Decapoda, Natantia, Penaeidea) в водах Намибии в зимний период (июнь-июль 1989 г.) // В сб.: Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. 1992. М.: Всес. ин-т рыбн. хоз. и океаногр. С. 102-106.

Дубровская Н.Г., Субботин В.А. Сьерра-Леоне, Африка // Энциклопедический справочник. М.: Советская энциклопедия. 1963. Т. 2. С. 224-229.

Емельянов Е.М. Зональность седиментации в Атлантическом океане//Климатическая зональность и осадкообразование. М.: Наука, 1981. 113 с.

Емельянов Е. М. Барьерные зоны в океане. Калининград: Янтарный сказ. 1998. 411с.

Желтёноква М.В. Питание воблы *{Rutilus rutilus caspicus Jak.}* в северной части Каспийского моря // Труды Всес. ин-тарьбн. хоз. и океаногр. 1939. Т. 10. М. С. 129-142.

Жемчужнова И.В. 1999. О питании креветки *Pandalus borealis* с банки Флемиш Кап // В сб.: Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов (тез. докл.). Владивосток. С. 36-37.

Заренков Н.А. 1968. Десятиногие ракообразные (Crustacea Decapoda), собранные советскими антарктическими экспедициями из Антарктики и Субантарктики // Иссл. фауны морей. VI (XIV). Л. Результ. биол. иссл. совет, антаркт. эксп. (1955-1958 гг.). Т. 4. С. 153-199.

Заренков Н.А. 1971. К изучению фауны и географического распределения морских креветок семейств Hippolytidae, Pandalidae (Crustacea, Decapoda) //В кн.: Компл. иссл. природы океана. Вып. 2. М-Л.: Изд-во Моск. ун-та. С 176-195.

Заренков Н.А. Теоретическая биология (введение) / М.: Изд-во Моск. ун-та. 1988. 212 с.

Иванов Б.Г. Географическое распространение северного шримса *Pandalus borealis* Kr. (Crustacea, Decapoda) // Труды Всес. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 1972. Т. 77. Вып. 2. С. 93-109.

Ивлиев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 1955. 252 с.

Каменская О.Е. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) глубоководных желобов западной части Тихого океана // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1981. Т. 115. С. 94-107.

Касаткина А.П. Щетинкочелюстные морей СССР и сопредельных вод / Л.: Наука. 1982. 133 с.

Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография / 2000. М.: Наука. 176 с.

Кафанов А. И. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии / Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та. 2005. 207 с.

Кленова М.В. Белое море //Океаногр. энцикл. 1974. Л.: Гидрометеиздат. С. 69.

Кнауэр Дж. А., Мартин Дж. Ч. Изучение биологического транспорта вещества из поверхностных вод в глубинные воды океана. I. Потоки углерода, азота и фосфора. II. Потоки микроэлементов. Человек и биосфера. Вып. 5. М.: Изд-во МГУ. 1980. С. 63-79.

Кольцов О.В., Пахомов Е.А. Некоторые черты биологии креветки *Pasiphaea sivado* II Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 1. С. 138-141.

Кузнецов В.В. Биология массовых и наиболее встречаемых видов ракообразных Баренцева и Белого морей. 1964. М-Л.: Наука. 243 с.

Леонтьев О.К. Морская геология (Основы геологии и геоморфологии дна Мирового океана). 1982. М.: Высшая школа. 342 с.

Лисицин А.П. Осадкообразование в океане.1974. М.: Наука. 438 с.

Лисицин А.П. Терригенная седиментация, климатическая зональность и взаимодействие терригенного и биогенного материала в океанах //Литология и полез, ископаемые. Т. 6. 1977. С. 3-22.

Лисицин А.П. Процессы океанской седиментации. Литология и геохимия. М.: Наука, 1978.473 с.

Лисицын А.П., Виноградов М.Е. Глобальные закономерности распределения жизни в океане и их отражение в составе донных осадков, образование и распределение биогенных осадков//Изв. АН СССР. Сер. геол. 1982. Вып. 4. С. 5-24.

Ломакина Н.Б. Эуфаузида Мирового океана. 1978. Л.: Наука. 222 с.

Лушин А.И. Рельеф и грунты шельфа и материкового склона Западной Африки. 1965. Калининград. 78 с.

Лушин А.И. Промыслово-гидрографическая характеристика прибрежного района Африки у порта Рабат / В кн.: Атлантический океан. Рыбопоисковые исследования. 1970. Вып. 3. Калининград. С. 180-187.

Марин КН. Симбиотическое сообщество, ассоциированное с кораллами рода *Galaxea* Окен: структура, биологические взаимодействия и особенности формирования. Дисс... канд. биол. наук. 2006. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцева РАН. 107 с.

Маркина Е.М. Возрастная изменчивость и размерный состав *Macoma balthica* (L) в Пуцкой бухте Балтийского моря // Сб. научн. тр. Калинингр. гос. техн. ун-та «Гидробиология на рубеже веков и тысячелетий». 2001. Калининград. С. 124-136.

Микулич А.В. Суточный ритм питания травяной креветки *Pandalus kessleri* (Decapoda, Pandalidae) // Зоол. журн. 1981. Т. 61. № 6. С. 861-866.

Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. 1976. Л.: Наука 164 с.

Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. 1998. М.: Ин-т пробл. экол. и эвол. им. А.Н. Северцева РАН. 319 с.

Мончадский А.С. Экологические факторы и принципы их классификации // Ж. урн. общ. биол. 1962. Т. 23. № 5. С. 370-381.

Мордохай-Болтовской Ф.Д. Отряд Ветвистоусые. Cladocera // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. 1968. М.: Пищевая промышленность. С. 120-159.

Мурдмаа И.О. 1979. Океанские фации // Океанология. Геология океана. Осадкообразование и магматизм океана. М.: Наука. С. 269-307.

Нейман А.А. К районированию шельфов, океанов и открытых морей по донному населению. Особенности биологической продуктивности океана и ее использование. 1971. М.: Наука. 183 с.

Несис КН. Биоценозы и биомассы бентоса Ньюфаундлендско-Лабрадорского района // Труды Всес. ин-тарыбн. хоз. и океаногр. Т. 57. 1965. С. 453-489.

Несис КН. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам.: Сообщество как континуум // Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М: Наука, 1977. С. 5-13.

Несис КН. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. 1982. М.: Легкая и пищ. пром-сть. 356 с.

Нигматуллин Ч.М., Топорова НМ. Пищевой спектр крылурукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855) в эпипелагиали тропической Атлантики // В сб.: Питание и пищевые взаимоотношения рыб и беспозвоночных Атлантического океана. 1982. Калининград. Атлант, ин-т рыбн. хоз. и океаногр. С. 3-8.

Никольский Г. В. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у пресноводных рыб. Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1949. Т. 54. № 1. С. 127-138.

Остапеня А. Я. Детрит и его роль в водных экосистемах // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 257-271.

Павлов В.Я. Планы строения пищеводобывательных аппаратов водных членистоногих // В сб.: Питание морских беспозвоночных в естественных условиях. 1986. М.: Инст. океанол. АН СССР. С. 101-113.

Павлов В.Я. Периодическая система членистых. 2000. М.: Изд-во Всес. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 185 с.

Павлютин А. П. Пищевая ценность детрита для водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 106-113.

Парсонс Т.Р., Такахаши М., Харгрейв В. Биологическая океанография. 1982. М: Легк. и пищ. пром-сть. 429 с.

- Перуева Е.Г. Питание планктонных ракообразных. 1994. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та. 64 с.
- Петелин В.П. Гранулометрический анализ морских донных осадков. 1967. М.: Наука. 11с.
- Петипа ТС. Происхождение и классификация основных типов питания Soropoda Calanoida // Биология моря. 1975. Вып. 33. Киев: Наукова думка. С. 27-49.
- Пианка Э. Эволюционная экология. 1981. М.: Мир. 399 с.
- Сапожников В. В. Генетические компоненты вертикального распределения фосфора // Тр. Инст. океанол. АН СССР. 1975. Т. 102. С. 66-70.
- Сенин Ю.М. Климатическая зональность современного осадкообразования на шельфе Западной Африки // Океанология. 1974. Т. 14. № 1. С. 128-137.
- Сигаев А. К. Некоторые условия среды обитания и промысла креветки у берегов Западной Африки // Атлантический океан. Рыбопоисковые исследования. 1970. Вып. 3. Калининград. С. 62-70.
- Смирнов Н.Н. Морфофункциональные типы питания ветвистоусых ракообразных Cladocera. Crustacea. // В кн.: Трофология водных животных. Итоги и задачи. М.: Наука. 1973. С.164-170.
- Соколова М.Н. Питание некоторых видов дальневосточных Crangonidae // Тр. Инст. океанол. АН СССР. 1957. Т. 23. С. 269-285.
- Соколова М.Н. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М.: Наука, 1986. 208 с.
- Сорокин Ю.И. Микрофлора водной толщи центральной части Тихого океана // Океанология. Т. 2. № 5. 1962. С. 922-931.
- Спиридонов В.А., Соколов В.К, Кренке К, Тюркай М. Как формируется «кружево ареала» красноватой песчаной креветки *Crangon allmanni* Kinahan (Crustacea: Decapoda) // Материалы научн. конф., посвященной 70-летию Беломорской биологической станции МГУ. 2008. М.: Изд-во «Гриф и К». С. 121-123.
- Степанов В.Н. Мировой океан (динамика и свойства вод). М.: Знание. 1974. 256 с.
- Степаньянц С.Д. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана. Определители по фауне СССР. Т. 96. 1967. Л.: Наука. 216 с.
- Страхов Н.М. О некоторых закономерностях денудации и переноса осадочного материала на площадях гумидных климатов. М.: Изд-во АН СССР. 1961. С. 5-27.
- Суценыя Л.И. Детрит и его роль в продукционном процессе. Обзор // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4. №2. С. 77-84.
- Суценыя Л.И. Количественные закономерности питания ракообразных. Мн.: Наука и техника. 1975. 195 с.
- Тарвердиева М.И. Питание синего краба *Paralithodes platypus* в Беринговом море // Биол. моря. 1979. № 1. С. 53-57.
- Тарвердиева М.И. О питании крабов-стригунов *Chionocoetes opilio* и *Ch. bairdi* в Беринговом море // Зоол. журн. 1981. Т. 60. № 7. С. 991-997.
- Трусова Е.В. Эколого-фаунистическая характеристика эуфаузиид из вод Сьерра-Леоне // В сб.: Некоторые проблемы прикладной гидробиологии в творчестве молодых. 2002. Калининград: Изд-во Калинингр. гос. техн. ун-та. С. 172-187.
- Турпаева Е.П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцова моря // Зоол. журн. 1948. Т. 27. №. 8. С. 503-512.
- Турпаева Е.П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных// Труды Инст. океанолог. АН СССР. 1953. Т. 7. С. 259-299.
- Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. 1980. М.: Изд-во Моск.гос. ун-та. 462 с.
- Физико-географический атлас Мира. 1964. М.-Л.: Изд-во ГУГК.
- Финенко З.З. Детрит и его значение в море // Проблемы морской биологии. К столетию Института биологии южных морей. 1971. Киев: Наукова думка. С. 214-217.

- Фэйрбридж Р.У.* 1974. Материковый склон // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат. С. 266-267.
- Фэйрбридж; Р.У., Гордон А., Олауссен Э.* 1974. Атлантический океан // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат. С. 29-53.
- Хмельёва КН., Кулеш В.Ф., Алехнович А.В., Гигиняк Ю.Г.* Экология пресноводных креветок. 1997. Мн.: Беларуская навука. 254 с.
- Цейтлин В. Б.* Оценка вертикального потока детрита из поверхностной зоны в тропических районах океана//Океанология. 1981. Т. 21. № 4. С. 713-718.
- Цихон-Луканина Е.А., Солдатова И.Н.* Усвоение пищи водными беспозвоночными/УТрофология водных животных. Итоги и задачи. 1973. М.: Наука. С. 108-121.
- Черкашина Н.Я.* Питание длиннопалого и толстопалого раков в туркменских водах Каспия // Труды Всес. н-иссл. инст. рыбн. хоз. и океаногр. 1972. Т. 40. С. 55-71.
- Чернявский В.* Прибрежные десятиногие ракообразные Понта // Тр. Харьк. об-ва естествоиспытателей. 1884. Т. 13. 262 с.
- Чиндонова Ю.Г.* Питание некоторых групп глубоководного макропланктона в северо-западной части Тихого океана // Тр. Инст. океанолог. АН СССР. Т. 30. Биологические исследования морей (Планктон). 1959. С. 166-189.
- Чучукало В.И.* Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. 2006. Владивосток: ТИНРО-Центр. 484 с.
- Чучукало В.И., Надточий В.А., Шебанова М.А.* Распределение и питание углохвостого чилима в Олюторском заливе в сентябре 2001 г.//Вопросы рыболовства. 2003. Т. 4. № 1 (13). С. 64-73.
- Чучукало В. И, Шебанова М.А.* Характеристика питания некоторых видов креветок в Охотском море весной 2002 г. // Изв. Тихоок. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 2003. Т. 135. С. 190-196.
- Шепард Ф.П.* Морская геология. Л.: Недра, 1976. 488 с.
- Шорыгин А.А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 1952. 268 с.
- Шухерт Г* Палеогеографический атлас Северной Америки. 1957. М.: Изд-во иностранной лит. 56 с.
- Abele L., Felgenhauer B.E.* Observations on the ecology and feeding behavior of the anchialine shrimp *Procaris ascensionis* // J. Crust. Biol. 1985. V. 5. № 11. P. 15-24.
- Abbes R., Casanova J.P.* Crustaces Decapodes pelagiques Penaeidea et Caridea. recoltes par la "Thalassa" dans l'Atlantique eurafricain // Rev. Trav. Inst. Pech. marit. 1973. V. 37. № 2. P. 257-290.
- Alcock A., Anderson A.R.* Natural History notes from H.M. Indian marine survey steamer "Investigator", commander C.F. Oldham, R.N., commanding. Ser. II, № 14. An account of a recent collection of deep sea Crustacea from the Bay of Bengal and Laccadive sea // J. Asiatic Soc. Bengal. 1894. V. 63. P. 141-185.
- Aizawa Y.* Ecological studies of micronectonic shrimps (Crustacea, Decapoda) in the western North Pacific // Bui. Ocean. Res. Inst. Univ. Tokyo. 1984. V. 6. 84 p.
- Allain Ch.* Les conditions hydrologique sur la bordure atlantique de l'Afrique du Nord-Ouest // Symp. ressourc. viv. plateau cont. du detroit Gibraltar au Cap Vert. 1968. № 56. 6 p.
- Allen J.A.* On the biology of *Pandalus borealis* Krayer with reference to a population off the Northumberland coast// J. mar. biol. Assoc. U.K. 1959. V. 38. P. 60-76.
- Allen J.A.* On the biology of *Crangon allmani* Kinahan in Northumberland waters) // J. mar. biol. Ass. U.K. 1960. V. 39. P. 481-508.
- Allen J.A.* Observation on the biology of *Pandalus montagui* (Crustacea, Decapoda) // J. mar. biol. Ass. U.K. 1963. V. 43. P. 665-682.

- Allen J.R.L. The Nigerian continental margin: bottom sediments, submarine morphology and geological evolution // Marine Geol. 1, No 4, 1964.p. 289-343.
- Al-Maslamani I., Le Vay L., Kennedy H., Jones D.A. Feeding ecology of the grooved tiger shrimp *Penaeus semisulcatus* De Haan (Decapoda: Penaeidae) in inshore waters of Qatar, Arabian Gulf // Mar. Biol. 2007. V. 150. P. 627-637.
- Baba K., Hayashi K.-L., Toriyama M. Decapod crustaceans from continental shelf and slope around Japan // Jap. Fish. Res. Conserv. Assoc. 1986. 336 p.
- Balss H. Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition. 2. Natantia, Teil A // Wiss. Ergebn. "Valdivia" Exped. 1925. V. 20. P. 217-315.
- Balss H. Decapoda. 12. Lieferung // In: Dr.H.G. Bronns. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5. Bd. 1. Abt. 7. Buch.1957. Leipzig.: S. 1505 -1672.
- Barnard K.H. Descriptive catalogue of South African decapod Crustacea (crabs and shrimps) //Ann. S. Afr. Mus. 1950. V. 38. 837 p.
- Barange M. Zooplankton size structure off Namibia in July 1983 and 1984// Collect. Sci. Pap. ICSEAF. Reel. Doc. Sci. CIPASE. 1989. Madrid: V. 16. № 1. P. 31-41.
- Bate S. Report of the Crustacea Macrura dredged by H.M.S. "Challenger" during the years 1873-1876. Rep. Sci.Res. Voy. Challenger. Zool. 1888. V. 24. 942 p.
- Bensoussan M., Bianchi A., Boudabons I, Marty D., Roussos S. Bacteriologie des eaux et sediments profonds en Atlantique intertropical east. 1. Distribution et structure des populations bacteriennes//Edit. Centre Nat. Rech. Sci. 1979. P. 13-25.
- Berger V., Naumov A. General features // Ed. V. Berger, S. Dahle. White Sea. Ecology and environment. 2001. Ch. 1. P. 9-23.
- Bergstrom D.I. The biology of *Pandalus*. Advances in Marine Biology. 2000. V. 38. 256 p.
- Berrit G.-R. Recherches hydroclimatiques dans les regions cotieres de l'Atlantique tropical oriental. Etat des connaissances et prospectives // Bull. Mus. nat. d'Hist. Naturelle. 3^e serie. 1973. № 148. Ecologie generale. 4. P. 85-98.
- Birkely S.-R., Guliksen B. Feeding ecology in five shrimp species (Decapoda, Caridea) from an arctic fjord (Isfjorden, Svalbard), with emphasis on *Sderocrangon boreas* (Phipps, 1774) // Crustaceana. 2003. V. 76. № 6. P. 699-715.
- Boddeke R., Kat M. Differences in food preference of penaeid shrimp species // Intern. Counc. Expl. Sea. CM. 1979/K: 20. Shellfish Comm. 7 p.
- Boddeke R. The occurrence of "winter" and "summer" eggs in the brown shrimp (*Crangon crangon*) and the impact on recruitment //ICES CM. 1981/K:27. Shellfish Committee. 22 p.
- Borcea L. Nouvelles observations sur la fauna cotiere du littoral Roumain de la mer Noire // Ann. Sci. De l'Universite de Jassy. 1929. T. 15. P. 287-298.
- Bouvier E.L. Crustaces Decapodes (Penaeides) provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la «Princesse Alice» (1886-1907) //Result. Corp. Sci. Monaco. 1908. V. 33. 122 p.
- Bowering W.R., Parsons D.G., Lilly G.R. 1988. Predation on shrimp (*Pandalus borealis*) by Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) and Atlantic Cod (*Gadus morhua*) off Coastal Labrador. //NAFO SCD. Doc. 83/IX/1988. 13 p.
- Bowman T.E. The planctonic shrimp, *Lucifer chacei* sp. nov., (Sergestidae: Luciferinae), the Pacific twin of the Atlantic *Lucifer faxoni* // Pacif. Sci. 1967. V. 21.№ 2. P. 266-271.
- Branford J. R. Sediment and the distribution of penaeid shrimp in the Sudanese Red Sea//Estuarine, Coast and Shelf Sci. 1981. V. 13. № 3.. P. 349-354.
- Branford J. R. Sediment preferences and morphometric equations for *Penaeus monodon* and *Penaeus indicus* from creeks of the Red Sea//Estuarine, Coast and Shelf Sci. 1981a. V. 13. № 4. P. 473-476.
- Briggs J.C. Biogeography and plate tectonics / Elsevier. 1987. 204 p.
- Brooks, W. K. *Lucifer*, a study in development // Philos. Transaction Royal Soc. London. 1882. V. 173. № LP. 57-137.

- Bulls H.R., Thompson J.R.* Collections by exploratory fishing vessels "Oregon", "Silver Bay", "Combat" and "Pelican" made during 1956 to 1960 in the southwestern Atlantic // U.S. Fish Wildl. Serv. spec. sci. Rep. Fish. 1956. № 510. 130 p.
- Burkenroad, M.* The Penaeidea of Louisiana with a discussion of their world relationships // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1934. V. 68. № 2. P. 1-143.
- Burkenroad M.D.* The Aristeinae, Solenocerinae and pelagic Penaeinae of the Bingham Oceanographic collection // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 1936. V. Art. 2. 151 p.
- Burnetii B. R.* Quantitative sampling of nanobiota (microbiota) of the deep-sea benthos. III. The bathyal San Diego Trough//Deep Sea Res. 1981. A 28. № 7. P. 649.
- Burukovsky R.N.* Some data on the Feeding of *Penaeus duorarum* Burkenroad Mauritanian Coast // Intem.Cons. Expl. Sea. 1965. Shellfish and Benthos Committee. № 125. P. 1-4.
- Burukovsky R.N.* The Feeding of the Western African Coast Shrimp {*Penaeus duorarum* Burkenroad). Intem.Cons. Expl. Sea. 1968. Shellfish and Benthos Committee. № 61. P. 1-3.
- Burukovsky R.N.* On the bathymetric distribution and feeding of the shrimp, *Parapenaeus longirostris* (Lucas) // Intem.Cons. Expl. Sea. 1969. Shellfish and Benthos Committee. K:6. 5 p.
- Burukovsky R. N.* Etude sommaire de la biologie de *Parapenaeus longirostris* du cote marocaines (facade atlantique) //COPACE (Techn.). 1981. V. 81. № 3. P. 12-18.
- Burukovsky R.N.* On the biology of the shrimp *Oplophorus novaezealandiae* De Man 1931, from Namibian waters (Crustacea, Decapoda, Oplophoridae) // Arthropoda Selecta. 1994. V. 3. №1,2. P. 3-12.
- Burukovsky R.N.* Shrimp fauna (Crustacea: Decapoda) of the North Atlantic subtropical convergence // Arquipelago. Life and Marine Sciences. 1996. 14A. P. 7-15.
- Butler T.H.* Shrimps of the pacific coasts of Canada // Canad. Bull. Fish & Aquat. Sci. 1980. V. 202. 280 p.
- Caiman W.T* Cmstacea Caridea// John Murray Exped. 1933-34. Scient. Rep. 1939. V. 6. № 4. P. 183-224.
- Cartes J.E.* Feeding habits of oplophorid shrimps in the deep Western Mediterranean //J. mar. biol. Ass. U.K. 1993. V. 73. P. 193-206.
- Cartes J.E.* Diets of two deep-sea decapods: *Nematocarcinus exilis* (Caridea: Nematocarcinidae) and *Munida tenuimana* (Anomura: Galatheididae) on the Western Mediterranean slope //Ophelia. 1993a. V. 37. № 3. P. 213-229.
- Cartes J.E.* Diets of deep-water pandalid shrimps on the Western Mediterranean slope // Marine Ecology Progress Series. 1993b. V. 96. P. 49-61.
- Cartes J.E.* Influence of depth and season on diet of the deep-water aristeid *Aristeus antennatus* along the continental slope (400 to 2300 m) in the Catalan Sea (western Medirerranean//Marine Biology. 1994. V. 120. 639-648.
- Cartes J.E., Sarda F.* Feeding ecology of the deep-water aristeid crustacean *Aristeus antennatus* II Marine Ecology Progress Series. 1989. V. 54. P. 229-238.
- Cartes J.E., Abello P., Lloris D., Carbonell A., Torres P., Maynou F., Sola L.G., de.* Feeding guilds of western Mediterranean demersal fish and crustaceans: an analysis based on a spring survey //Sci. Mar. 2002. V. 66. № 2. P. 209-220.
- Caspers H.* Quantitative Untersuchungen tiber die Bodentierwelt des Schwarzen Meeres in bulgarischen Kustenbereich // Archiv fur Hydrobiologie. 1951. Bd. 45. 192 S.
- Chace F.A., jr.* The bathypelagic caridean Cmstacea // Plancton Bermuda Oceanogr. Exped. IX. Zool. 1940. V. 25, № 11. 64p.
- Chace F. A., jr.* The deep sea prawns of the family Oplophoridae in the Bingham Oceanographic Collection.// Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 1947. V. 11. № 1. 51 p.
- Chace F. A., jr.* Shrimps of the pasiphaeid genus *Leptocheila* with description of three new species (Cmstacea: Decapoda: Caridea) // Smiths. Inst. Press. 1976. № 222. 51 p.

Chace F.A., jr. The Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) of the "Albatross" Philippine expedition, 1907-10. Part 3. Families Glyphocrangonidae and Crangonidae // Smith. Contrib. Zool. 1984. №397. 63 p.

Chace F.A., jr. The Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) of the "Albatross" Philippine expedition, 1907-10. Part 3. Families Thalassocarididae and Pandalidae // Smith. Contrib. Zool. 1985. №411. 143 p.

Chace F.A., jr. The caridean shimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 4: Families Oplophoridae and Nematocarcinidae // Smith. Contrib. Zool. 1986. №432. 82 p.

Chace F.A., jr., Holthuis L.B. *Psalidopus*: the scissor-foot shrimps (Crustacea : Decapoda : Caridea) // Smithsonian Contrib. Zool. 1978. № 277. 22 p.

Chace F.A., Jr., Manning R.B., 1972. Two new Caridean shrimps one representing a new family, from marine pools on Ascension Island (Crustacea: Decapoda: Natantia) // Smithsonian Contrib. Zool. V. 131. 18 p.

Chan T.-Y., Crosnier A., 1991. Crustacea Decapoda: studies of the Plesionika narval (Fabricius, 1787) group (Pandalidae) with descriptions of six new species. In: A. Crosnier (ed.). Resultats des Campagnes MUSORSTOM. V. 9 // Mem. natn. Hist. nat. (A). № 1152. Paris: P. 413-461.

Christoffersen M.L., 1988. Genealogy and phylogenetic classification of the world Crangonidae (Crustacea, Caridea), with a new species and new records from the South Western Atlantica // Revista. nordest. de Biol. V. 6. № 1. P. 43-59.

Clarke T.A. Collections and submarine observations of deep benthic fishes and Decapod Crustacea in Hawaii // Pacific science. 1972. V. 26. № 3. P. 310-317.

Clarke T.A. Explorations for deep benthic fish and Crustacean resources in Hawaii // Univ. Hawaii. Techn. Rep. 1972a. №29. 18 pp.

Cochroft A., McLachlan A. Food and feeding habits of the surf zone penaeid prawn *Macropetasma africanus* (Balss) // Mar. Ecol. 1986ю V. 7. № 4. P. 345-357.

Collignon J. Les cotes et le plateau continental marocaines // Bull. Inst. Peches marit. Maroc. 1965. V. 13. P. 21-37.

Collins P.A. Feeding of *Palaemonetes argentinus* (Decapoda: Palaemonidae) from an oxbow lake of the Parana River, Argentina // J. Crust. Biol. V. 19. № 3. 1999. P. 485-492.

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. 1982. № 15. P. 591-604.

Crosnier A. Crustaces. Decapodes Penaeides Aristeidae (Benthescyminae, Aristeinae, Solenocerinae) / Faune de Madagascar. 1978. 46. Paris.: ORSTOM-CNRS. 197 p.

Crosnier A. Crevettes Peneides d'eau profonde recoltee dans l'ocean Indien lors des campagnes Benthedi, Safari I et II, MD 32, Reunion // Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris. 1985. 4^e ser.7. Sect. A. № 4. P. 839-877.

Crosnier A. Crustaces. Decapodes: Penaeides. Les especes indo-ouest-pacifiques du genre *Parapenaeus* Resultats des campagnes MUSORSTOM. I et II. Philippines //In: Mem. Mus. Natn. d'Hist. Nat. Paris. Ser. A. Zool. 1985a. № 133. ORSTOM. P. 303-354.

Crosnier A. Oplophoridae (Crustacea Decapoda) recolte de 1971 a 1982 par les navires francais dans l'ocean Indien occidental sud // Bull. Mus. natn. Hist. 1987. 4^e ser. 9. Section A. № 3. Paris: P. 695-726.

Crosnier A. Sur les *Heterocarpus* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) du sud-ouest de l'ocean Indien. Remarques sur d'autres especes ouest-pacifiques du genre et description de quatre taxa nouveaux // Bull. Mus natn. Hist. Nat. Paris. 1988. 4^eser. T. 10. Section A. № 3. P. 57-103.

Crosnier A., Bondy K, de. Les crevettes commercialisables de la cote ouest de l'Afrique intertropicale. // Ink. Doc. Tech. ORSTOM. 1966. № 7. 59 p.

Crosnier A., Forest J. Les crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical// Faune tropicale. XIX. 1973. Paris: ORSTOM. 409 p.

Crosnier A., Wise J.P. Quelques donnees sur la biologie et la biometrie de la crevette Penaeidae *Parapenaeopsis atlantica* Balss dans la region de Pointe-Noire (Republique du Congo) // Bull. Mus. natn. Hist. Nat. Paris. 1968. 2° ser. T. 40. № 3. P. 89-102.

Dall W. Food and feeding of some australian penaeid shrimp // FAO World Scientific Conference. BCSP. 1967. E-4. P. 253-258.

Domain F. Repartition de la matiere organique de la couverture sedimentaire du plateau continentale ouest-africain entre 17°N et 12°N // Cent. rech. oceanogr. Dakar-Thiaroye. Doc. sci. 1978. V. 67. 7 p.

D'Udekem d'Acoz C. Inventaire et distribution des Crustaces Decapodes de L'Atlantique nord-oriental, de la Meduterranee et des eaux continentales adjacentes au nord de 254ST. Patrimoines naturels (M. N. H. N./ S. P. N.). 1999. 383 p.

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

Erimesco P. L'hydrologie de l'Atlantique sur le plateau continental marocain // Bull, de l'Institut des Peches Maritimes du Maroc. 1967. V. 15. P.5-32.

Factor J.R. Development of the feeding apparatus in decapod crustaceans // In: F.R. Schram. Crustacea Issues. V. 6. Functional Morfology of Feeding and Grooming in Crustacea. 1989. Balkema. Rotterdam: P. 185-203.

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

Figueira A.J.G. Madeiran decapod crustaceans in the collection of the Museum Municipal do Funchal. I. On some interesting deep-sea prawns of the families PasiphaeiJae, Oplophoridae and Pandalidae // Bol. Mus. municipal Funchal. 1957. V. 10. № 26. P. 22-51.

Flock M.E., Hopkins T.L. Species composition, vertical distribution, and food habits of the sergestid shrimp assemblage in the Eastern Gulf of Mexico // J. Crust. Biol. 1992. V. 12. № 2. P. 210-223.

Forest J. Sur une crevette recueillie au cour de la campagne de chalutage dans le golf de Guinee *Plesionika williamsi* sp. nov. // Bull. Mus natn. Hist. Nat. Paris. Paris. 2-e ser. 1974. V. 35. № 6. P. 620-629.

Foxton P. The vertical distribution of pelagic decapods (Crustacea, Natantia) collected on the Sond cruise 1965. II. Penaeidea and general discussion //J. mar. biol. Ass. U. K. 1970. V. 50. P. 356-367.

Foxton P. Observations on the vertical distribution of the genus *Acanthephyra* (Crustacea, Decapoda) in the eastern North Atlantic, with particular reference to the "purpurea" group. // Proc. of the Royal Soc. of Edinburg. 1973. Sect. B 73. P. 301-313.

Foxton P., Roe H.S.J. Observation on the nocturnal feeding of some mesopelagic decapod crustaceans // Mar. Biol., 1974. V. 28. No 1. P. 37-49.

Fransen, C.H.J.M. Pandalidae (Crustacea: Decapoda) of the Sonne, Valdivia and Meteor Expeditions, 1977-1987, to the Red Sea and the Gulf of Aden // Senckenbergiana Maritima. 2006. V. 36. №1. P. 51-82.

Freitas A. J. de. The Penaeioidea of Southeast Africa. II. The Families Aristeidae and Solenoceridae// Invest. Rep. Oceanogr. Res. Inst. 1985. V. 57. 69 p.

Frogliia G, Giannini S. Osservazioni sugli spostamenti nictimerali di *Sergestes arcticus* Krayer e *Sergia robusta* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Sergestidae) nel Mediterraneo occidentale // Atti Convegno Unita Operative sottoprogetto Risorse biologiche e Inquinamento marino. 1982. Roma: 10-11. Nov, 1981. P. 311-319.

Fryer F.R.S. Studies on the functional morphology and ecology of the atyid prawns of Dominica // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1977. V. 277. № 952. P. 57-129.

- Furnestin J.* Hydrologie du Maroc atlantique // Revue Trav. l'inst. Peches Marit. 1959. V. 23. F.№1.P. 5-78.
- Geldiay R., Kocatas A.* Report on a collection of Natantia (Crustacea Decapoda) from the Bay of Izmir and its neighborhood // Sci. Rep. Fac. Sci. Ege. Univer. 1968. № 51. P. 3-46.
- Gemmel P.,* 1980. Feeding habits and structure of the gut of the Australian freshwater prawn *Paratya australiensis* Kemp (Crustacea, Caridea, Atyidae) // Proc. Linn. Soc. N. S. W. 1980. V. 103. 3. P. 209-216.
- George M. G, Rao P. V.* On some decapod crustaceans from the southeastern coast of India // Symp. Ser. mar. biol. Assoc. India, № 2, 1965-66. Proc. Symp. Crustacea, 1966. V. 1. P. 327-336.
- Georgiades C, Georgiades G,* Zur Kenntnis der Crustacea Decapoda des Golfes von Thessaloniki // Crustaceana. 1974. V. 26. № 3. S. 240-248.
- Gibbons M.J., Macpherson E., Barange M.* Some observations on the pelagic decapod *Pasiphaea semispinosa* Holthuis 1951 in the Benguela upwelling system // South African journal of marine science. 1994. № 14. P. 59-67.
- Gooding R.M.* Trapping surveys for the deepwater caridean shrimps, *Heterocarpus laevigatus* and *H.ensifer*, in the Northwestern Hawaiian Islands // Mar. Fish. Rev. 1984. V.46 №2. P. 18-26.
- Gordon I., Ingle R. W.* On a pelagic penaeid prawns, *Funchalia woodwardi* Johnson, new to the British fauna //J. mar. biol. Ass. U. K. 1956. V. 35. P. 475-481.
- Gore R.H.,* Abyssobenthic and abyssopelagic penaeoidean shrimp (Families Aristeiidae and Penaeidae) from Venezuela basin, Caribbean Sea (Decapoda, Caridea) // Crustaceana. 1985. V. 48. № 3. P. 269-285.
- Gore R.H.* Some rare species of abyssobenthic shrimps (Families Crangonidae, Glyphocrangonidae and Nematocarcinidae) from Venezuela basin, Caribbean Sea (Decapoda, Caridea) // Crustaceana. 1985a. V. 49. № 2. P. 119-138.
- Griffiths D.* Foraging costs and relative prey size // Amer. Natur. 1980. V. 116. № 5. P. 743-752.
- Grippa G.* A revision of gen. *Pelagopenaeus* Burkenroad, 1934 and *Funchalia* Johnson, 1867 (Crustacea, Decapoda, Penaeidea) // Inv. Pesq. 1987. V. 51 (Supl. 1). P. 73-86.
- Gruner H.-E.* Stamm Arthropoda. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. I: Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta) / Gustav Fischer Verlag. 1993. Jena: S. 341-442.
- Gutt J., Gorny M., Antz W.* Spatio distribution of Antarctic shrimps (Crustacea: Decapoda) by underwater photography // Antarctic Science. 1991. V. 3. № 4. P. 363-369.
- Gutu M.* Recent changes in the Decapod fauna of Romanian black sea littoral //Trav. Mus. Hist. nat. "Grigor Antipa". 1980. V. 21. Bukuresti: P. 103-109.
- Hanamura Y.* A check list of pelagic shrimps from Japanese waters // Ann. Rep. Inst.Oceanic Res. & Develop. Tokai Univ. 1979. №1.161-181
- Hanamura Y.* Pelagic shrimps (Penaeidea and Cridea) from Baja California and its adjacent region with description of a new species // Bui. Biogeogr. Soc. Japan. 1983. V. 38. № 8. P. 51-85.
- Hanamura Y, Matsuoka M.* Feeding habits of the sand shrimp, *Crangon uritai* Hayashi & Kim, 1999, in the central Seto Inland Sea, Japan // Crustaceana. 2003. V. 76. № 8. P. 1017-1024.
- Hanamura Y, Takeda M.* Family Pandalidae (Crustacea, Decapoda, Caridea) collected by the R.V. "Soela" from the northwest Australian // Bull. Nat. Sci. Mus., Tokyo (A). 1987. V. 13. P. 103-121.
- Hargreaves, P. M.* 1984. The distribution of Decapoda (Crustacea) in the open ocean and near-bottom over an adjacent slope in the northern North-East Atlantic ocean during autumn 1979 // J. mar. boil. Ass. U.K. V. 64: P. 829-857.

Hart C.W., Jr., Maning R.B. Two new shrimps (Procarididae and Agostocarididae, new family) from marine caves of the Western North Atlantic // J. Crust. Biol. 1986. V. 6. № 3. P. 408-416.

Hayashi K-I. Revision of the *Pasiphaea cristata* Bate, 1888 species group of *Pasiphaea* Savigny, 1816, with descriptions of four new species, and referral of *P. australis* Hanamura, 1989 to *Alainopasiphaea* Hayashi, 1999 (Crustacea: Decapoda: Pasiphaeidae) // Mem. Mus. natn. d'hist. nat. 2004. V. 191. P. 319-373.

Hayashi K-I., Kim J.N. Revision of the East Asian species of *Crangon* (Decapoda: Caridea: Crangonidae) // Crust. Res. 1999. № 28. P. 62-103.

Hayashi K-I., Miyake S. Bathypelagic caridean shrimps collected by "Koyo Mara" during the International Indian. Ocean Expedition // Occ. Pap. Zool. Lab. Fac. Agric. Kyushu Univ. 1969. V. 2. № 4. P. 59-77.

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

Heegaard P. On behaviour, sex-ratio and growth of *Solenocera membranacea* (Risso) (Decapoda, Penaeidae // Crustaceana. 1967. V. 13 (2). P. 227-237.

Heffernan J.J., Hopkins Th. L. Vertical distribution and feeding of the shrimp genera *Gennadas* and *Bentheogennema* (Decapoda: Penaeidea) in the Eastern Gulf of Mexico // J. Crust. Biol. 1981. V. 1. № 4. P. 461-473.

Hendrickx M.E., Estrada Navarrete M.D. Los camarones pelagicos (Crustacea: Dendrobranchiata y Caridea) del Pacifico Mexicano // CONABIO. Inst. Ciencias del Mar y Limnol. Univers. Nac. Autonoma de Mexico. 1996. 155 p.

Hendrickx M.E., Wicksten M.K Los Pandalidae (Crustacea: Caridea) del Pacifico Mexicano, con una clave para su identificacion // Caldasia. 1989. V. 16 (76). P. 71-86.

Hipeau-Jacquotte R. Etude des crevettes Pontoniinae (Palaemonidae) associees aux mollusques Pinnidae a Tulear (Madagascar). 22. Alimentation // Tethys. 1972. № 3. P. 287-295.

Holthuis L.B. The Caridean Crustacea of Tropical West Africa // Atlantide Rep. 1951. V. 2. 187 p.

Holthuis L.B. Crustaces Decapodes Macreres // Res. sci. expd. oceanogr. beige, eaux cotieres afric. Atl. Sud. (1948-1949). 1952. V. 3 (2). 88 p.

Holthuis L.B. The Crustacea Decapoda Macrara of Chile. Reports of the Lund University Chile Expedition 1928-1949 // Lunds Univ. Arssk. N.F. Avd. 2. 1952a. Bd. 47. № 10. 110 p.

Holthuis L.B. The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana) / Zool. Verhand. № 44, 1959. 235 p.

Holthuis L.B. Caridean shrimps found in land-locked saltwater pools at four indo-west pacific localities (Sinai peninsula, Funafuti atoll, Maui and Hawaii Islands), with the description of one new Genus and four new Species // Zool. Verhan. 1973. V. 128. P. 1-48.

Holthuis L.B. Shrimps and Prawns of the World. An annotated Catalogue of Species of Interest to Fisheries / FAO Species Catalogue. V. 1. FAO Fisheries Synopsis, 1980. № 125. Rome. 270 p.

Holthuis L.B. The recent genera of Caridean and Stenopodidean shrimps (Crustacea, Decapoda) with appendix on order Amphionidacea / Nat. Natuurhist. Mus. 1993. Leiden: 328 p.

Hudon C, Parsons D.G., Crawford R. Diel pelagic foraging by a pandalid shrimp (*Pandalus montagui*) off Resolution Island (eastern Hudson Strait)// Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 565-576

Hyslop E.J. Stomach contents analysis — a review of methods and their application // J. Fish. Biol. 1980. V. 17. P. 411-429.

Inada T. Studies on the Merlucciid Fishes // Bui. Far. Seas. Fish. Res. Lab. 1981. V. 18. 172. p.

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

Ivanov B.G., Hassan A.K.M. Penaeid shrimps (Decapoda, Penaeidae) collected of East Africa by the fishing vessel "Van Gogh". *I.Solenocera ramadani* sp.nov., and commercial species of the genera *Penaeus* and *Metapenaeus* // Crustaceana. 1976. 30, № 3. P. 241-251.

Ivanova I.V. About *Pandalus borealis* (Kroyer, 1848) nutrition of Flemish Cap // NAFO SCR. 2000. Doc. 00/65. Serial № 4307. 7 p.

Iwasaki N., Nemoto T. Pelagic shrimps (Crustacea, Decapoda) from the Southern Ocean between 150°E and 115°E // Mem. Natl. Inst. Polar. Res. Ser. 1987. E. № 38. P. 16-18.

Jayachandran K V. Palaemonid prawns. Biodiversity, taxonomy, biology and management / Science Publishers, Inc. 2001. Enfield: NH. USA. 500 p.

Judkins D.C., Fleminger A. Comparison of foregut contents of *Sergestes similis* obtained from net collections and albacore stomachs // Fish. Bull. 1972. V. 70. № 1. P. 217-223.

Kemp S. W. The Decapoda Natantia of the coasts of Ireland // Fish. Ireland sci. Invest., annee 1908. 1910. V. 111. 190 p.

Kemp S. W. Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. XVII. On various Caridea // Rec. Indian Mus. 1925. V. 27. P. 249-343.

Kensley B. The South African Museum's Meiring Naude cruises. Part 5. Crustacea, Decapoda, Reptantia and Natantia // Ann. South Afric. Museum. 1977. V. 74. № 2. P. 263-331.

Kensley B. Pelagic shrimp (Crustacea: Decapoda) from shelf and oceanic waters in the southeastern Atlantic Ocean off South Africa // Proc. Biol. Soc. Washington. 2006. V. 119. № 3. P. 384-394.

Kensley B., Tranter H.A., Griffin D.J.G. Deepwater decapod Crustacea from Eastern Australia (Penaeidea and Caridea) // Rec. Austr. Mus. 1987. V. 39. P. 263-331.

Kensley B., Walker I. Palaemonid shrimps from the Amazon basin, Brazil (Crustacea: Decapoda: Natantia) // Smiths. Contrib. Zool. 1982. № 362. 28 p.

Kensley B., Williams D. N. New shrimps (Families Procarididae and Atyidae) from a submerged lava tube on Hawaii // J. Crust. Biol. 1986. V. 6. No 3. P. 417-437.

Kikuchi T., Omori M. Vertical distribution and migration of oceanic shrimps at two locations off the Pacific coast of Japan. Deep-Sea Res. 1985. V. 32. № 7. P. 837-851.

Kim J.N., Hayashi K-I. *Syncrangon*, a new crangonid genus, with redescription of *S. angusticauda* (de Haan) and *S. dentata* (Balss) (Crustacea, Decapoda, Caridea) from East Asian waters // Zool. Sci. 2003. V. 20. P. 669-682.

King M. G. Increasing interest in the tropical Pacific deepwater shrimps Australian Fisheries //1981. V. 40. P. 33-41.

King M.G. The species and depth of deepwater caridean shrimps near some southwest Pacific Islands // Crustaceana. 1984. V. 47. P. 174-191.

King M. G. Distribution and ecology of deepwater caridean shrimps (Crustacea) near tropical Pacific Islands // Marine Science. 1987. V.41. P. 192-203.

King M.G. Topic review: deepwater shrimps. Inshore Fish // Res. South Pacific Comiss. 1988. Workshop on Pacific Inshore Fish. Resource WP. № 13. 25 p.

Kishinoye K. Japanese species of the genus *Penaeus* // J. Fish. Bureau. Tokyo. 1900. V. 8. № 1.29 p.

Komai T. Revision of *Argis dentata* and related species (Decapoda: Caridea: Crangonidae), with description of a new species from the Okhotsk sea // J. Crust. Biol. 1997. V. 17. № 1. P. 135-161.

Komai T. A revision of the genus *Pandalus* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Pandalidae) // J. Nat. Hist. 1999. V. 33. P. 1265-1372.

Komai T., Amaoka K. A new species of the genus *Sclerocrangon* from Urup Island, Kurile Island and East of Hokkaido (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) // Proc. Jap. Soc. Syst. Zool. 1991. №44. P. 26-37.

Konchina Yu.V. Epibenthic species in the Benguela system // Collect. Sci. Pap. ICSEAF. Reel. Doc. Sci. 1989. Madrid: CIPASE. V. 16, № 1. P. 149-168.

- Kohn J., Gosselck F. Bestimmungsschlüssel der Malakostraken der Ostsee // Mitt. Zool. Mus. Berl. 1989. Bd. 65. IMS.
- Krey J. Der Detritus in Meere // J. Cons. internat. explor. mer. 1961. V. 26. P. 26-34
- Krey J. Die mittlere Tiefenferteilung von Seston, Microbiomasse und Detritus im nordlichen Nordatlantik // Kieler Meerforsch. 1964. V. 20. № 1. P. 18.
- Krygier, E.E., Percy W.G. Vertical distribution and biology of pelagic Decapod Crustaceans off Oregon // J. Crust. Biol. 1981. V. 1. № 1. P. 70-95.
- Krumbach Th. Arthropoda: Allgemeine Crustacea // Handbuch der Zoologie. 3. Band. 1. Halfte. 1926 und 1927. Berlin und Leipzig: 1158 s.
- Kubo I. Studies on the penaeids of Japanese and its adjacent waters // J. Tokyo Coll. Fish. 1949. V. 36. № 1. 467 p.
- Kuderskaya R.A. The feeding of the scorpionfish *Helicolenus maculatus* (Cuvier) in the sotheast Atlantic and *Helicolenus tristanensis* (Siversten) on the Valdivia Bank // ICSEAF (Part II). Colin, scient. Rap. int. Comm. SE Atl. Fish. 1980. P. 211-216.
- Lagardere J.-P. Les crevettes des cotes du Maroc // Trav. l'Inst. Sci. Cherif. Fac. Sci. Ser. Zool. 1971. № 36. Rabat: 140 p.
- Lagardere J.-P. Recherches sur l'alimentation des crevettes de la pente continentale marocainee // Tethys. 1972. V. 3. № 3. P. 655-675.
- Lagardere J.-P. Donnees sur la biologie et sur l'alimentation de *Dichelopandalus bonnieri* (Crustaces — Natantia) dans le Golfe de Gascogne // Tethys. 1973. V. 5. № 1. P. 155-166.
- Lagardere J.-P. Recherches sur l'alimentation des crevettes bathypelagiques du talus continental du Golfe de Gascogne // Rev. Trav. Inst. Peches marit. 1976. V. 39. № 2. P. 213-229.
- Lagardere J.-P. Recherches sur le regime alimentaire et le comportement predateur des decapodes benthiques de la pente continentale de l'Atlantique Nord-oriental (Golfe de Gascogne et Maroc) // Pergamon Press. London and New York. 1977. P. 397-408.
- Lefevere S. Les crevettes du Nigeria // Bull. inst. roy. sci. natur. Belg. 1970. V. 46, № 25, 7 p.
- Le Gall J.-Y., L'Herroux M. Crustaces pelagiques susceptibles de peches experimentales en Atlantique Nord et en Mediterraenea occidentale // Rapp. Sci. Techn. 1972. V. 8. 3 p.
- Lenz H, Strunck K. Die Decapoden der Deutschen Sudpolar-Expedition 1901-1903. I. Brachyuren und Macruren mit Ausschluss der Sergestiden // Deutsche Siidpolar Exp. 1901-1903. 1914. 15. Bd. Zoologie. VII. Bd. S. 257-346.
- Lesel R. Detritus et decomposeurs dans les ecosytemes aquatiques. // Piscicult. Etang. Actes. congr. piscicult. Etang., Arbonne-la-Forêt, 1980. Paris: 1981. P. 31-36.
- Levinton J. S., Bianchi T. S. Nutrition and food limitation in the growth of mud snails (Hydrobiidae) // J. Mar. Res. 1981. V. 39. № 3. P. 531-545.
- Longhurst A.R. Shrimp potential of the Eastern Gulf of Guinea // US Fish Wildlife Serv. Comm. Fish. Rev. 1965. V. 27. № 11, p. 9-12.
- Macpherson E. Crustaceos Decapodos capturados en las costas de Namibia // Result. Exped. Cient. (suppl. Investigation Pesquera). 1983. V. 11. P. 3-79.
- Macpherson E. Crustaceos Decapodos del Banco Valdivia (Atlantico sudoriental) // Res. Exp. Cient. 1984. V. 12. P. 39-105.
- Macpherson E. New records of Decapods Crustaceans from the coast off Namibia, South West Africa, with the descriptions of two new species // Invest. Pesq. 1988. V. 52. № 1. 51-66.
- Macpherson E. Biogeography and community structure of the decapod crustacean fauna off Namibia (Southeast Atlantic) // J. Crust. Biol. 1991. V. 11. № 3. 401-415.
- Manning R.B. A monograph of the West African stomatopod Crustacea // Atlantide Rap. 1977. V. 12. Copenhagen: 179 p.
- Manton S.M. Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1964. Ser. B. Biol. Sci. 737. V. 247. 183 p.

- Marioghae I.E.* Trophic relationships of the white estuarine prawn *Nematopalaemon hastatus*. (Aurivillius 1898) (Decapoda, Palaemonidae) // Rev. hydrobiol. trop. 1989. V. 22. № 4. 289-294.
- Marte C.* The food and feeding of *Penaeus monodon* Fabricius collected from Makao River, Aclan, Philippines (Decapoda Natantia) // Crustaceana. 1980. V. 38. № 3. P.225-236.
- Martin J. W., Davis G.E.* An updated classification of the recent Crustacea // Nat. Hist. Mus. Los Angeles County. Sci. Ser. 2001.V. 39. 123 p.
- Martin J. W., Haney T.A.* Decapod crustaceans from hydrothermal vents and cold seeps: a review through 2005 // Zool. J. Linnean Soc. 2005. V. 145. P. 445-522.
- Mauchlin J., Gordon J.D.M.* The food and feeding of the deep-sea morid fish *Lepidion eques* (Gunther, 1887) in the Rockall trough // J. mar. biol. Ass. U.K. 1980. V. 60. P. 1053-1059.
- Maurin C.* Repartition des crevettes profondes sur les cotes sud du bassin occidental de la Mediterranee et dans la region atlantique ibero-marocaine // Rapp. Comm. int. Mer. Medit. 1961. V. 16. №2. P. 529-532.
- Maurin C.* Les crustaces captures par la "Thalassa" au large des cotes nordouest africaines // Rev. roum. Biol. Zool., 1968, V. 13. № 6. P. 479-493.
- Maurin C, Carries C* Note preliminaire sur l'alimentation des crevettes profondes // Rapp. Comm. int. Mer Medit. 1968. V. 19. № 2. P. 155-156.
- Miller D.G.M., Augustin L.J., Hampton J.* An unusual record of the prawn *Funchalia woodwardi* (Crustacea: Decapoda) // S. Afric. J. mar. Sci. 1983. V. 1. P. 175-180.
- Mills E.I.* The community concept in marine zoology, with comments on continua and instability in some marine communities: a review // J. Fish. Res. Board Canada, 1969. V. 26. № 6, 1415-1428.
- Mistakidis M.N.* The biology of *Pandalus montagui* Leach // Fish. Invest.. Ser. 1957. V. 2. 52 p.
- Monod Th.* Crevettes et crabes de la cote occidentale d'Afrique // Mem. IF AN, 1966. №77. P. 103-234.
- Moore P.G., Rainbow P.S., Larson R.J.* The mesopelagic shrimp *Notostomus robustus* Smith (Decapoda: Oplophoridae) observed in situ feeding on the medusa *Atolla wyfilei* Haeckel in the Northwest Atlantic, with notes on gut contents and mouthpart morphology // J. Crust. Biol. 1993. V. 13. №4. 690-696.
- Moriarty D.J.W., Barclay M.C.* Carbon and nitrogen content in food and assimilation efficiencies of penaeid prawns in the Gulf of Carpentaria // Austral. J. Mar. & Freshwat. Res. 1981. V. 32. №2. P. 245-251.
- Nigmatullin Ch.M.* Towards the correct methodology of cephalopod feeding study: review of some neglected problems // Libro de resumenes III Simp. Intern, sobre calamares del Pacifico y II Taller Intern, sobre calamares (28 Nov.-2 Dec. 2005, Lima, Peru). 2005. № 34. Callao. Peru: IMARPE. 3 p.
- Nishida S., Pearcy W.G., Nemoto T.* Feeding habits of mesopelagic shrimps collected off Oregon // Bui. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. 1988. V. 26 (part I). P. 99-108.
- Nomura H., Filho J.F.* A shrimp exploratory survey in norther and northeastern Brazil, with some biological observations of *Penaeus aztecus* // FAO World Sci. Conf. BCSP. 1967. E-I. P. 220-230.
- Nouvel H., Holthuis L.B.* Les Processidae (Crustacea Decapoda Natantia) des eaux europeenes // Zool. Verhand. 1957. № 32. 81 p.
- Oh Chul-Woong, Harnoll R.G., Nash R.D.M.* Feeding ecology of the common shrimp *Crangon crangon* in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2001. V. 214. P. 211-223.
- Omori M.* The biology of the pelagic shrimps in the ocean // Adv. mar. Biol. 1974. V. 12. P. 233-324.

Pakhomov E.A., Froneman P. W., Kuun P.J., Balarin M. Feeding dynamics and respiration of the bottom-dwelling caridean shrimp *Nauticaris marionis* Bate, 1888 (Crustacea: Decapoda) in the vicinity of Marion Island (Southern Ocean) // *Polar Biol.* 1999. V. 21. P. 112-121.

Parin N.V., Mironov A.N., Nesis K.N. Biology of the Nazca and Sala y Gomez submarine ridges, an outpost of the Indo-West Pacific fauna in the Eastern Pacific Ocean: composition and distribution of the fauna, its communities and history // *Advanc. Mar. Biol.* 1997. V. 32. p. 145-242.

Parsons D.G., Colbourne E.B., Lilly G.R., Kulka D.W. Northern shrimp (*Pandalus borealis*) on Flemish Cap (NAFO Division 3M) — oceanography, fishery and biology. // *J. Northwest Atlantic Fishery Sci.* 1998. V. 24. 27 p.

Parsons D.G., Frechette J. Fisheries for northern shrimp (*Pandalus borealis*) in the Northwest Atlantic from Greenland to the Gulf of Maine. // In: Ed. J.F.Caddy. *Marine invertebrate Fisheries: their assesment and management.* 1989. Part 3. J.Wiley & Sons, Inc. P. 63-85.

Pequegnat L.H. Deep-sea caridean shrimps with descriptions of six new species // *Texas A & M Univ. Ocean. Studies. I. Contrib. Biol Gulf of Mexico.* 1970. V. 4. P. 59-123.

Perez-Farfante I. Western Atlantic shrimps of the genus *Penaeus* // *Fish. Bull.* 1969. V. 67, № 3. U. S. Fishery & Wildlife Serv. P. 461-591.

Perez Farfante I., Kensley B. Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world. Keys and Diagnoses for the families and genera / *Mem. Mus. Natn. d'Hist. Nat.* 1997. T. 175. 233 p.

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

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

Postel E. Elements pour une classification ecologie resonee da la faune exploitee (milieu marin) // *Bull. Mus. Natn. Hist. nat. Paris.* 1973. 3 ser. № 157. Ecologie generale. 14. P. 233-245.

Price K.S., Jr. Biology of the sand shrimp, *Crangon septemspinosa*, in the shore zone of the Delaware Bay region // *Univ. Delaware Mar. Lab.* 1961. Contrib. № 29. Newark & Lewes. Delaware: P. 244-255.

Provenzano A.I., jr., Feeding behavior of the primitive shrimp, *Procaris* (Decapoda, Procarididae) // *Crustaceana.* 1978. V. 35. № 2. 170-176.

Rainer S.F. Diet of prawns from the continental slope of North-West Australia // *Bui. Mar. Sci.* 1992. V. 50. № 2. P.258-274.

Rathbun M.J. The Brachyura and Macrura of the Hawaian Islands // *Bull. U.S. Fish. Coram.* 1906. V. 23. №3. P. 827-930.

Relini-Orsi L., Costa M. R. Segnalazione di *Funchalia woodwardi* Johnson in Mar Ligure (Crustacea Decapoda Penaeidae)//*Boll. Mus. e Inst. biol. Univ. Genova.* 1975. V. 43. P. 33-39.

Renfro W.C., Percy W.G. Food and feeding apparatus of two pelagic shrimps // *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 1966. V. 23. № 12. P. 1971-1975.

Roberts T.W., Pequegnat W.E. Deep-water decapod shrimps of the family Penaeidae // in: W.E.Pequegnat, F.A. Chace, jr (eds.), *Contributions on the biology on the biology of the Gulf of Mexico.* 1970. V. 1. № 3. P. 21-57.

Roberts D., Gebruka., Levin V., Manship B.A.D. Feeding and digestive strategies in deposit-feeding holothurians //*Oceanogr. & Mar. Biol. Annual Rev.* 2000. V. 38. P. 257-310.

Robertson A.I. Abundance, diet and predators of juvenile banana prawns, *Penaeus merguensis*, in a tropical mangrove estuary // *Austral. J. Mar & Freshw. Res.* 1988. V. 39. № 4. P. 467-478.

- Romero M. C., Lovrich G.A., Tapella F., Thatje S. Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) in the Beagle Channel, Argentina // J. mar. Biol. Ass. U.K. 2004. V. 84. P. 359-365.
- San Feliu U. M., Alcaraz M. Estudio de la alimentacion en el langostino // Publ. Tec. Junta. Est. Pesca. 1971. № 9. P. 239-252.
- Santaella E., Bravo de Laguna J. The family Pandalidae (Crustacea, Decapoda, Caridea) in the Canary Island. Species and distribution // Intern. Counc. Expl. Sea. 1975. Shellfish & Benthos Comm. CM. R:41. 8p.
- Saunders W.B., Hastie L.C Remote camera and trapping survey of the deep-water shrimps *Heterocarpus laevigatus* and *H. ensifer* and the geryonid crab *Chaceon granulatus* in Palau // Mar. Fish. Rev. 1992. V. 54. № 1. 15-25.
- Sasaki K., Nishizawa S. Vertical flux profiles of particulate material in the sea off Sanriku//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1981. V. 6. № 2. P. 191.
- Scalera Liaci L., Piscitelli G., Sciscioli M. Ricerche sull'alimentazione naturale di «*Penaeus kerathurus*» (Forsk., 1775) //Oebalia. 1982. V. 8. P. 15-29.
- Schumacher H. Das commensal ische Verhältniss zwischen *Periclemenes imperator* (Decapoda: Palaemonidae) und *Hexabranchnus sanguineus* (Nudibranchia: Doridacea) // Mar.Biol. 1973. V. 22. № 4. P. 355-360.
- Schwamborn R., Criales MM. Feeding strategy and daily ration of juvenile pink shrimp (*Farfantepenaeus duorarum*) in a South Florida seagrass bed // Mar. Biol. 2000. V. 137. P. 139-147.
- Shannon L. V. The tunas of the Benguela region off Southern Africa — A synthesis// SCRS 1986. V. 86. № 31. IKKAT. 23 p.
- Siegfried C. A. Trophic relation of *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun: predation on the opossum shrimp, *Neomysis mercedis* Holmes // Hydrobiologia. 1982. V. 89. P. 129-139.
- Sitts R.M., Knight A. W. Predation by the estuarine shrimps *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun //Biol. Bull. № 156. 1979. P. 356-368.
- Snodgrass R.E. Comparative studies on the jaws of mandibulate arthropods // Smiths, misc. Col. Ins. 1950. V. 166. № 1. 85 p.
- Storch V., Bluhm B.A., Arntz W.E. Microscopic anatomy and ultrastructure of the digestive system of three Antarctic shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) // Polar. Biol. 2001. V. 24. P. 604-614.
- Springer S., Bullis H.R. Collection by the Oregon in the Gulf of Mexico //U.S. Fish Wildl. Serv. spec. sci. Rep. Fish. 1956. № 196. 134 p.
- Struhsaker P., Aasted D.S. Deepwater shrimps trapping in the Hawaiian Islands // Mar. Fish. Rev. 1974. V. 36. № 10. P. 24-30.
- Taylor D.L. Predation on post-settlement winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* by sand shrimp *Crangon septemspinosa* in NW Atlantic estuaries // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2005. V. 289. P. 245-262.
- Thompson J.R. The Caridean Superfamily Bresilioidea (Decapoda: Natantia). A revision and a discussion of its validity and affinities // Crustaceana. 1963. V. 11. P. 125-140.
- Thompson J.R. Comments on phylogeny of section Caridea (Decapoda Natantia) and the phylogenetic importance of the Oplophoridae // Proc. Symp. Crust. Mar. Biol. Ass. Indian. 1967. Part I: 314-326.
- Thurston M.H. The marine flora and fauna of the Isles of Scilly. Crustacea, Eucarida // J. nat. Hist. 1970. №4. P. 239-248.
- Tiews K., Bravo S.A., Ronquillo J.A. On the food and feeding habits of some Philippine shrimps in Manila Bay and San Miguel Bay // Proc. Indo-Pacific Fish.Coun. 1968. 13 (III). P. 85-92.

Torti M.R., Boschi E.E. Nuevos aportes al conocimiento de los crustaceos decapodos Caridea del genero *Campylonotus* Bate, 1888 // Physis. 1973. Sect. A. V. 32. № 84. P. 65-84.

Tirkay M. Composition of the deep Red Sea macro- and megabenthic invertebrate fauna. Zoogeographic and ecological implications // In: Uiblein F., Ott J., Stachowitsch (Eds). Deep-sea and extremity shallow-water habitats: affinities and adaptations. Biosystematics and Ecology Ser. 1996. V. 11. P. 43-59.

Vereshchaka A.L. North Atlantic and Caribbean species of *Sergia* (Crustacea, Decapoda, Sergestidae) and their horizontal and vertical distribution // Steenstrupia. 1994. V. 20. № 3. P. 73-95.

Vereshchaka A.L. Revision of the genus *Sergia* (Decapoda: Dendrobranchiata: Sergestidae): taxonomy and distribution // Galathea Report. 2000. V. 18. Sci. Res. Danish Deep-Sea Exp. Round the World 1950-52. P. 69-207.

Wahle R.A. The feeding ecology of *Crangon franciscorum* and *Crangon nigricauda* in San Francisco Bay, California // J. Crust. Biol. 1985. V. 5. № 2. P. 311-326.

Walker A. O. Revision of the Podophthalmata and Cumacea of Liverpool Bay to May, 1892 // Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc. 1892. V. 6. Liverpool. P. 96-104.

Wallace J.B., Eggert S.L., Meyer J.L., Webster J.R. Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem // Ecological Monograph. 1999. V. 64. № 4. P. 409-442.

Walters J.F. Ecology of Hawaiian sergestid shrimps (Penaeidea, Sergestidae) // Fish. Bull. U.S. 1976. V. 74. № 4. P. 799-836.

Waren P.J., Sheldon R. W. Feeding and migration patterns of the pink shrimp, *Pandalus montagui*, in the estuary of river Crouch, Essex, England // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1967. V. 24. № 3. P. 569-580.

Wasmer R.A. Biology of the Antarctic Seas. 1986. V. 17. Washington.: American Geophysical Union. 86 p.

Wasmer R. A. Supplementary description of *Funchalia taaningi* Burkenroad, 1940 (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) from the Central Pacific Ocean and a new record of *F. villosa* (Bouvier, 1905) from the Eastern Indian Ocean // J. Nat. Hist. 1989. V. 23. P. 475-485.

Wassenberg T.J., Hill B.J. Natural diet of the tiger prawn *Penaeus esculentus* and *P. semisulcatus* II J.. Austral. Mar. and Freshw. Res. 1987. V. 38. № 1. P. 169-182.

Wenner E.L. Comparative biology of four species of glyphocrangonid and crangonid shrimp from the continental slope of the Middle Atlantic Bight // Canad. J. Zool. 1978. V. 56. № 5. P. 1052-1065.

Wenner E.L., Boesch D.F. Distribution patterns of epibenthic decapod Crustacea along the shelf-slope coenocline, Middle Atlantic Ridge, U.S.A // Bull Biol. Soc. Wash. 1979. V. 3. P. 106-133.

Weymouth F. W., Lindner M.J., Anderson W.W. A summary of the life history of the common shrimp (*Penaeus setiferus*) // Trans. Amer. Fish. Soc. 1932. V. 62. 26 p.

Wilcox J.R., Jeffries H.P., 1974. Feeding habits of the sand shrimp *Crangon septemspinosa* II Biol. Bull. V. 146. P. 424-434.

Wienberg R. On the food and feeding habits of *Pandalus borealis* (Kroyer 1838) // Intern. Coun. Expl. Sea. 1980. Shellfish Comm. K: 9. 25 p.

Wienberg R. On the food and feeding habits of *Pandalus borealis* (Kroyer 1838) // Arch. Fisch. Wiss. 1981. V. 31. № 1. P. 123-137.

Wollebaek A. Remarks on Decapod Crustaceans of the North Atlantic and Norwegian fiords. I. Notes on various Macrura // Bergens Museum Aarbog. 1908. № 12. P. 24-30.

Yokoya Y. On distribution of decapod crustaceans in habiting the continental shelf around Japan, chiefly based upon the materials collected by S.S.Soyo-Maru, during the year 1923-1930 // J. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ. 1933. V. 12. № 1. 226 p.

Zariquiey Alvarez R. Crustaceos decapodos ibericos // Inv. Pesq. 1968. V. 32. 510 p.

Содержание

Резюме.....	3
Введение.....	16
Материал.....	19
Методика.....	22
Питание креветок.....	26
Описание состава пищи у исследованных видов.....	26
Семейство Sergestidae.....	26
<i>Sergia regalis</i> (Gordon 1939).....	26
<i>Sergia grandis</i> (Sund 1920).....	30
<i>Sergia robusta</i> (Smith 1882).....	30
<i>Sergia splendens</i> (Sund 1920).....	32
<i>Sergestes diapontius</i> Bate 1881.....	33
<i>Sergestes atlanticus</i> H. Milne-Edwards 1830.....	33
Сравнительная характеристика питания креветок из семейства Sergestidae.....	34
Семейство Penaeidae.....	37
Подсемейство Penaeinae.....	37
<i>Farfantepenaeus notialis</i> (Perez Farfante, 1967).....	37
<i>Farfantepenaeus subtilis</i> (Perez Farfante 1967).....	49
<i>Farfantepenaeus brasiliensis</i> (Latreille 1817).....	50
<i>Melicertus kerathurus</i> (Forsk., 1775).....	50
Сравнительная характеристика состава пищи у креветок <i>Penaeus sensu lato</i>	52
<i>Parapenaeopsis atlantica</i> Balss 1914.....	56
<i>Metapenaeopsis miersi</i> (Holthuis 1952).....	58
<i>Parapenaeus longirostris</i> (Lucas, 1846).....	60
<i>Parapenaeus fissuroides indica</i> Crosnier 1985.....	65
Подсемейство Funchaliinae.....	67
<i>Funchalia villosa</i> (Bouvier, 1905).....	67
<i>Funchalia woodwardi</i> Johnson, 1867.....	69
Сравнительная характеристика состава пищи у креветок подсемейства Funchaliinae.....	71
Семейство Solenoceridae.....	71
<i>Hadropenaeus lucasii</i> (Bate 1881).....	71
<i>Haliporoides thriarthrus</i> Stebbing, 1974.....	75
<i>Haliporoides madagascariensis</i> Crosnier, 1978.....	75
<i>Hympenopenaeus halli</i> Bruce, 1966.....	78
<i>Hympenopenaeus chacei</i> Crosnier, Forest 1969.....	79
<i>Hympenopenaeus debilis</i> Smith 1882.....	79
<i>Solenocera africana</i> Stebbing 1917.....	81
<i>Solenocera membranacea</i> (Risso 1816).....	83
<i>Solenocera choprai</i> Nataraj 1945.....	84
<i>Solenocera mutator</i> Burkenroad 1938.....	85
Семейство Aristeidae.....	86
<i>Aristeus varidens</i> Holthuis, 1951.....	86
<i>Aristeus semidentatus</i> Bate, 1881.....	92
<i>Aristeus antennatus</i> (Risso, 1816).....	93
<i>Aristeopsis edwardsianus</i> (Johnson, 1867).....	94
<i>Aristeomorpha foliacea</i> Wood Mason 1891.....	97
<i>Austropenaeus nitidus</i> (Risso 1827).....	98
Сравнительная характеристика питания креветок семейства Aristeidae.....	100

Семейство Benthescymidae	104
<i>Gennadas valens</i> (Smith, 1884)	104
<i>Gennadas brevirostris</i> Bouvier 1905.....	107
<i>Benthescymus investigatoris</i> Alcock et Anderson, 1899	107
<i>Benthescymus iridescens</i> Bate 1881	108
<i>Benthescymus bartletti</i> Smith 1882.....	108
Сравнительная характеристика состава пищи у креветок семейства Benthescymidae	109
Семейство Sicyonidae	ПО
<i>Sicyonia galeata</i> Holthuis 1952.....	110
<i>Sycionia nasica</i> Burukovsky 1990.....	112
Семейство Oplophoridae	112
<i>Systellaspis debilis</i> (A. Milne-Edwards 1881)	112
<i>Systellaspispellucida</i> (Filhol 1885).....	124
<i>Acanthephyrapurpurea</i> A. Milne-Edwards 1881	125
<i>Acanthephyra pelagica</i> (Risso 1816)	131
<i>Acanthephyra acanthitelsonis</i> Bate 1888.....	137
<i>Acanthephyra kingsleyi</i> Bate, 1888	140
<i>Acanthephyra eximia</i> Smith 1884	142
<i>Acanthephyra fimbriata</i> Alcock and Anderson 1894	144
<i>Oplophorus spinosus</i> (Brulle, 1339).....	144
<i>Oplophorus novaezealandiae</i> de Man, 1931	150
<i>Oplophorus gracilirostris</i> A. Milne-Edwards 1881.....	154
<i>Oplophorus typus</i> A. Milne-Edwards 1881.....	155
<i>Notostomus elegans</i> A. Milne-Edwards 1881	155
<i>Notostomus crosnieri</i> Macpherson 1984	155
<i>Ephyrina figueirai</i> Crosnier, Forest 1973	156
<i>Meningodora vesca</i> (Smith 1887).....	158
Семейство Pasiphaeidae	158
<i>Pasiphaea semispinosa</i> Holthuis, 1951.....	158
<i>Pasiphaea barnardi</i> Yaldwyn 1971.....	163
<i>Pasiphaea hoplocerca</i> Chace 1940	164
<i>Pasiphaea multidentata</i> Esmark 1866.....	164
<i>Pasiphaea grandicula</i> Burukovsky 1976	165
<i>Pasiphaea tarda</i> Kroyer 1845	167
<i>Pasiphaea sivado</i> (Risso 1816).....	167
<i>Parapasiphae sulcatifrons</i> Smith 1884	169
<i>Glyphus marsupialis</i> Filhol 1884	172
<i>Psathyrocaris infirma</i> Alcock & Anderson 1894.....	173
<i>Eupasiphae gilesii</i> (Wood-Mason 1893).....	173
Сравнительная характеристика питания креветок семейства Pasiphaeidae	174
Семейство Nematocarcinidae	176
<i>Nematocarcinus africanus</i> Crosnier et Forest 1973	176
<i>Nematocarcinus lanceopes</i> Bate 1888	178
<i>Nematocarcinus pseudocursor</i> Burukovsky 1991	179
<i>Nematocarcinus romenskyi</i> Burukovsky 2000.....	180
<i>Nematocarcinus sigmoides</i> Macpherson 1984.....	181
Сравнительная характеристика состава пищи у креветок семейства Nematocarcinidae.....	182
Семейство Stylodactylidae	184
<i>Styloactylus pubescens</i> Burukovsky 1990	184

Семейство Campylonotidae	184
<i>Campylonotus semistriatus</i> Bate 1888.....	184
<i>Campylonotus vagans</i> Bate 1888	185
Семейство Palaemonidae.....	185
<i>Palaemon elegans</i> Rathke 1837.....	185
<i>Nematopalaemon hastatus</i> (Aurivillius, 1898)	190
Сравнительная характеристика питания у креветок семейства Palaemonidae	192
Семейство Alpheidae	193
<i>Alpheus glaber</i> (Olivi 1792)	193
<i>Alpheus macrocheles</i> (Hailstone 1835)	194
<i>Alpheus</i> cf. <i>longiforceps</i> Hayashi, Nagata 2002.....	194
Краткая характеристика питания некоторых креветок из рода <i>Alpheus</i>	197
Семейство Hippolytidae	197
<i>Merhippolyte agulhasensis</i> Bate 1888.....	197
<i>Exhippolytina hastatoides</i> (Bals 1914)	198
<i>Chorismus antarcticus</i> (Pfeffer 1887).....	199
Семейство Pandalidae	200
<i>Pandalus borealis</i> Kroyer 1838	200
Сравнительная характеристика питания креветок из рода <i>Pandalus</i>	209
<i>Plesionika heterocarpus</i> (Costa, 1871).....	211
<i>Plesionika martia</i> (A. Milne-Edwards 1883).....	216
<i>Plesionika carinata</i> Holthuis, 1951.....	222
<i>Plesionika edwardsii</i> (Brandt 1851).....	228
<i>Plesionika acanthonotus</i> (Smith 1882).....	235
<i>Plesionika ensis</i> (A. Milne-Edwards 1881).....	238
<i>Plesionika holthuisi</i> Crosnier, Forest, 1968	240
<i>Parapanadalus longicauda</i> (Rathbun, 1901)	241
<i>Parapandalus narval</i> (Fabricius 1787).....	245
<i>Parapandalus brevipes</i> Crosnier, Forest 1968	246
<i>Pandalopsis ampla</i> Bate 1888.....	248
<i>Stylopandalus richardi</i> (Coutiere, 1905)	248
<i>Chlorotocus crassicornis</i> (Costa 1871).....	250
<i>Heterocarpus ensifer</i> A. Milne Edwards 1881	252
<i>Heterocarpus sibogae</i> de Man 1917	259
<i>Heterocarpus grimaldii</i> A. Milne-Edwards, Bouvier 1900	263
<i>Heterocarpus laevigatus</i> Bate, 1888.....	264
<i>Heterocarpus dorsalis</i> Bate, 1888	266
<i>Heterocarpus woodmasoni</i> Alcock 1901	266
<i>Heterocarpus gibbosus</i> Bate, 1888.....	266
<i>Heterocarpus vicarius</i> Faxon, 1893.....	267
Семейство Processidae	267
<i>Processa macrophtalma</i> Holthuis 1957.....	267
<i>Processa mediterranea</i> (Parisi 1915)	268
<i>Processa parva</i> Holthuis, 1951	268
<i>Processa borboronica</i> Holthuis, 1951	268
Сравнительная характеристика питания креветок рода <i>Processa</i>	269
Семейство Glyphocrangonidae	269
<i>Glyphocrangon wagini</i> Burukovsky 1990	269
<i>Glyphocrangon dentata</i> Barnard 1926.....	271
Семейство Crangonidae.....	271
<i>Crangon crangon</i> (L).....	271

<i>Crangon allmani</i> Kinahan 1857	294
Сравнительная характеристика питания креветок рода <i>Crangon</i>	303
<i>Notocrangon antarcticus</i> (Pfeffer 1887).....	306
<i>Parapontophilus gracilis</i> Smith 1882.....	307
<i>Aegaeon cataphracta</i> (Olivi 1792).....	308
<i>Aegaeon lacazei</i> (Gourret 1887).....	308
Сравнительная характеристика питания креветок семейства Crangonidae	309
Трофическая классификация креветок.....	310
Трофическая характеристика семейств	311
Классификация креветок по составу пищи	317
Классификация креветок по способам добывания пищи.....	323
Морфологические аспекты трофоадаптации у креветок	334
Общая характеристика строения мандибул	335
Связь строения мандибул с положением таксона в системе креветок	340
Особенности строения мандибул у креветок в связи с особенностями их питания....	344
К трофическим взаимоотношениям креветок и рыб.....	348
Трофические взаимоотношения <i>Merluccius polli</i> Cadenat 1950 (Gadiformes, Merluccidae) и креветок в водах Анголы	349
Трофические взаимоотношения между рыбой и креветками в атлантических водах Марокко (Северо-Восточная Африка)	353
О роли детрита в питании креветок	364
Литература	380

Contents

Resume	3
Introduction	16
Materials	19
Methods	22
Shrimp feeding	26
Description of food composition in studied species	26
Family Sergestidae	26
<i>Sergia regalis</i> (Gordon 1939)	26
<i>Sergia grandis</i> (Sund 1920)	30
<i>Sergia robusta</i> (Smith 1882)	30
<i>Sergia splendens</i> (Sund 1920)	32
<i>Sergestes diapontius</i> Bate 1881	33
<i>Sergestes atlanticus</i> H. Milne-Edwards 1830	33
Comparative characteristics of feeding of shrimp family Sergestidae	34
Family Penaeida	37
Subfamily Penaeinae	37
<i>Farfantepenaeus notialis</i> (Perez Farfante 1967)	37
<i>Farfantepenaeus subtilis</i> (Perez Farfante 1967)	49
<i>Farfantepenaeus brasiliensis</i> (Latreille 1817)	50
<i>Melicertus kerathurus</i> (Forsk., 1775)	50
Comparative characteristics of food composition in shrimps <i>Penaeus sensu lato</i>	52
<i>Parapenaeopsis atlantica</i> Balss 1914	56
<i>Metapenaeopsis miersi</i> (Holthuis 1952)	58
<i>Parapenaeus longirostris</i> (Lucas, 1846)	60
<i>Parapenaeus flssuroides indica</i> Crosnier 1985	65
Subfamily Funchaliinae	67
<i>Funchalia villosa</i> (Bouvier, 1905)	67
<i>Funchalia woodwardi</i> Johnson, 1867	69
Comparative characteristics of food composition in shrimp subfamily Funchaliinae	71
Family Solenoceridae	71
<i>Hadropenaeus lucasii</i> (Bate 1881)	71
<i>Haliporoides thriarthrus</i> Stebbing, 1974	75
<i>Haliporoides madagascariensis</i> Crosnier, 1978	75
<i>Hymenopenaeus halli</i> Bruce, 1966	78
<i>Hymenopenaeus chacei</i> Crosnier, Forest 1969	79
<i>Hymenopenaeus debilis</i> Smith 1882	79
<i>Solenocera africana</i> Stebbing 1917	81
<i>Solenocera nembranacea</i> (Risso 1816)	83
<i>Solenocera choprai</i> Nataraj 1945	84
<i>Solenocera mutator</i> Burkenroad 1938	85
Family Aristeidae	86
<i>Aristeus varidens</i> Holthuis, 1951	86
<i>Aristeus semidentatus</i> Bate, 1881	92
<i>Aristeus antennatus</i> (Risso, 1816)	93
<i>Aristeopsis edwardsianus</i> (Johnson, 1867)	94
<i>Aristeomorpha foliacea</i> Wood Mason 1891	97
<i>Austropenaeus nitidus</i> (Risso 1827)	98
Comparative characteristics of feeding of shrimp family Aristeidae	100
Family Benthescyridae	104

<i>Gennadas valens</i> (Smith, 1884)	104
<i>Gennadas brevirostris</i> Bouvier 1905.....	107
<i>Benthesicymus investigatoris</i> Alcock et Anderson, 1899	107
<i>Benthesicymus iridescens</i> Bate 1881	108
<i>Benthesicymus bartletti</i> Smith 1882.....	108
Comparative characteristics of feeding of shrimp family Benthesicymidae	109
Family Sicyonidae	110
<i>Sicyonia galeata</i> Holthuis 1952.....	110
<i>Sycionia nasica</i> Burukovsky 1990	112
Family Oplophoridae.....	112
<i>Systemaspis debilis</i> (A. Milne-Edwards 1881)	112
<i>Systemaspispellucida</i> (Filhol 1885).....	124
<i>Acanthephyra purpurea</i> A. Milne-Edwards 1881	125
<i>Acanthephyra pelagica</i> (Risso 1816).....	131
<i>Acanthephyra acanthitelsonis</i> Bate 1888.....	137
<i>Acanthephyra kingsleyi</i> Bate, 1888	140
<i>Acanthephyra eximia</i> Smith 1884	142
<i>Acanthephyra fimbriata</i> Alcock and Anderson 1894	144
<i>Oplophorus spinosus</i> (Brulle, 1339).....	144
<i>Oplophorus novaezealandiae</i> de Man, 1931	150
<i>Oplophorus gracilirostris</i> A. Milne-Edwards 1881.....	154
<i>Oplophorus typus</i> A. Milne-Edwards 1881.....	155
<i>Notostomus elegans</i> A. Milne-Edwards 1881	155
<i>Notostomus crosnieri</i> Macpherson 1984	155
<i>Ephyrina figueirai</i> Crosnier, Forest 1973	156
<i>Meningodora vesca</i> (Smith 1887).....	158
Family Pasiphaeidae.....	158
<i>Pasiphaea semispinosa</i> Holthuis, 1951.....	158
<i>Pasiphaea barnardi</i> Yaldwyn 1971.....	163
<i>Pasiphaea hoplocerca</i> Chace 1940.....	164
<i>Pasiphaea multidentata</i> Esmark 1866.....	164
<i>Pasiphaea grandicula</i> Burukovsky 1976	165
<i>Pasiphaea tarda</i> Kroyer 1845	167
<i>Pasiphaea sivado</i> (Risso 1816).....	167
<i>Parapasiphae sulcatifrons</i> Smith 1884	169
<i>Glyphus marsupialis</i> Filhol 1884	172
<i>Psathyrocaris infirma</i> Alcock & Anderson 1894	173
<i>Eupasiphae gilesii</i> (Wood-Mason 1893).....	173
Comparative characteristics of feeding of shrimp family Pasiphaeidae.....	174
Family Nematocarcinidae	176
<i>Nematocarcinus africanus</i> Crosnier et Forest 1973	176
<i>Nematocarcinus lanceopes</i> Bate 1888.....	178
<i>Nematocarcinus pseudocursor</i> Burukovsky 1991	179
<i>Nematocarcinus romenskyi</i> Burukovsky 2000.....	180
<i>Nematocarcinus sigmoides</i> Macpherson 1984.....	181
Comparative characteristics of feeding of shrimp family Nematocarcinidae	182
Family Stylodactylidae	184
<i>Stylodactylus pubescens</i> Burukovsky 1990	184
Family Campylonotidae.....	184
<i>Campylonotus semistriatus</i> Bate 1888.....	184
<i>Campylonotus vagans</i> Bate 1888	185

Семейство Palaemonidae.....	185
<i>Palaemon elegans</i> Rathke 1837.....	185
<i>Nematopalaemon hastatus</i> (Aurivillius, 1898).....	190
Comparative characteristics of feeding of shrimp family Palaemonidae.....	192
Family Alpheidae.....	193
<i>Alpheus glaber</i> (Olivi 1792).....	193
<i>Alpheus macrocheles</i> (Hailstone 1835).....	194
<i>Alpheus</i> cf. <i>longiforceps</i> Hayashi, Nagata 2002.....	194
Brief characteristics of feeding of some shrimp genus <i>Alpheus</i>	197
Family Hippolytidae.....	197
<i>Merhippolyte agulhasensis</i> Bate 1888.....	197
<i>Exhippolysmata hastatoides</i> (Bals 1914).....	198
<i>Chorismus antarcticus</i> (Pfeffer 1887).....	199
Family Pandalidae.....	200
<i>Pandalus borealis</i> Kroyer 1838.....	200
Comparative characteristics of feeding of shrimp genus <i>Pandalus</i>	209
<i>Plesionika heterocarpus</i> (Costa, 1871).....	211
<i>Plesionika martia</i> (A. Milne-Edwards 1883).....	216
<i>Plesionika carinata</i> Holthuis, 1951.....	222
<i>Plesionika edwardsii</i> (Brandt 1851).....	228
<i>Plesionika acanthonotus</i> (Smith 1882).....	235
<i>Plesionika ensis</i> (A. Milne-Edwards 1881).....	238
<i>Plesionika holthuisi</i> Crosnier, Forest, 1968.....	240
<i>Parapandalus longicauda</i> (Rathbun, 1901).....	241
<i>Parapandalus narval</i> (Fabricius 1787).....	245
<i>Parapandalus brevipes</i> Crosnier, Forest 1968.....	246
<i>Pandalopsis ampla</i> Bate 1888.....	248
<i>Stylopandalus richardi</i> (Coutiere, 1905).....	248
<i>Chlorotocus crassicornis</i> (Costa 1871).....	250
<i>Heterocarpus ensifer</i> A. Milne Edwards 1881.....	252
<i>Heterocarpus sibogae</i> de Man 1917.....	259
<i>Heterocarpus grimaldii</i> A. Milne-Edwards, Bouvier 1900.....	263
<i>Heterocarpus laevigatus</i> Bate, 1888.....	264
<i>Heterocarpus dorsalis</i> Bate, 1888.....	266
<i>Heterocarpus woodmasoni</i> Alcock 1901.....	266
<i>Heterocarpus gibbosus</i> Bate, 1888.....	266
<i>Heterocarpus vicarius</i> Faxon, 1893.....	267
Family Processidae.....	267
<i>Processa macrophtalma</i> Holthuis 1957.....	267
<i>Processa mediterranea</i> (Parisi 1915).....	268
<i>Processa parva</i> Holthuis, 1951.....	268
<i>Processa borboronica</i> Holthuis, 1951.....	268
Comparative characteristics of feeding of shrimp genus <i>Processa</i>	269
Family Glyphocrangonidae.....	269
<i>Glyphocrangon wagini</i> Burukovsky 1990.....	269
<i>Glyphocrangon dentata</i> Barnard 1926.....	271
Family Crangonidae.....	271
<i>Crangon crangon</i> (L).....	271
<i>Crangon allmani</i> Kinahan 1857.....	294
Comparative characteristics of feeding of shrimp genus <i>Crangon</i>	303
<i>Notocrangon antarcticus</i> (Pfeffer 1887).....	306

<i>Parapontophilus gracilis</i> Smith 1882	307
<i>Aegaeon cataphracta</i> (Olivi 1792)	308
<i>Aegaeon lacazei</i> (Gourret 1887).....	308
Comparative characteristics of feeding of shrimp family Crangonidae	309
Trophic classification of shrimps	310
Food composition in shrimps of different families	311
Classification of shrimps by food composition.....	317
Classification of shrimps by mode of food acquisition	323
Morphological aspects of shrimp tropho-adaptogenesis	334
General characteristics of mandible structure	335
Relations of mandible structure with shrimp's taxonomic position	340
Mandible structure peculiarities in shrimps with connection of their feeding.....	344
To the trophic relations between shrimps and fishes.....	348
Trophic relations offish <i>Merluccius polli</i> Cadenat 1950 (Gadiformes, Merluccidae) and shrimps in the waters of Angola coast	349
Trophic relations between shrimps and fishes in the Atlantic waters of Morocco coast (Northeastern Africa)	353
On the role of detritus in shrimp feeding.....	364
References	380

Научное издание

Р.Н. Буруковский

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ КРЕВЕТОК

© ФГОУ ВПО « Калининградский государственный технический университет», 2009 г.

Подписи к рисункам креветок на обложке книги Р.Н. Буруковского «Питание и пищевые взаимоотношения креветок» (сверху — вниз и слева — направо): Penaeus semisulcatus De Haan 1844; Heterocarpus nesisii Burukovsky 1986; Plesionika edwardsi (Brandt 1851); Heterocarpus laevigatus Bate 1888; Oplophorus spinosus (Brulle 1839).

Редактор Г.Е. Смирнова. Корректор Н.А. Мацкевич Подписано
в печать 2.07.2009 г. Формат 60x84 (Л6). Заказ £/£~. Тираж 100
экз. Объем 51,3 п.л.; 44,6 уч.-изд.л. Цена договорная

Издательство ФГОУ ВПО «КГТУ». Советский проспект,!