

Р. Н. БУРУКОВСКИЙ

# КРЕВЕТКИ ЗАПАДНОАФРИКАНСКИХ ВОД

(географическое распространение,  
закономерности горизонтального  
и вертикального распределения, жизненные формы  
и экологическая структура таксоценов)



Санкт-Петербург  
2017

УДК 595.384.12  
ББК 19.7  
Б90

*Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда  
фундаментальных исследований по проекту № 17-14-00047*



*Издание РФФИ не подлежит продаже*

**Буруковский, Р. Н.**  
Б90 Криветки западноафриканских вод (географическое распространение, закономерности горизонтального и вертикального распределения, жизненные формы и экологическая структура таксоценов) / Р. Н. Буруковский. — СПб. : Проспект Науки, 2017. — 512 с.

ISBN 978-5-906109-56-9

Изложена история исследования криветок западноафриканских вод, список видов, эколого-фаунистическая характеристика донно-придонных криветок шельфа, его кромки и верхней части материкового склона: географическое распространение и батиметрическое распределение; зоогеографический анализ. Приведена формулировка понятий «антиэкотон», «экватор-фугальный глубинный сдвиг границ ареалов», «тропическая эмергенция». Описаны общие закономерности горизонтального и вертикального распределения криветок. Выделены жизненные формы криветок, которые использованы как инструмент для анализа экологической структуры таксоценов криветок и закономерностей ее изменения с глубиной, а также в зависимости от уровня развития терригенного седиментогенеза. Сформулировано представление о стратегиях питания криветок и уточнена авторская классификация типов этих стратегий. Описана уникальная консорция криветок в зонах развитого терригенного седиментогенеза, в которой в ролях вида-эдификатора и видов консортов выступают криветки, и условия возникновения таких консорций. Вводится понятие трофофина как граничного условия существования консорции. Предлагается гипотеза «динамического триггера» верхней части материкового склона как комплекса экологических факторов, обуславливающих направления эволюционных траекторий криветок. Приводятся доказательства того, что эволюция криветок представляет собой телогенез и делается попытка ее реконструкции.

Предназначено для специалистов по криветкам и широкого круга гидробиологов.

УДК 595.384.12  
ББК 19.7

ISBN 978-5-906109-56-9

© Р. Н. Буруковский, 2017  
© ООО «Проспект Науки», 2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Оглавление .....	3
Введение .....	7
<b>Первая глава. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА .....</b>	<b>19</b>
1.1. Материал .....	19
1.2. Методики .....	48
1.2.1. Орудия лова для количественных проб .....	48
1.2.2. Видовой состав .....	49
1.2.3. Географическое распространение (Буруковский, 1998а) .....	50
1.2.4. Экологическая структура таксоценов .....	52
1.2.5. Питание криветок .....	65
<b>Вторая глава. РАЗЛИЧНЫЕ АСПЕКТЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КРИВЕТОК ЗАПАДНОАФРИКАНСКИХ ВОД .....</b>	<b>69</b>
1. Таксономический состав фауны .....	69
2. Криветки атлантического сектора Марокко .....	71
а) Общая характеристика региона .....	71
б) Видовой состав криветок .....	73
в) Зоогеографическая характеристика .....	75
г) Батиметрическое распределение .....	79
д) Экологическая структура таксоценов .....	83
3. Распространение криветок в прибрежных водах Западной Сахары ...	84
а) Общая характеристика региона .....	84
б) Видовой состав .....	86
в) Зоогеографическая характеристика .....	89
г) Батиметрическое распределение .....	90
4. Распространение криветок в водах Мавритании .....	94
а) Общая характеристика района .....	94
б) Видовой состав .....	98
в) Общая характеристика распространения криветок .....	99
г) Зоогеографическая характеристика .....	102
д) Батиметрическое распределение .....	104
е) Экологическая структура таксоценов .....	106
5. Криветки Центрально-Восточной Атлантики .....	106
а) Общая характеристика региона .....	106
б) Видовой состав .....	110

в) Зоогеографическая характеристика . . . . .	115	3. Бенито-пелагические креветки . . . . .	275
г) Батиметрическое распределение . . . . .	115	Семейство Hippolytidae . . . . .	275
д) Экологическая структура таксоценов . . . . .	119	Семейство Pandalidae . . . . .	276
6. Распространение креветок в Юго-Восточной Атлантике . . . . .	121	4. Пелаго-бентосные креветки . . . . .	321
а) Общая характеристика . . . . .	121	5. Придонные креветки . . . . .	336
б) Видовой состав и батиметрическое распределение креветок . . . . .	123	Семейство Aristeidae . . . . .	336
в) Зоогеографическая характеристика . . . . .	126	Семейство Pasiphaeidae . . . . .	352
г) Экологическая структура таксоценов . . . . .	127	6. Батипелагические креветки . . . . .	356
7. Распространение креветок у берегов Южной Африки . . . . .	129	Семейство Acanthephyridae . . . . .	356
а) Общая характеристика региона . . . . .	129	Семейство Pasiphaeidae . . . . .	369
б) Видовой состав . . . . .	131	7. Трофическая структура таксоценов креветок . . . . .	380
в) Зоогеографическая характеристика . . . . .	147	8. Особенности экологической структуры таксоценов креветок кромки шельфа и верхней части материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием . . . . .	385
г) Батиметрическое распределение . . . . .	151	Юго-Восточная Атлантика . . . . .	385
8. Общие закономерности распространения и распределения креветок в западноафриканских водах . . . . .	153	Атлантическое побережье Марокко . . . . .	388
а) Частота встречаемости креветок в уловах . . . . .	153	9. Экологический статус таксоцена креветок материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием . . . . .	392
б) Зоогеографическое районирование вод Западной Африки по фауне креветок . . . . .	158	10. О функции хищников-оппортунистов в таксоценах креветок . . . . .	404
в) О вертикальном распределении креветок . . . . .	169	11. Морфофункциональная основа стратегий питания у креветок . . . . .	407
г) Зоогеографические особенности вертикального распределения креветок . . . . .	183	12. О роли верхней части материкового склона в эволюции океанической фауны . . . . .	423
<b>Третья глава. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНОВ КРЕВЕТОК . . . . .</b>	<b>189</b>	13. Об особенностях эволюционного процесса у креветок . . . . .	426
1. Соотношения жизненных форм в таксоценах креветок по числу видов каждой из жизненных форм в них . . . . .	189	<b>Заключение . . . . .</b>	<b>439</b>
2. Общие закономерности изменения экологической структуры таксоценов (по числу видов) . . . . .	194	<b>Литература . . . . .</b>	<b>468</b>
3. Экологическая структура таксоцена креветок (по минимальной удельной биомассе) . . . . .	204		
4. Общие закономерности изменения структуры таксоценов креветок (по минимальной удельной биомассе) . . . . .	217		
<b>Четвертая глава. ТРОФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КРЕВЕТОК, ОТНОСЯЩИХСЯ К РАЗНЫМ ЖИЗНЕННЫМ ФОРМАМ . . . . .</b>	<b>220</b>		
Прембула . . . . .	220		
1. Характеристика состава пищи зарывающихся и живущих в укрытиях креветок . . . . .	238		
а) Зарывающиеся креветки . . . . .	238		
б) Дополнение к разделу о составе пищи зарывающихся креветок . . . . .	262		
в) Креветки, живущие в укрытиях . . . . .	263		
г) Краткая характеристика питания некоторых других креветок из рода <i>Alpheus</i> . . . . .	265		
2. Эпибентосные креветки . . . . .	269		

Мы тралим у подножья Камеруна.  
Ушел давно на пенсию вулкан.  
Он смотрит с высоты почти что лунной,  
Как мы макаем сети в океан.

А если надоест картина эта,  
Укроется завесой облаков,  
И дремлет от рассвета до рассвета  
Тяжелым сном усталых стариков.

Мы в трале иногда кокос находим.  
Наверное, с неведомых времен  
Пытался, вопреки своей природе,  
На дне морском обосноваться он.

На огонек летают к нам стрекозы —  
Водить вокруг трескучий хоровод,  
А вдалеке всю ночь бормочут грозы.  
Но что бормочут — черт их разберет?

Быть может, это просто храп вулкана.  
А, может быть, окрестные леса  
О нас всю ночь судачат неустанно,  
Таинственно понизив голоса?

И шепчутся, склонив друг к другу ветки:  
Мол, странные дела творятся там:  
Один всю ночь шаманит у бюретки,  
Другой зачем-то меряет креветку..  
И все это, наверно, неспроста!

Июль 1966 г.  
СРТР-9086 «Осташков»  
Залив Биафра Гвинейского залива.

## ВВЕДЕНИЕ

---

Воды западной Африки послужили, образно выражаясь, ареной нашей деятельности в течение почти 30 лет, начиная с 1963 года и по 1988 год. Нам удалось принять участие в шести научно-исследовательских и научно-поисковых рейсах в различные районы этого региона от его северной оконечности (примерно 36° с. ш., воды Марокко) до Намибии (17° ю. ш.). Кроме этого, через наши руки прошли материалы по креветкам и из более южных районов западноафриканских вод (см. табл. 1 и 2). Это позволяет с некоторой уверенностью утверждать, что фауна креветок западноафриканских вод была исследована относительно полно. Поэтому мы предприняли попытку обобщения всех собранных и изученных материалов под предлагаемым в этой книге углом зрения. Тем более, что шельф и материковый склон Западной Африки тянутся фактически с севера на юг, пересекая периферийные участки умеренных и целиком — субтропические, тропические и экваториальные зоны Северного и Южного полушарий. Это дало возможность изучить многие широтные закономерности формирования и распределения фауны креветок. Но начать нам хотелось бы с обзора истории изучения креветок западноафриканских вод, которая насчитывает около 150 лет. За полтора века появилось более 200 публикаций, посвященных разным аспектам этой проблемы. Подробный анализ каждой из них занял бы очень много места, поэтому мы остановимся лишь на рассмотрении основных путей и этапов исследования и освоения фауны креветок западноафриканских вод (рис. 1).

Развитие любой отрасли науки, равным образом, как и всей науки в целом, тесно связано с общеисторическими процессами. Поэтому не случайно, что первые работы по креветкам (Brito Capella, 1864; Rochebrun, 1883; Osorio, 1887, 1889, 1892, 1898; Aurivillius, 1898; Coutièr, 1898) появились, когда Африка сначала стала местом паломничества европейских путешественников, а затем оказалась захваченной европейскими колонизаторами (Фицджеральд, 1942; Горнунг, 1963). В основном, в упомянутых выше работах приведены результаты описания случайных сборов, сделанных на литорали материка и островов Гвинейского залива. Они посвящены ракообразным вообще, а среди креветок в первую очередь преобладают представители одной из самых обильных видами группы — сем. *Alpheidae*.

Своеобразным итогом исследований десятигогих раков в XIX веке стала работа Рэтбен (Rathbun, 1900), которая оказалась не только фа-

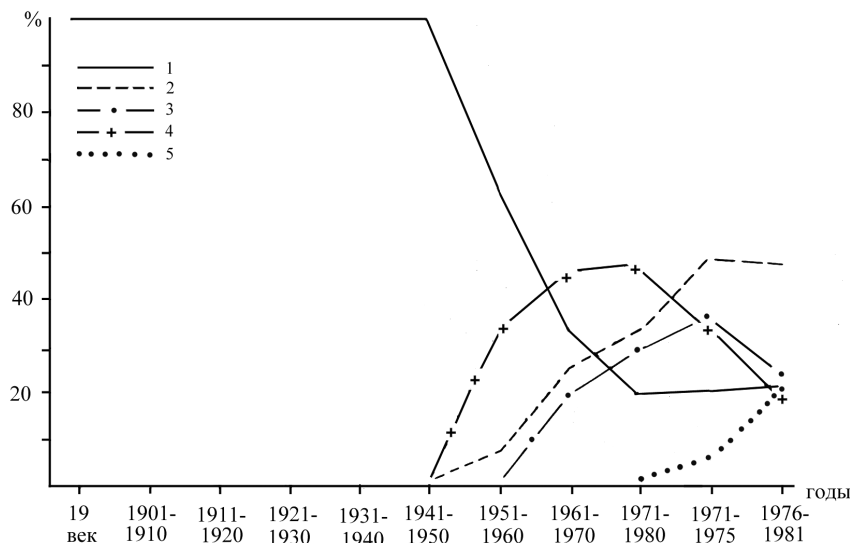


Рис. 1. Хроника исследований креветок в западноафриканских водах в XX веке: 1 — фаунистические исследования; 2 — аутоэкологические исследования; 3 — из них по биологии *Farfantepenaeus notialis*; 4 — промыслово-биологические работы; 5 — синэкологические исследования

унистическим обзором декапод, но и инструментом их дальнейшего изучения: первым региональным определителем, который послужил последующим поколениям карцинологов, и не только им, как для фаунистических, так и промыслово-биологических исследований.

Первое двадцатилетие нового века ознаменовалось организацией целого ряда крупномасштабных экспедиций, которые позволили накопить большие материалы для описания природы, населения и хозяйства большинства африканских территорий. Они не носили планомерного и даже систематического характера, так как определялись интересами компаний, фирм или отдельных ученых метрополий. Появились первые работы сводного характера (обзор — Горнунг с соавт., 1973). В это же время публикуются монографии, обобщающие результаты материалов экспедиций принца Монако на судах «L'Hirondelle» и «Princesse Alice» в период с 1866 по 1907 годы (A. Milne-Edwards, 1900; Bouvier, 1905, 1905a, 1906, 1908, 1908a) и отдельные сообщения, как, например, о находке будущего основного промыслового вида западноафриканских вод, определенного тогда как *Penaeus brasiliensis* (позднее *P. duorarum* (Burkenroad, 1934), а ныне *Farfantepenaeus notialis* (Pérez-Farfante 1967)) (Lefebvre, 1908). С 1913 года появляются работы Бальсса (Bals, 1913, 1914, 1914a, 1916, 1925, 1927), обработавшего материалы немецких экспедиций на судне «Вальдивия» в западноафриканские воды.

Все они, так же, как работы Однера (Odhner, 1923) о десятиногих раках Анголы и Южной Африки (в том числе и о креветках), Кальмана (Calman, 1925) — в основном о креветках семейства Sergestidae, Моно (Monod, 1927) и Шмитта (Schmitt, 1927) носят чисто фаунистический характер и часто содержат много ошибок соответственно общему уровню карцинологии того времени: африканские виды относят к близким видам других регионов, а Бальсс (1916) для *Parapenaeopsis* (ныне *Holthuispenaeopsis* Sakai, Shinimya 2011; De Grave, Franssen, 2011) *atlantica* самца и самку описывает как два разных вида. На этом общем фаунистическом фоне выделяется заметка Грювеля о съедобных креветках Западной Африки (Gruvel, 1912).

Затем наступил длительный перерыв — вплоть до 1949 года. За это время появились всего две работы, в одной из которых описываются два новых вида с островов Зеленого Мыса (Roux, 1935), а вторая (Muganda y Rivera, 1933) представляет собой каталог десятиногих раков Испании и Испанского Марокко, бывшего Ифни, марки которого так ценились филателистами (и мною, отдавшему дань этому увлечению), собирающими «фауну», то есть марки с изображениями животных.

Можно считать, что время до начала Второй мировой войны было периодом предварительного изучения фауны креветок в основном в прибрежной зоне (литораль и сублитораль) Западной Африки. Почти за 80 лет, прошедших со времени появления первых сведений о креветках этого региона, было опубликовано всего 26 работ (около 15%), которые, за малым исключением, лишь частично посвящены собственно креветкам.

Следующий этап фаунистического и таксономического изучения креветок этого региона можно отсчитывать с 1951 г. Работа Хольхойса (Holthuis, 1949) о креветках мелководий Канарских островов, интересная с точки зрения зоогеографии, так же, как и монография Барнарда о Decapoda Южной Африки (Barnard, 1950 — в ней имеются сведения лишь о трех видах креветок, встреченных собственно в западноафриканских водах) и сводка Вилела (Vilela, 1949) о десятиногих креветках Португальской Гвинеи, не «сделали погоды».

Но уже в 1951 году появляется еще одна работа Хольхойса (1951) о каридных креветках тропической Западной Африки, которая полностью меняет прежние представления о ней. В этой работе описаны много новых видов целого ряда семейств, а также ранее неизвестные для фауны Западной Африки виды. Так, анализ сборов креветок из семейства Processidae обнаружил вместо, как считалось ранее, одного (европейского) вида (*Processa edulis*) целую фауну креветок этого рода. То же самое — креветки из рода *Pontophilus* (семейство Crangonidae). В следующем году вышла из печати еще одна работа Хольхойса (1952) — о креветках из вод Конго и Анголы, в том числе и пенеидных. В ней,

в частности, описан *Aristeus varidens* — эндемик западноафриканских вод, впоследствии важный промысловый вид материкового склона; показано, что у берегов Западной Африки обитает не средиземноморская *Sycionia carinata* (Brünnich 1768), а эндемичный для вод тропической Западной Африки вид *S. galeata* (Holthuis, 1952).

Одновременно обращает на себя внимание широта охвата промыслово-биологическими и промысловыми обзорами фауны креветок: от Марокко (Collignon, 1963, 1965), где в это время уже существовал промысел креветок на кромке шельфа (см. также Иванов, 1964), Сенегала (Lauga, 1959, 1959a; Arnoux, 1962; Анопум, 1964) и до Дагомеи (ныне Бенин) и даже обзоры по креветкам всех франкофонных стран (Postel, 1951, 1955), Нигерии (Longhurst, 1961, 1965; Reit, Niven, 1955, 1966). Тогда же появляется первая заметка советских авторов (Данилевский и др., 1961) об особенностях распространения *F. notialis* за пределами территориальных вод Сенегала в районе Сен-Луи.

Важную роль в общем объеме исследований креветок с этого времени играют появившиеся научно-исследовательские станции Управления научных и заморских исследований в заморских владениях Франции (*ORSTOM — Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer*). Они были организованы в Тиаро (Сенегал), Абиджане (Берег Слоновой Кости) и Пуэнт-Нуаре (Конго-Браззавиль). Ниже мы неоднократно будем ссылаться на работы сотрудников этих станций.

Возникший интерес к морским сырьевым ресурсам, в том числе и к ресурсам креветок, привел к появлению работ (например, Crosnier, 1965), в которых подробно описаны гидрология, фауна рыб и массовых крупных беспозвоночных какого-либо региона (в данном случае — Камеруна), а затем промыслово-биологические сводки (Crosnier, Bondy, Lefevre, 1965) в которых впервые приводятся обзоры материалов по распределению, биологии и промыслу основных креветок шельфа и материкового склона, перспективных для промысла.

Интерес к *F. notialis*, как перспективному для промысла виду, хорошо подчеркивается почти одновременным появлением работ разных авторов. Однако на этом этапе, практически рекогносцировочном, бросается в глаза разнородность их тематик. Так, Россиньоль и Репелен (Rossignol, Repelin, 1962) анализируют морфологическую изменчивость этого вида, обосновывая необходимость выделения группировки подвидового ранга. Позднее, правда, Буруковский (Burukovsky, 1969) было доказано, что для этого предлагаемый ими критерий не валиден, так как он — лишь результат клинальной изменчивости. Михайлов (1963) пытается обосновать возможность акклиматизации этого вида в Черном море. Остланд (Hoestlandt, 1963, 1964) описывает зависимость распределения молоди в лагуне Нукуе (Народная республика Бенин) от солености, де Врие (de Vries, 1965) — репродуктивный цикл этого вида в водах Ни-

герии, а Буруковский (Burukovsky, 1965) публикует первые сведения о питании вида в водах Мавритании.

Фаунистические исследования по своему относительному весу среди других работ начинают идти на убыль, но не исчезают полностью, и эта тенденция сохраняется по сегодняшний день. Кронье, приступивший в 60-х годах к работе на французской научно-исследовательской станции в Пуэнт-Нуаре (Конго-Браззавиль), начинает планомерное исследование фауны Гвинейского залива совместно с Форе, работающим в Париже. Они обобщают материалы собственных сборов и музейных коллекций из зоотеки Национального института естественной истории Франции (Muséum National d'Histoire Naturelle, Париж), собранные в разных районах французской Западной Африки. Отталкиваясь от каталога литоральных *Decapoda* из коллекции Пуэнт-Нуара, подготовленного Россиньолем (1957, 1962), они начинают с креветок семейства Alpheidae (Crosnier, Forest, 1964, 1965), завершив эту работу региональной монографией по систематике данной группы (Crosnier, Forest, 1966).

Среди других фаунистических работ, появившихся в это время (Россиньоль, 1962a; Ribeiro, 1964; Grindley, Penrith, 1965; Nouvel, Panouse, 1965) выделяется описание нового вида — крупной креветки *Plesionika williamsi* Forest 1964 (Форе, 1964). Значение этой работы не только в том, что *P. williamsi* впоследствии оказался широко распространенным на кромке шельфа и верхней части материкового склона видом (Santaella, Bravo dy Laguna, 1975; Буруковский, 1980), имеющим некоторое промысловое значение. Форе показал, что совместно с ним постоянно встречается один и тот же комплекс десятиногих раков, то есть это фактически первое упоминание о существовании специфического таксоцена креветок верхней части материкового склона тропической Западной Африки. Об этом феномене будет написано достаточно много в одном из разделов данной книги.

Появление первых работ по глубоководным креветкам (то есть по креветкам, обитающим в нижней части шельфа и глубже) — тоже характерная черта этого пятилетия. Не случайно, что эти работы (Maurin, 1961, 1963, 1965, 1965a, 1968; Maurin, Meglio, 1961) посвящены видам, обитающим в районе от Марокко до Мавритании. Севернее 19° с. ш. нет условий для образования скоплений *F. notialis* и *Melicertus kerathurus* (Forskål, 1775) (у цитированных авторов пока еще *Penaeus kerathurus*) — основных промысловых креветок шельфа тропической Западной Африки (первый) и Средиземного моря (второй), поэтому внимание этих исследователей направлено на глубины за пределами шельфа.

В следующем пятилетии число публикаций по креветкам западноафриканских вод возросло почти вдвое исключительно за счет статей, посвященных *F. notialis*, так как число фаунистических работ не увели-

чивается. Среди последних наиболее важны работы Кронье (1969, 1970, 1972) и его публикации совместно с Форе (Crosnier, Forest, 1969, 1969a), завершившиеся великолепной монографией по глубоководным креветкам тропической Западной Африки (Crosnier, Forest, 1973). Наряду с цитированными выше работами Хольтхойса (1951, 1952), эта книга по праву может считаться важнейшим обобщением сведений по фауне креветок нижней части шельфа и материкового склона Западной Африки. Ее значение выходит за пределы значения региональной монографии, так как она содержит много принципиально новой информации и новых подходов к систематике целого ряда групп креветок вообще. Ревизия старых, описание новых видов, подробнейшая синонимия придают этой монографии энциклопедическое значение. Ее опубликование знаменует завершение периода чисто фаунистических исследований креветок из вод тропической Западной Африки. И действительно, за последующие годы появлялись лишь отдельные заметки фаунистического значения, в основном, о креветках, обитающих за пределами тропиков (Морэн, 1968; Kensley, 1968; Le Gall, L'Herroux, 1972; Abbes, Casanova, 1973; Casanova, 1976; Santaella, Bravo dy Laguna, 1975; Anodon, 1981) или заметки о находках отдельных видов (Буруковский, 1970b, 1976, 1977; Буруковский, Роменский, 1979, 1980a, Franssen, 1990; De Grave, Anker, 2008; Ashelby, 2009; Ashelby, De Grave, 2009).

После этого серьезных чисто фаунистических исследований креветок западноафриканских вод больше не появилось. Последними из них можно считать цикл работ Макферсона по фауне креветок Южной Африки (Macpherson, 1983, 1984, 1988, 1981). Мы не стали включать в данный обзор работы, содержащие уточнения ареалов или таксономического статуса отдельных видов, в том числе и в рамках ревизий больших или меньших таксономических групп.

На смену чисто фаунистическим пришли эколого-фаунистические исследования. Первой ласточкой можно считать книги Моно (Monod, 1966) и Лагардера (Lagardère, 1971), в которых авторы пытаются для тех видов, где это возможно, привести хоть какие-то экологические сведения пока компилятивного характера. Это, впрочем, не лишило их ценности как важного инструмента таких исследований на определенном их этапе.

Почти в три раза возрастает количество аутэкологических работ, но среди них треть уже посвящены другим видам креветок: *Parapenaeus longirostris* (Кронье с соавт., 1970), *Holthuispenaeopsis atlantica* (Crosnier, Wise, 1968) и *Aristeus antennatus* (Bas, 1965). Среди работ, посвященных *F. notialis*, рядом с обычными описаниями тех или иных аспектов их биологии (Остланд, 1966; de Bondy, 1968; Burukovsky, 1968a; Obakin, 1970) выделяются исследования методического направления, обосновывающие и описывающие шкалы для определения состояния гонад

(Буруковский, 1970; de Vries, 1966; de Vries, Lefevre, 1969), а также работы по питанию этого вида (Буруковский, 1969a; Burukovsky, 1968). Появилась работа, в которой делается попытка осмыслить закономерности распространения и геологический возраст этого вида (Буруковский, 1970a).

Именно в это время начинается отечественный промысел у берегов Западной Африки. Его экспедиционный характер, обусловленный необходимостью длительных переходов, наличие в качестве ловцов среднетоннажных судов, проектировавшихся для промысла сельди в умеренной и холодной климатических зонах и потому лишенных холодильных установок, слишком большие экипажи, которые нужны для промысла креветок при работе в тропических водах, и, в результате этого, отсутствие нормальных бытовых условий на судне; необходимость сопровождения их обрабатывающей и морозящей продукцию крупнотоннажной базы типа БМРТ «Витас», вызвало потребность серьезной оценки сырьевых ресурсов шельфовых креветок западноафриканских вод с одной стороны, созданию методов поиска наиболее плотных скоплений и наведения ловцов на них — с другой. Это привело к появлению работ, демонстрирующих, как меняются уловы и размерный состав креветок в зависимости от деятельности пассатов, апвеллинга и пресса промысла (Буруковский, 1969; Буланенков, 1969; Сигаев, 1970; Сигаев, Брянцев, 1973). Как результат этого появилась книга «Розовая креветка» (Буруковский, Буланенков, 1969), представляющая собой сводку всех имеющихся тогда литературных и оригинальных сведений по распространению, биологии и промыслу *F. notialis* в западноафриканских водах. В ней же формулируются предложения по организации промысла. Параллельно с нею предпринимается первая попытка экспертной оценки возможного вылова креветок этого вида у Западной Африки (Буруковский, Роменский, Нигматуллин, 1970), позднее неплохо оправдавшаяся.

Одновременно завершается работа по описанию всех обнаруженных районов промысла креветок (Crosnier, Verrit, 1966; Ribeiro, 1970) и их видовой состав (Кронье с соавт., 1968; Морэн, 1968, 1968a, 1969; Vilela, 1970, 1970a). К 1970 году обнаружены и освоены все перспективные для промысла креветок районы от Марокко до Намибии как на шельфе, так и на материковом склоне. Последним мы обязаны испанским креветководам, суда которых обследовали всю акваторию западноафриканских вод и организовали там массовый промысел *Parapenaeus longirostris*, *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana* (Johnson, 1868) на глубинах 150–500 м (Massuti, 1968; Crosnier, Tanter, 1968).

Характерным курьезом, сопровождавшим освоение промыслом глубоководных креветок, оказалось то, что все креветочные поля *Parapenaeus longirostris*, *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana* можно обна-

ружить... по пивным бутылкам, которыми они были густо усеяны. Мы, «научники», предложили (почти всерьез) считать это прогностической закономерностью и сформулировали шуточный прогноз: если днем в результате часового траления попало не менее пяти бутылок, значит, ночью улов будет не менее 500 кг за двухчасовое траление. Прогноз, в общем-то, оправдывался!

Период освоения сырьевых ресурсов креветок в водах Западной Африки завершился. Начался период их эксплуатации. Вполне закономерно, что именно к 1970 году количество сообщений о промысле и промысловых обзоров достигает пика (Reit, Niven, 1966; Troadec, 1968; Troadec et al., 1968; Obakin, 1969; Pease, 1970; Lefevre, 1970; Feidi, 1970; Garcia, Fonteneau, 1970, и др), резко снижаясь в следующем пятилетии. Это происходит потому, что меняются сами масштабы и характер исследований главного промыслового объекта (*F. notialis*).

Особенно хорошо это выражено в двух районах: Республике Кот-Дивуар (Берег Слоновой Кости) и Сенегале. В первом районе исследования начаты в 1972 году С. Гарсиа, который планомерно исследовал нерест и миграции (Garcia, 1972, 1972a), распределение в зависимости от условий среды (Гарсиа, 1974; Гарсиа и др., 1973), рост, мечение (Гарсиа, 1975, 1975a; Гарсиа и др., 1970), биология и динамика численности (Garcia, 1977). Одновременно изучали и молодь в лагуне (Galois, 1974, 1975). Работы были завершены монографией Гарсиа (1977), которая подвела итоги исследований этого вида за весь период и создала предпосылки для его рационального промысла.

В Сенегале аналогичные исследования начаты в 1974 году (Lhomme, 1974, 1977, 1978, 1978a, 1979, 1979a, 1979c). К сожалению, монографии, подобной монографии Гарсиа (1977), госпожа Л'омм не написала.

Как следствие, в этих районах исследования состояния эксплуатируемых запасов *F. notialis* перешли из сферы научных в разряд инженерных работ. Это свидетельство завершения периода преимущественно аутоэкологических и промыслово-биологических исследований основного объекта промысла.

Советский шельфовый промысел креветок в западноафриканских водах был прекращен еще в 1972 году в связи объявлением рядом прибрежных государств, на шельфах которых имеются промысловые ресурсы креветок, экономических зон. Были прекращены только-только разворачивающиеся планомерные исследования объектов этого промысла и вообще шельфовых креветок. Результаты, полученные к этому времени, были обобщены в таксономической ревизии рода *Penaeus*, что привело к выделению подрода *Farfantepenaeus* (Буруковский, 1972), который через 25 лет был повышен до статуса рода (Burukovsky, 1997). Этой ревизии сопутствовали работы по биологии размножения, особенностях распределения и питания *F. notialis* и других видов этого рода

из разных районов Атлантики (Буруковский, 1972, 1972а, 1972б, 1972в, 1972г, 1975; Буруковский, Птицин, 1976; Буруковский, Дмитриева, 1977; Burukovsky, 1972).

Одновременно начались отечественные исследования глубоководных креветок вообще, и как возможных объектов промысла — в частности. Среди объектов исследования были *Parapenaeus longirostris* (Роменский, 1970, 1974, 1977, 1982; Роменский, Сигаев, 1978; Буруковский, Роменский, 1980; Burukovsky, 1981), *Nematocarcinus africanus* (Буруковский, Роменский, 1976), *Aristeopsis edwardsiana* (тогда — *Plesiopenaeus edwardsianus*; Буруковский, 1980б), *Aristeus varidens* (Буруковский, 1978; Буруковский, Роменский, 1972). Особое место среди комплекса этих исследований заняло изучение креветки *Funchalia woodwardi* (Johnson, 1868). Эта креветка из сем. *Penaoidae* относится к маленькой группе эпипелагических из креветок (4 вида данного рода и креветка *Pelagopenaus balboae* (Faxon, 1893)). *F. woodwardi* среди них выделяется способностью образовывать плотные скопления в приповерхностных водах Намибии. Впервые об этом сообщил Миллер (Miller, 1983). Позднее скопления этого вида были обнаружены советскими исследователями и был принят комплекс эколого-фаунистических (Буруковский, Роменский, 1991) и промыслово-биологических работ, посвященных этому виду (Друтман, 1992; Роменский, 2002; Строгалев с соавт., 2002; Фомин, 2002; Роменский с соавт., 2007).

Количество промыслово-биологических работ резко уменьшается потому, что сводятся до минимума простые обзоры и заметки (например, Chaytor, 1977). Возрастает уровень обобщения, так как каждый автор имеет больший или меньший ряд наблюдений. Примером таких обзоров-анализов стали работы упоминавшихся выше Гарсиа и Л'омм (Garcia, Lhomme, 1977, 1979), в которых дается монографическое описание промысла *F. notialis* от исторического обзора до определения запасов, возможного вылова и организации рационального промысла.

Новое для исследований креветок этого периода — появление и постепенное увеличение количества работ синэкологического направления. Лагардер (Lagardère, 1972б, 1977), изучая фауну креветок вод Марокко, обратил внимание на то, что обилие их видов на материковом склоне не вяжется с относительной бедностью бентоса этих глубин. Он исследует состав пищи всех основных видов и рисует цепочки связей креветок — обитателей донно-придонного комплекса с поверхностными слоями воды через посредство интерзональных видов — их объектов питания. Выводы Лагардера дискуссионны, о чем будет сказано в соответствующей главе этой книги. Однако это не умаляет их значения на тот момент времени.

Буруковский (1978а, 1980, 1980а, 1981, 1982а, 1982б, 1985, 1985, 1989), изучая особенности батиметрического распределения креветок



в западноафриканских водах от берегов Марокко до Юго-Восточной Атлантики, в качестве объекта исследования использует не отдельные виды креветок, а их совокупности, образующие пространственно объединенные общности — таксоцены креветок различных глубинных зон. Он описывает зональность вертикального распределения креветок и состав пищи у 48 видов западноафриканских креветок, предлагая одновременно их классификацию по способам ее добывания. Им впервые обнаружен и описан специфический таксоцен креветок материкового склона в зонах развитого терригенного седиментогенеза, который оказался не просто топическим объединением разных видов данной станции, а консорцией (Буруковский с соавт., 1980, 1982, 1989). На этом основании Буруковский приходит к выводу, что экологическая структура таксоценов креветок зависит не от происхождения фауны данного региона или даже глубинной зоны, а только от глубины обитания и типа осадкообразования. Собственно, это первый подход к тому, что более широко обсуждается в данной книге.

Эти исследования, начавшись с 1975, постепенно затухая, длились до 2011 года, завершившись статьей о пелагических креветках Намибии (Буруковский, 2011).

Причина — редукция материально-технических возможностей для дальнейшего их развития в связи с прекращением существования Советского Союза.

Однако сам интерес к синэкологическим исследованиям не исчез совсем, но не только узко креветок, а декапод вообще или же бентоса западноафриканских вод, Пример — работы голландских исследователей в водах Мавритании (Schaffmeister et al., 2006). Однако он изменил свою направленность (Bianchi, 1992; Le Loeuff, 1993; Le Loeuff, Von Cosel, 1998; Le Loeuff, Inte, 1999; Macpherson, 1991; Mu oz et al., 2012).

Итак, вся история исследования фауны креветок западноафриканских вод может быть подразделена на следующие основные этапы.

1. Период предварительного изучения фауны креветок региона (1864–1940).

2. Период преобладания фаунистических исследований (в основном 1951–1973, но фактически он закончился в 1998 году статьями о распространении креветок в водах Намибии Буруковского и Роменского (1985, 1989, 1992) и Макферсона (Macpherson, 1990, 1991, 1998) и, наконец, итоговыми статьями Буруковского (1998, 2011) о распространении креветок в западноафриканских водах).

3. Период поисково-промысловых исследований (1959–1970).

4. Период аутэкологических исследований основного объекта промысла (*Farfantepenaeus notialis*) (1966–1990).

5. Период эколого-фаунистических и синэкологических исследований (1971–2012).

6. Период эксплуатации запасов креветок прибрежными странами континента.

Последний период длится и по сейчас. Мы не даем обзор публикаций на эту тему. Их количество и рассеяние по отдельным региональным изданиям не поддается учету. Большая часть их выходит за границы наших научных интересов. В качестве примера можно привести работу Ба с соавторами (Bah et al., 2010) о кустарном лове креветок в Сенегале или добротное, типично промыслово-биологическое исследование состояния запасов *Parapenaeus longirostris* в водах Республики Берег Слоновой Кости (Sankare et al., 2014), упомянутый выше цикл статей, посвященных креветке *Funchalia woodwardi*.

Наконец, последние 10 лет в тропических западноафриканских странах нарастающими темпами начала развиваться аквакультура креветок. Во введении к докладу международного совещания, посвященного этой теме (Meeting Report. Exploring Economic Opportunities in Sustainable Shrimp Farming in West Africa: Focus on South-South Cooperation Regional Roundtable. Conakry (Guinea), 6–8 June 2006), которое проводили более десятка региональных организаций с разных концов планеты под эгидой Sahel and West Africa Club/OECD), пишут: «В 1976 суммарная продукция креветок составляла 1,5 мил т, и возросла более чем на 1 млн т за последние 10 лет: с 5,6 в 2003 г до 6 — в 2004 (FAO FIGIS)». Вылов «диких» креветок стабилизирован в пределах 3–3,5 млн т, и не собирается возрастать. Поэтому мы полагаем, что последний, современный и в будущем ведущий этап исследований креветок в западноафриканских водах будет направлен именно на это, что не мешает появлению отдельных исследований в рамках всех перечисленных сюжетов.

Цель, поставленная нами в данной книге, — подведение итогов наших многолетних фаунистических и синэкологических исследований креветок западноафриканских вод в виде их эколого-фаунистической характеристики и в процессе этого описание их особенностей у креветок такого огромного региона, а также выявление общих закономерностей распространения креветок.

В заключение автор хочет хотя бы вкратце поблагодарить всех тех, с кем он ходил в рейсы, работал на палубе и в лабораториях поисковых и научно-исследовательских судов. Это мои коллеги по научным группам, члены экипажей — от матросов и тралмастеров до капитанов. Их много, и многих я вспоминаю с большой теплотой до сих пор. Среди них хочу выделить Л. Н. Доманевского, от которого я перенял в первом моем тропическом рейсе саму суть подхода к сбору материалов в море; многому меня научивших океанологов С. К. Буланенкова и А. К. Сигаева, без преувеличения асса организации и проведения траловых съемок П. А. Букатина. С ними было не только продуктивно, но и комфортно для души работать в рейсах. Если бы меня спросили: С кем бы ты хотел

сегодня пойти в рейс? Я назвал бы именно их. А это, по-моему, важнейший критерий в оценке человека. Не только профессионально. Кто ходил в моря, тот меня поймет.

Отдельно несколько слов о первом ученике и многолетнем соратнике автора — Леониде Леонидовиче Роменском, оказавшем ему неоценимую большую помощь в сборе материалов для этой книги. Он был не просто добросовестным сборщиком материала, полностью освоившим разработанные автором методы сбора и обработки креветок на борту судна, но и равноправным соавтором некоторых подходов к этому. Мы реализовали полученные нами результаты в целом комплексе совместных публикаций (см. список литературы). Автор искренне благодарен Л. Л. Роменскому за многолетнее сотрудничество и, в частности, выразил эту благодарность, назвав в честь его три новых вида креветок.

## Первая глава

# МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

---

### 1.1. Материал

В основу данной работы положены сборы креветок в западноафриканских водах от Северного Марокко почти до южной оконечности материка, проведенные в период с 1963 по 1988 год (рис. 2). Креветки были собраны или самим автором, или переданы ему для обработки сотрудниками АтлантНИРО и Управления западной и южной рыбопромысловых разведок.

Общий объем материалов более 1500 проб с глубин от 10 до 1600 м (рис. 2, табл. 1 и 2). В зависимости от целей и методов сбора, материалы могут быть подразделены следующим образом:

а) Видовой состав и батиметрическое распределение креветок

Материал был собран из прилова промысловых или поисковых тралений. Кроме этого, для сбора креветок были использованы самодельные ловушки с наживкой, которые опускали на дно во время якорных стоянок на рейдах портов, треугольная самодельная драга или ихтиопланктонная сеть. Эта часть материалов была собрана, в основном, до 1976 г. Сюда же относятся креветки, доставленные в лабораторию из рейсов, в которых не было специалистов по креветкам (табл. 1). Они не поддаются количественной оценке, не позволяют определить роль отдельных видов в таксоценозах креветок. Их использовали для уточнения ареалов этих видов и исследования состава их пищи.

б) Материалы траловых съемок (табл. 2) собраны в шести специальных рейсах, главной целью которых были учетные ихтиологические работы. В процессе их выполнения не только получены материалы по видовому составу и распределению креветок, но и появилась возможность для количественной оценки (расчета минимальной удельной биомассы) и соотношения креветок разных видов в уловах.

в) Все сведения о находках и распространении креветок этого региона и оригинальные материалы, упомянутые выше, использованы для составления списка видов креветок, обитающих в западноафриканских водах (табл. 3).

Наши сборы практически полностью охватывают всю акваторию западноафриканских вод, а 842 станции траловых съемок покрывают

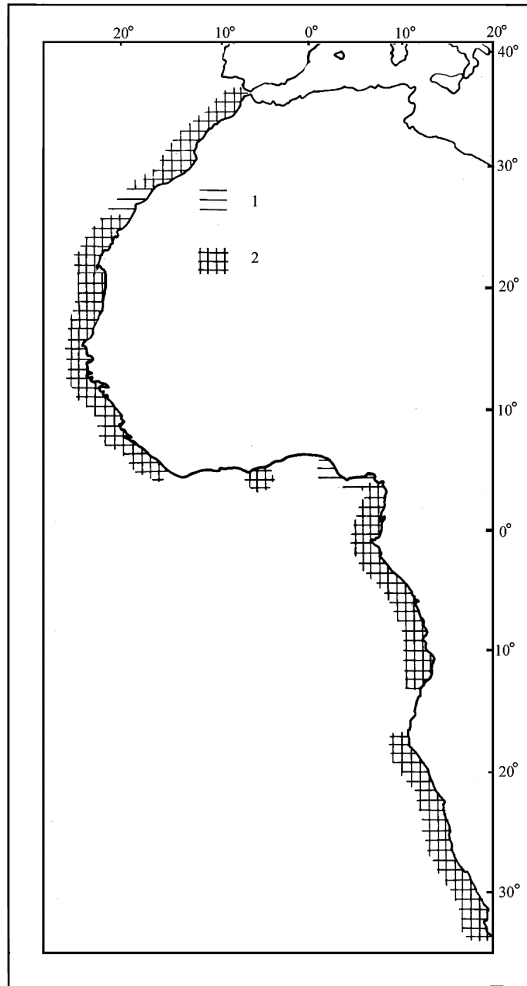


Рис. 2. Районы сбора материалов для книги:  
1 — попутные и неспециализированные сборы;  
2 — районы выполнения траловых съемок

более половины западноафриканского шельфа, его кромки и верхней части материкового склона, простирающихся меридианально (табл. 1 и 2, рис. 2). Этим материалам нет, и, видимо, еще очень долго не будет аналогов в мировой практике изучения синэкологии креветок.

Таблица 3 содержит информацию о каждом из 254 видов креветок, входящих в нее. Это позволяет установить северные и южные границы ареалов и общее географическое распространение каждого вида. Благо-

Попутные и неспециализированные сборы креветок

Район (географическая широта)	Судно	Период сборов	Коли- чество ловов	Диапазон глубин, м
35°–10° с. ш.	СРТР 9019	05–08.1963	Более 100	10–200
19°–16°30' с. ш.	СРТМ «Маяк»	10–12.1964	Более 100	20–200
31°06' с. ш.	БМРТ «Атлант»	31.06.1965	1	150–160
31°02'–15°34' с. ш.	СРТМ 8002	05.65–01.1966	4	280–590
12°15' с. ш.	СРТМ 8018	17.09.1965	1	350–380
12°00'–04°00' с. ш.	СРТМ 9086	05–07.1966	Более 200	25–100
18°30'–21°28' с. ш.	СРТМ 815	13–18.06.1969	3	
11°09' с. ш.	БМРТ «Атлант»	21.06.1969	1	550–520
7°51'–08°31' с. ш.	БМРТ «Бахчисарай»	06.69–07.1970	2	490–530
15°57' с. ш.	СРТМ 806	23.01; 10.03.1970	2	260–300
20°30' с. ш.	СРТМ 8014	16.03.1972	1	400
22°58' с. ш.	СРТМ1288	01.03.1972	1	130–250
05°17' ю. ш.	СРТМ1257 «Лангуст»	04–08.1973	111	70–700
18°35'–32°45' ю. ш.	БМРТ «Гижига»	13.01; 13.11.1974	2	400–780
37°15'–32°08' ю. ш.	БМРТ «Атлант»	01–03.1974	27	740–1300
27°01'–11°02' ю. ш.	РТМ «Белогорск»	02.04.1974	8	115–568
18°09' ю. ш.	РТМ «Залесье»	19.01.1974	1	300
05°32'–08°00' ю. ш.	БМРТ «Аргус»	08–21.11.1976	3	290–560
22°00'–31°36' ю. ш.	РТМ «Кара-Даг»	07–11.1976	9	920–1600
Итого			Около 600	10–1600

Таблица 2

## Материалы, собранные во время выполнения траловых съемок

Район (географическая широта)	Судно	Время сборов	Кол-во ловов	Глубины, м	Тип трала
<i>Донные сборы</i>					
35°–28°40' с. ш.	РТМ «Белогорск»	05.05–10.06.1978	101	29–900	«Хек-4м»
23°56'–21°00' с. ш.	РТМ «Белогорск»	19.10–12.11.1980	62	29–1230	—«—»
11°56'–10°45' с. ш.	РТМ «Белогорск»	03.03–09.03.1981	36	13–735	—«—»
08°59'–04°10' с. ш.	РТМ «Белогорск»	16.01–20.02.1981	117	13–805	—«—»
06°06' с. ш., 02°17'–02°20' з. д.	РТМ «Белогорск»	11.12–20.12.1980	11	62–300	—«—»
20°32'–16°06' с. ш.	СРТМ «Стрельня»	20.11–09.12.1987	75	18–342	57,2/41,3
20°32'–16°06' с. ш.	СРТМ «Стрельня»	23.01–11.02.1988	54	26–805	57,2/41,3
20°32'–16°06' с. ш.	СТМ «Атлантида»	09.08–21.09.1988	91	100–857	57,2/41,3
02°32' с. ш.–11°47' ю. ш.	РТМА «Фиолент»	15.01–20.05.1976	168	22–1160	Данных нет
17°00'–34°00' ю. ш.	БМРТ «Гижига»	05.12.1975–16.01.1976	147	100–1260	«Хек-4м»
17°22'–28°20' ю. ш.	РТМС «Вольный ветер»	13.01.1986–13.02.1986	98	124–490	—«—»
Итого			960	13–1260	
<i>Пелагические сборы</i>					
19°–25° ю. ш.	НИС «Профессор Штокман»	18.04–16.06.1985 Между 21 и 6.30 ч	33*	Над 260–3600 м	Айзекс-Кидда
17°30'–25°17' ю. ш.	НИС «Академик Курчатов»	17–31.01.1986 Между 19.20 и 0 ч	19**	Над 340–2330 м	—«—»

\* По горизонтам 50, 100, 200, 300, 500 и 750 м; \*\* по горизонтам 50, 100, 200, 500 и 750 м.

Таблица 3

## Видовой состав креветок шельфа, его кромки и верхней части материкового склона Западной Африки

№ п/п	Вид	Глубины, м		Границы ареала (с севера и юга), наши данные и с* – литературные	Наличие за пределами З. Африки**			ЖФ**
		Наши данные	Литературные		ЗА	И-Вп	ВП	
1	<i>Farfantepenaeus notialis</i> (Perez Farfante 1967)	6–80	4–91	21° с. 09° 09' ю.	+	–	–	ЗУ
2	<i>Meliceratus kerathurus</i> Rafinesque-Schmaltz 1814	10–100	6–100	35° 14' с. 02° 32' ю.	–	–	–	ЗУ
3	<i>Parapenaeus longirostris</i> (Lucas 1846)	36–520	18–700	35° 18' с. 18° 28' ю.	–	–	–	ЗУ
4	<i>Holthuispenaeopsis atlantica</i> Balss 1914	25–50	0–50	16° 31' с. 04° 48' ю.	–	+	–	ЗУ
5	<i>Penaeopsis serrata</i> Bate 1881	220–530	120–700	29° 51' с. 23° 54' ю.	+	–	–	ЗУ
6	<i>Metapenaeopsis miersi</i> Holthuis 1952	16–33	16–50	19° 00' с. 00° 10' с.	–	–	–	ЗУ
7	<i>Macropetasma africana</i> (Balss 1913)	–	27	от реки Кунене* до Зулуланда*	–	–	–	ЗУ

Отряд Decapoda  
Подотряд Dendrobranchiata  
Надсемейство Penaeoidea

Семейство Penaeidae

1	2	3	4	5	6	7	8	9
8	<i>Pelagopneustes balboae</i> (Faxon 1893)	Поверхн. ночью	Поверхн. ночью	30°20' с. 30°20' ю.	+	+	+	пел.
9	<i>Funchalia woodwardi</i> Johnson 1867	эпи-мезо- пел.	эпи-мезо- пел.	В Атлантике – бицентральный ареал	+	+	+	пел.
10	<i>Funchalia danae</i> Burkenroad 1940	эпи-мезо- пел.	эпи-мезо- пел.	В треугольнике: Азоры – о. Св. Елены – Конго	+	–	–	пел.
Семейство Solepocetidae								
11	<i>Solenocera membranacea</i> (Risso 1816)	25–500	50–621	35°18' с. 18°28' с. (Мавритания-?)	–	–	–	ЗУ
12	<i>Solenocera africana</i> Stebbing 1817	36–585	50–450	21°30' с. 18°28' ю.	–	+	–	ЗУ
13	<i>Гименопенаeus laevis</i> (Bate 1881)	–	1000–4290	16°38' с.* 00°39' ю.	+	+	–	ЭД
14	<i>Гименопенаeus chacei</i> Crosnier & Forest 1969	425–1200	300–1134	22°31' с. 11°47' ю.	–	–	–	ЭД
15	<i>Гименопенаeus debilis</i> Smith 1882	500–900	302–2163	35°10' с. 22°31' с.	+	–	–	ЭД
16	<i>Hadropeneaus affinis</i> (Bouvier 1906)	–	188–460	О-ва Зеленого Мыса*	+	–	–	ЭД
17	<i>Haliporoides thriarthrus</i> (Stebbing 1914)	400–485	290–550	33°31' ю. 34°42' ю.	–	+	–	ЗУ

Семейство Aristeidae								
18	<i>Aristeus varidens</i> Holthuis 1952	360–1160	300–1134	21°34' с. 21°13' ю.	–	–	–	П
19	<i>Aristeus antennatus</i> (Risso 1816)	300–900	300–900	35°14' ю. 04°47' ю.	–	+	–	П
20	<i>Aristeomorpha foliacea</i> (Risso 1827)	220–900	300–1300	35°14' ю. 06°35' ю.	+	+	–	П
21	<i>Aristeopsis edwardsiana</i> (Johnson 1867)	380–1000	274–1850	35°10' ю. 17°31' ю.	+	+	–	П
22	<i>Austropeneaus nitidus</i> (Barnard 1947)	420–1125	870–1150	21°27' ю. 35°55' ю.	–	+	–	П
23	<i>Plesiopeneaus armatus</i> (Bate 1881)	–	752–5413	Азоры* О-ва Зеленого Мыса*	+	+	–	П
Семейство Benthescymidae								
24	<i>Benthescymus bartletti</i> Smith 1882	520–1058	609–5777	05°32' с. 08°29' ю.	+	–	–	БП
25	<i>Benthescymus brasiliensis</i> Bate 1881	–	995–1908	Азоры, О-ва Зеленого Мыса*	+	+	–	БП
26	<i>Benthescymus iridescens</i> Bate 1881	–	900–1000	Бискай, О-ва Зеленого Bate 1881 Мыса*	+	+	+	БП
27	<i>Benthescymus hjorti</i> Sund 1920	–	–	Канары	–	–	–	БП
28	<i>Benthonectes filipes</i> Smith 1885	–	1267–1908	33°09' с. 32°34' с.	+	+	–	БП-ИЗ

1	2	3	4	5	6	7	8	9
29	<i>Bentheogenema intermedia</i> (Bate 1885)	—	0–5100	50°00' с.* 35°00' ю.	+	+	—	БП-ИЗ
30	<i>Gennadas scutatus</i> Bouvier 1906	—	130–2000	О-ва Зеленого Мыса* 35°00' ю.	+	+	+	БП-ИЗ
31	<i>Gennadas breviostris</i> Bouvier 1905	—	0–350–3500	Португалия* 37°00' ю.	+	—	—	БП-ИЗ
32	<i>Gennadas talismani</i> Bouvier 1906	—	0–600–4000	17°28' с. 35°39' ю.	+	—	—	БП-ИЗ
33	<i>Gennadas valens</i> (Smith 1884)	—	300–3000	51°00' с. 37°00' с.	+	—	—	БП-ИЗ
34	<i>Gennadas tinayrei</i> Bouvier 1906	—	150–3000	48°00' с. 44°00' ю.	+	+	—	БП-ИЗ
35	<i>Gennadas capensis</i> Calman 1925	—	300–3000	Бермудские о-ва* 35°00' ю.	+	—	—	БП-ИЗ
36	<i>Gennadas elegans</i> (Smith 1882)	—	600–1600	36°00' с. 35°39' ю.	—	—	—	БП-ИЗ
37	<i>Gennadas bouvieri</i> Кемп 1909	—	50–3000	34°33' ю.	+	+	+	БП-ИЗ
Семейство Sicyoniidae								
38	<i>Sicyonia carinata</i> (Br n nich 1768)	—	3–8	Португалия* Зап. Сахара	—	—	—	ЗУ
39	<i>Sicyonia galeata</i> Holthuis 1952	22–56	30–70	21°02' с. 05°10' с.	—	—	—	ЗУ

Надсемейство Sergestoidea Семейство Sergestidae								
40	<i>Deoergestes henseni</i> (Ortman 1893)	—	300–2300	С. Атлантика 13°50'ю. ш.	—	—	—	БП-ИЗ
41	<i>Deoergestes paraseminudus</i> (Crosnier, Forest, 1973)	—	300–1600	0°30' с. ш. 07°27' ю. ш.	—	—	—	БП-ИЗ
42	<i>Deoergestes pediformis</i> (Crosnier, Forest, 1973)	—	150–2300	0°30' с. ш. 07°27' ю. ш.	—	—	—	БП-ИЗ
43	<i>Deoergestes corniculum</i> (Kroyer 1855)	—	—	45° с. ш. 41° ю. ш.	—	+	—	БП-ИЗ
44	<i>Sergia tenuiremis</i> (Kroyer)	—	—	Азорские о-ва Южная Африка	+	—	—	БП-ИЗ
45	<i>Sergia japonica</i> (Bate 1881)	—	До 5394	Шотландия Ангола	+	+	—	БП-ИЗ
46	<i>Sergia laminata</i> Burkenroad, 1940	—	725–2500	05°25'ю. ш. 08°07'ю. ш.	—	—	—	БП-ИЗ
47	<i>Alloergestes pectinatus</i> (Sund 1920)	—	—	42°50'с. ш. 32°00'ю. ш.	+	+	—	БП-ИЗ
48	<i>Alloergestes sargassi</i> (Ortman 1893)	—	—	45° с. ш. 34° ю. ш.	+	+	—	БП-ИЗ
49	<i>Alloergestes nudus</i> (Illig 1914)	—	150–4000	Малейра 32° ю. ш.	—	+	—	БП-ИЗ
50	<i>Parasergestes armatus</i> (Kroyer 1855)	—	—	42°50'с. ш. Южная Африка	+	—	—	БП-ИЗ
51	<i>Parasergestes vigilax</i> (Stimpson)	—	—	42°50'с. ш. 34°30'ю. ш.	+	+	—	БП-ИЗ

1	2	3	4	5	6	7	8	9
52	<i>Parasergestes diapontius</i> (Bate 1881)	—	—	О-ва Зеленого мыса 05°26'ю. ш.	+	+	—	БП-ИЗ
53	<i>Sergestes atlanticus</i> Milne-Edwards 1830	—	—	47°00' с. ш. 10°00' ю. ш.	—	+	—	БП-ИЗ
54	<i>Gardinerosegia splendens</i> (Sund, 1920)	—	—	Гибралтар Вилья-Сиснерос	+	—	—	БП-ИЗ
55	<i>Neosergestes edwardsii</i> (Kroyer 1855)	—	—	О-ва Зеленого мыса 05°26'ю. ш.	+	—	—	БП-ИЗ
56	<i>Challengerosergia talismani</i> (Barnard 1947)	—	До 2000	16°52' с. ш. 05°51' ю. ш.	—	—	—	БП-ИЗ
57	<i>Robustosegia robusta</i> (Smith 1882)	—	До 5000?	Шотландия Южная Африка	+	+	—	БП-ИЗ
58	<i>Robustosegia extenuata</i> (Burkenroad)	—	300—1000	03°45'ю. ш. 15°35'ю. ш.	—	—	—	БП-ИЗ
59	<i>Robustosegia regalis</i> (Gordon, 1939)	—	100—2000	Южная Африка	+	+	—	
60	<i>Phorcosergia grandis</i> (Sund 1920)	—	300—4000	39°00' с. ш. 29°00' ю. ш.	+	+	+	БП-ИЗ
61	<i>Eusergestes arcticus</i> (Kroyer 1855)	—	—	Дания Южная Атлан- тика	+	+	—	БП-ИЗ
62	<i>Petalidium. obesum</i> (Kroyer 1855)	—	—	Мадейра Мыс Доброй Надежды	—	+	—	БП-ИЗ

Семейство Opliorhidae								
63	<i>Opliorhynchus spinosus</i> (Brull 1839)	400—1500	10—2000	35°14' с.	+	+	—	БП-ИЗ
64	<i>Opliorhynchus novaezealandiae</i> (De Man 1911)	322—3600	200—725	19°45' ю. 25°08' ю.	+	+	—	БП-ИЗ
65	<i>Janicella spinicauda</i> (A. Milne-Edwards 1883)	—	550—1460	Марокко	+	+	—	БП-ИЗ
66	<i>Systellaspis braueri</i> braueri (Balss 1914)	—	150—400	48°29' с 05°26' ю.*	+	+	+	БП-ИЗ
67	<i>Systellaspis debilis</i> (A. Milne-Edwards 1881)	75—1200	50—4594	38°19' с 32°45' ю.	+	+	—	БП-ИЗ
68	<i>Systellaspis pellicid</i> (Filhol 1885)	310—1300	291—3292	33°52' с 04°17' с.	+	+	—	БП-ИЗ
69	<i>Systellaspis cristata</i> (Faxon 1893)	680—1550	600—3241	03°09' с. 10°44' ю.	+	+	+	БП-ИЗ
Семейство Acanthephyridae								
70	<i>Acanthephyra pelagica</i> (Risso 1816)	500—3500	150—3750	49°54' с. 12°08' с.	+	+	—	БП
71	<i>Acanthephyra</i> <i>Acanthitesonis</i> Bouvier 1906	500—1550	500—4000	05°32' с. 18°35' с.	+	—	—	БП
72	<i>Acanthephyra</i> <i>Eximia</i> Smith 1884	615—1125	200—3700	28°49' с. 33°50' ю.	+	+	—	П
73	<i>Acanthephyra kingsleyi</i> Bate 1888	490—1200	500—4575	26°58' с. 10°47' ю.	—	—	—	БП
74	<i>Acanthephyra purpurea</i> A. Milne Edwards 1881	500—1200	300—1830	34°28' с. 28°15' с.	+	—	—	БП

1	2	3	4	5	6	7	8	9
75	<i>Acanthephyra curtirostris</i> Wood Mason 1891	1430–1550	660–4970	03°09' с. 08°54' в. д.	+	+	+	БП
76	<i>Acanthephyra brevirostris</i> Smith 1885	—	1280–5394	45°00' с.* 33°45' ю.	+	+	+	БП
77	<i>Acanthephyra prionota</i> Foxton 1971	—	800–1950	18°00' с.* 18°00' ю.	—	+	+	БП
78	<i>Acanthephyra acutifrons</i> Bate 1888	—	374–3660	24°30' с.* Сан-Томе.	+	+	—	БП
79	<i>Acanthephyra stylorostriata</i> (Bate 1888)	—	1280–2050	34°02' с.* о-ва Зеленого Мыса	+	+	—	БП
80	<i>Acanthephyra gracilipes</i> Chace 1940	—	1830–2269	Ю-З. Азор* Ю. Африка	+	—	—	БП
81	<i>Heterogenys microphthalma</i> (Smith 1885)	—	2000–3197	31°20' с.* 16°12' с.	+	+	—	БП
82	<i>Notostomus gibbosus</i> A. Milne-Edwards 1881	1215–1230	850–4000	22°44' с 05°06' ю.*	+	+	—	БП
83	<i>Notostomus auriculatus</i> Barnard 1950	—	812–823	27°13' ю.ш 13°57' в. д.*	+	+	—	БП
84	<i>Notostomus elegans</i> A. Milne-Edwards 1881	—	700–5380	Испания* Ю. Африка	+	+	—	БП
85	<i>Notostomus crosnieri</i> Macpherson 1984	490–985	600–4088	25°00' с 18°48' ю.*	—	—	—	БП
86	<i>Ephyrina benedicti</i> Smith 1885	—	300–5000	63°19' с 02°00' ю.	+	+	—	БП
87	<i>Ephyrina bifida</i> Stephensen 1923	—	720–2500	48°29' с 05°26' ю.*	+	—	—	БП

88	<i>Ephyrina ombango</i> Crosnier & Forest 1973	775–2000	670–2500	33°11' с 08°29' ю.	+	—	+	БП
89	<i>Ephyrina figueirai</i> Crosnier & Forest 1973	900–2450	900–2000	33°15' с 30°00' с.	+	+	—	БП
90	<i>Hymenodora gracilis</i> Smith 1886	—	500–3594	14°39' с 10°28' ю.*	+	+	+	БП
91	<i>Hymenodora glacialis</i> (Buchholz 1874)	—	?	Канары Сьерра-Леоне*	—	+	+	БП
92	<i>Meningodora mollis</i> Smith 1882	—	725–5000	Азорские о-ва 09° 18' ю.*	+	+	+	БП
93	<i>Meningodora vesca</i> (Smith 1886)	—	650–2500	61°30' с. 12°35' ю.*	+	—	—	БП
94	<i>Meningodora compsa</i> (Chace 1940)	—	1097–1829	16°16' с. 22°16' з. д.*	+	—	—	БП
Семейство Nematocarinidae								
95	<i>Nematocarcinus gracilipes</i> Filhol 1884	598–1590	—	39°25' с. 15°15' с.	+	—	+	ЭД
96	<i>Nematocarcinus africanus</i> Crosnier & Forest 1973	290–805	190–850	21°10' с 20°30' ю.	—	—	—	ЭД
97	<i>Nematocarcinus sigmoides</i> Macpherson 1984	—	840–2200	28°19' ю. Мыс Доброй Надежды	—	+	—	ЭД
98	<i>Nigmatullinus acanthites/sonis</i> L. Pequegnat 1970	—	3138–3740	27°06' с. 15°30' з. д.*	+	+	+	ЭД
Семейство Stylocystylidae								
99	<i>Stylocystylus serratus</i> A. Milne-Edwards 1881	—	613–1435	25°39' с. 16°06' з. д.*	+	—	—	ЭД



1	2	3	4	5	6	7	8	9
Семейство Paspiphaeidae								
100	<i>Paspiphaea tarda</i> Krøyer 1845	520–1058	545–3130	29°04' с 32°42' ю.	+	–	+	БП
101	<i>Paspiphaea multidentata</i> Esmark 1866	500–1300	До 1000	32°08' с 11°24' с.	+	–	–	БП
102	<i>Paspiphaea hoplocerca</i> Chace 1940	740–850	900–1650	34°01' с 33°52' с.	+	–	–	БП
103	<i>Paspiphaea sivado</i> (Risso 1816)	280–800	170–600	36°48' с 26°58' с.	–	–	–	БП
104	<i>Paspiphaea semispinosa</i> Holthuis 1951	50–500	74–700	22°58' с 29°40' ю.	–	–	–	БП
105	<i>Paspiphaea ecarina</i> Crosnier 1969	775–795	725–800	08°29' ю 09°30' ю.	–	–	–	БП
106	<i>Paspiphaea grandicula</i> Burukovsky 1976	520–1000	–	28°26' ю 54°23' ю.	–	–	–	БП
107	<i>Paspiphaea diaphana</i> Burukovsky & Romensky 1980	500–1100	–	31°48' ю 35°55' ю.	–	–	–	БП
108	<i>Psathyrocaris fragilis</i> Wood-Mason 1893	497–546	315–1886	05°32' ю 08°31' ю.	–	+	–	П
109	<i>Psathyrocaris infirma</i> Alcock & Anderson 1894	435–785	359–2000	33°52' с 21°58' ю.	+	+	–	П
110	<i>Parapaspiphaea sulcatifrons</i> Smith 1884	790–2400	500–5340	38°18' с 30°18' ю.	+	+	+	БП
111	<i>Glyphis msrupialis</i> Filhol 1884	360–1560	500–1160	28°49' с 19°14' ю.	–	+	–	БП

112	<i>Euraspiphae serrata</i> (Rathbun 1902)	470–1400	–	06°20' ю 06°29' ю.	–	+	–	БП
113	<i>Euraspiphae gilesii</i> (Wood-Mason 1892)	875–2450	–	33°15' с 29°40' с.	+	+	–	БП
Семейство Sampylonotidae								
114	<i>Bathypalaemonella serranipalma</i> L. Pequegnat 1970	–	723–1774	32°34' с 09°49' з. д.*.	+	–	–	ЗУ
Семейство Alpheidae								
115	<i>Alpheus macrocheles</i> (Hailstone 1835)	75–105	0–188	07°52' с 07°03' с.	–	–	–	ЗУ
116	<i>Alpheus platylaclylus</i> Coutière 1897	–	50–600?	Азоры О. Зеленого Мыса*	–	–	–	ЗУ
117	<i>Alpheus dentipes</i> Guérin 1832	–	0–60	Португалия Камерун*	–	–	–	ЗУ
118	<i>Alpheus crockery</i> (Armstrong 1941)	–	0–50	О-ва Сан-Томе и Аннобон*	–	+	–	ЗУ
119	<i>Alpheus rugimanus</i> A. Milne-Edwards 1878	–	0–12	Сенегал О. Аннобон*	–	–	–	ЗУ
120	<i>Alpheus fagei</i> Crosnier & Forest 1965	–	3–15	Кот Д'ювар О. Принсипи*	–	–	–	ЗУ
121	<i>Alpheus sulcatus</i> Kingsley 1878	–	У уреза воды	Пуэнт-Нуар*	–	–	+	ЗУ
122	<i>Alpheus malleator</i> Dana 1852	–	0–12	Сенегал Конго*	+	–	+	ЗУ
123	<i>Alpheus blachei</i> Crosnier & Forest 1965	–	У уреза воды	Конго О. Сан-Томе*	–	–	–	ЗУ

1	2	3	4	5	6	7	8	9
124	<i>Alpheus paracrinatus</i> Miers 1881	—	0–7	Сенегал Ангола	+	—	—	ЗУ
125	<i>Alpheus cylindricus</i> (?) Kingsley 1878	—	0–82	О-ва залива Биафра*	+	—	+	ЗУ
126	<i>Alpheus cristulifrons</i> (?) Rathbun 1900	—	2–40	О-ва залива Биафра*	+	—	—	ЗУ
127	<i>Alpheus talismani</i> Coutière 1897	24–74	30–628	11°38'5 с 06°49'2 с.	—	—	—	ЗУ
128	<i>Alpheus floridanus</i> Kingsley 1878	—	02–70	Гвинея Конго*	+	—	—	ЗУ
129	<i>Alpheus bouvieri</i> Crosnier & Forest 1973	—	У уреза воды	О-ва Зеленого мыса Конго*	+	—	—	ЗУ
130	<i>Alpheus holthuisi</i> Ribeiro 1964	—	3–12	О-ва Зеленого мыса*	—	—	—	ЗУ
131	<i>Alpheus pontederiae</i> De Rochebrune 1883	—	0–30	Сенегал Конго*	—	—	—	ЗУ
132	<i>Alpheus intrinsicus</i> Spence Bate 1888	—	0–36	Сенегал Конго*	—	—	—	ЗУ
133	<i>Alpheus edwardsii</i> (Audouin 1828)	—	Литораль	О-ва Зеленого мыса*	—	+	—	ЗУ
134	<i>Alpheus glaber</i> (Olivé 1792)	52–292	50–450	35°15' с 33°38' с.	—	—	—	ЗУ
135	<i>Salmoneus jarli</i> Holthuis 1951	—	19	Нигерия*	—	—	—	ЗУ
136	<i>Synalpheus parfait</i> Coutière 1908	—	0–75	12°55' с* Габон.	—	—	—	ЗУ

137	<i>Synalpheus senegambiensis</i> Coutière 1897	—	0–10 (75)	Сенегал* Конго	—	—	—	ЗУ
138	<i>Synalpheus tumidomanus</i> <i>congoensis</i> Crosnier & Forest 1965	—	У уреза воды	Пуэнт-Нуар*	—	—	—	ЗУ
139	<i>Synalpheus tumidomanus africanus</i> Crosnier & Forest 1965	—	0–10 (42)	О-ва Зеленого мыса, Аннобон 31°38' ю.*	—	—	—	ЗУ
140	<i>Athanas nitescens</i> (Leach 1813)	—	15–25	Юг Норвегии Конго*	—	—	—	ЗУ
141	<i>Athanas nouvelae</i> Holthuis 1951	—	22–40	О-ва Зеленого мыса*	—	—	—	ЗУ
142	<i>Athanas amazone</i> Holthuis 1951	—	45–150	Средиземное море Нигерия*	—	—	—	ЗУ
143	<i>Athanas grimaldii</i> Coutière 1911	—	0–50 (155)	Франция Ангола*	—	—	—	ЗУ
144	<i>Athanas ivoiriensis</i> Anker & Ahyong 2007	—	20	Кот Дивуар*	—	—	—	ЗУ
145	<i>Automate evermani</i> Rathbun 1901	—	5–62	Сенегал о. Принсипе	—	—	—	ЗУ
146	<i>Alphaeopsis africanus</i> Crosnier & Forest 1973	—	150	От Азор до Аголы	—	—	—	ЗУ
147	<i>Metalpheus rostratipes</i> (Pocock 1890)	—	0–12	О-ва залива Биафра*	+	+	—	ЗУ
Семейство Ogyridae								
148	<i>Ogyrides rarispinus</i> Holthuis 1951	—	10–15	Калиский за- лив 09°20' ю.*	—	—	—	ЗУ

1	2	3	4	5	6	7	8	9
149	<i>Ogyrides alphaerostris</i> Kingsley 1880	—	Литораль	Гана Людериц*	+	—	—	ЗУ
150	<i>Ogyrides saldanhae</i> Barnard 1947	—	До 18	22°53' ю. 35°00' ю.*	—	—	—	ЗУ
Семейство Merhippolytidae								
151	<i>Merhippolyte ancistrota</i> Crosnier&Forest 1973	50–105	97–275	29°49' с. 16°00' ю.*	—	—	—	ЭД
152	<i>Merhippolyte agulhasensis</i> Spence Bate 1888	365–438	30–318	25°49' ю. 31°48' ю.	—	+	—	ЭД
Семейство Hippolytidae								
153	<i>Eualus lebourne</i> Holthuis 1951	80	40–120	10°49' с. Габон, о. Аннобон, о. Принсипе	—	—	—	ЭД
154	<i>Eualus cranchi</i> (Leach 1817)	—	0–55	От Норвегии до Гвинейского зал.	—	—	—	ЭД
155	<i>Eualus steniferus</i> (Barnard 1950)	—	100–300	Южная Африка	—	—	—	ЭД
156	<i>Hippolyte coerulea</i> (Fabricius 1775)	Эпилелаг.	Эпилелаг.	Азоры Ангола	+	—	—	ЭП и П
157	<i>Hippolyte leptoceros</i> (Heller 1863)	—	Литораль	Нормандия Марокко	—	—	—	ЗУ
158	<i>Hippolyte inermis</i> Leach 1816	—	Литораль	Англия Марокко	—	—	—	ЗУ

159	<i>Hippolyte palliola</i> Kensley 1970	—	Литораль	Намибия	—	—	—	ЗУ
160	<i>Hippolyte lagarderei</i> d'Udekem d'Acoz 1995	—	Литораль	Марокко, 33°55' с 06°55' з.*	—	—	—	ЗУ
161	<i>Hippolyte longillex</i> d'Udekem d'Acoz 2007	—	—	1°43'N, 7°23'E, 35 О-в Принсипе	—	—	—	ЗУ
162	<i>Ligur ensiferus</i> (Risso 1816)	520–500	300–860	33°19' с. 16°35 с.	—	+	—	ЭД
163	<i>Lysmata stenolepis</i> Crosnier&Forest 1973	—	150–275	О-ва Зеленого мыса*	—	—	—	ЭД
164	<i>Lysmata moorei</i> (Rathbun 1901)	—	Литораль	Габон	+	—	—	ЭД
165	<i>Lysmata seticaudata</i> (Risso 1816)	—	Литораль	Марокко	—	—	—	ЭД
166	<i>Lysmata uncinervis</i> Holthuis&Maurin 1952	—	Литораль	Марокко	—	—	—	ЭД
167	<i>Lysmata olavoi</i> Fransen 1991	—	135–360	Канары, о-в Тенерифе	—	—	—	ЭД
168	<i>Trachicaris restricta</i> A. Milne-Edwards 1878	—	До 100	Канары Гвинейский зал.	+	—	—	ЭД
169	<i>Latreutes parvulus</i> (Stimpson 1871)	—	15–45	Сьерра-Леоне	+	—	—	ЭД
170	<i>Latreutes fucorum</i> (Fabricius 1798)	—	Сублитор. и пелагиаль	Азоры О-ва Зеленого мыса*	+	—	—	пел.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
171	<i>Bythocaris cosmetops</i> Holthuis 1951	—	74–78	07°28' с. ш. 13°38 з. д.*	—	—	—	ЭД
172	<i>Echippolysmata hastatoides</i> (Bass 1914)	10	Литораль лагуна	рейд порта Котону Ангола*	—	—	—	ЭД
173	<i>Lebbeus saldanhiae</i> (Barnard 1947)	—	300	Ю. Африка	—	+	—	ЭД
174	<i>Lebbeus africanus</i> Fransen 1997	—	1500	19°43' с. ш. 17°30 з. д.*	—	—	—	ЭД?
175	<i>Leontocaris paulsoni</i> Stebbing 1905	—	240–300	Ю. Африка	—	+	—	ЭД?
Семейство Disciidae								
176	<i>Discias atlanticus</i> Gurney 1939	—	До 50 м	О-ва Зеленого мыса* Габон8	+	—	—	планкт
Семейство Palaemonidae								
177	<i>Palaemon serratus</i> (Pennant 1777	28–30	Литораль	Дания Кап-Блан	—	—	—	ЭД
178	<i>Palaemon elegans</i> Rathke 1837	Литораль	Литораль	Балтика Кап-Блан, Мав- ритания	—	+	—	ЭД
179	<i>Palaemon maculatus</i> (Thalwitz 1892)	—	Литораль	От Сенегала до. 12–13° ю.*	—	—	—	ЭД
180	<i>Palaemon adspersus</i> Rathke 1837	—	Литораль	3. Норвегия Кап-Блан, Мав- ритания	—	—	—	ЭД

181	<i>Palaemon pacificus</i> (Stimpson 1860)	—	Литораль	Ю. Африка	—	*	—	ЭД
182	<i>Palaemon longirostris</i> H. Milne-Edwardsi 1837	—	Литораль	Португалия Марокко	—	—	—	ЭД
183	<i>Palaemon xiphias</i> Risso 1816	—	Литораль	Канарские о-ва	—	—	—	ЭД
184	<i>Palaemon powelli</i> Ashelby 2009	—	—	Устье Нигера	—	—	—	ЭД
185	<i>Palaemon vicinus</i> Ashelby 2009	—	—	О-ва Зеленого Мыса, от Гам- бии, до Каме- руна	—	—	—	ЭД
186	<i>Nematopalaemon hastatus</i> (Aurivillius 1898)	10–30	17–80	Либерия Ангола.*	—	—	—	ЭД
187	<i>Brachycarpus biunguiculatus</i> (Lucas 1846)	—	Литораль	Либерия*	+	+	+	ЗУ
188	<i>Rapipontonia platalea</i> (Holthuis 1951)	—	30–34	16°50' с. 09°23' с.*	—	—	—	ЗУ
189	<i>Periclimenes scriptus</i> (Risso 1822)	—	12–89	13°43' с. 07°28' ю.*	—	—	—	ЗУ
190	<i>Periclimenes andresi</i> Macpherson 1988	—	185	17°15' ю. ш.. 11°27' в. д.*	—	—	—	ЗУ
191	<i>Pontonia pinnophilas</i> (Otto 1821)	8	В Вальвия	Азоры Ангола*	—	—	—	ЗУ
192	<i>Pontonia flavomaculata</i> Heller 1864	—	В асцидиях	Средиземное море 10°49' с.*	—	—	—	ЗУ

1	2	3	4	5	6	7	8	9
193	<i>Palaemonella atlantica</i> Holthuis 1951	80	40	О-ва Зеленого мыса* о. Принсипи	—	—	—	ЗУ
194	<i>Balssia gastii</i> (Balss 1921)	—	20–75	Средиземное море 09°20' с.*	—	—	—	ЗУ
195	<i>Typton spongicola</i> O. G. Costa 1844	—	15–80	Ю. Англия 09°20' с.*	—	—	—	ЗУ
196	<i>Palaemonetes varians</i> (Leach 1813)	—	Лагуна, эстуарий	С. Европа, С. Марокко	—	—	—	ЗУ
197	<i>Leander tenuicornis</i> (Say 1818)	—	На плаваю- щей расти- тельн.	Устье Нигера	+	+	—	?
Семейство Gnathorhyllidae								
198	<i>Gnathorhyllum elegans</i> (Risso 1816)	—	2–10	Малейра Канарские о-ва	—	—	—	ЗУ
Семейство Processidae								
199	<i>Processa parva</i> Holthuis 1951	24–60	0,5–100	Северное море Конго*	—	—	—	ЗУ
200	<i>Processa borborotoca</i> Holthuis 1951	—	50–130	Гвинея Конго	—	—	—	ЗУ
201	<i>Processa intermedia</i> Holthuis 1951	—	9–50	Португалия Конго	—	—	—	ЗУ
202	<i>Processa macrophthalma</i> Nouvel & Holthuis 1957	32–98	4–55	Средиземное море 00°50' с.*	—	—	—	ЗУ

203	<i>Processa macrodactyla</i> Holthuis 1952	—	?	Зап. Сахара	—	—	—	ЗУ
204	<i>Processa compacta</i> Crosnier 1971	—	До 10	Конго	—	—	—	ЗУ
205	<i>Processa elegantula</i> Nouvel & Holthuis 1957	—	30–50	Ла-Манш о. Аннобон	—	—	—	ЗУ
206	<i>Processa austroafricana</i> Barnard 1947	—	18–230	Склоны банки Агульяс	—	—	—	ЗУ
207	<i>Processa canaliculata</i> Leach 1815	74	—	Марокко 21°29' с. ш.	—	—	—	ЗУ
208	<i>Processa namibiensis</i> Macpherson 1983	—	70	17°44' ю. ш. 11°34' в. д.*	—	—	—	ЗУ
Семейство Pandalidae								
209	<i>Heterocarpus ensifer</i> A. Milne-Edwards 1881	60–590	200–885	Испания 05°42' ю.*	+	+	—	П
210	<i>Heterocarpus grimaldii</i> A. Milne-Edwards & Bouvier 1900	495–1090	540–1473	22°42' с. 22°52' ю.*	—	—	—	ЭД
211	<i>Heterocarpus laevigatus</i> Spence Bate 1888	736–738	366–836	Малейра* 19°14' ю.	—	+	—	П
212	<i>Chlorotocus crassicornis</i> (A. Costa 1871)	50–310	3–597	35°18' с. 05°52' ю., 29°24' ю.*	—	+	—	ЭД
213	<i>Pandalina modesta</i> (Spence Bate 1888)	—	300–400	26–29° ю.*	—	—	—	ЭД
214	<i>Pandalina profunda</i> Holthuis 1946	880–100	?	22°49' с. ш. 17°04' з. д.	—	—	—	ЭД

1	2	3	4	5	6	7	8	9
215	<i>Plesionika heterocarpus</i> (A. Costa 1871)	74–505	35–680	35°18'с. 18°24'ю.*	–	–	–	ЭД
216	<i>Plesionika edwardsii</i> (Brandt 1851)	115–520	50–680	Испания Ангола	+	+	–	ЭД
217	<i>Plesionika acanthonotus</i> (Smith 1882)			35°10'с. 24°35'ю.*	+	–	–	ЭД
218	<i>Plesionika holthuisi</i> Crosnier&Forest 1968	495–605	480–900	Сенегал 18°24'ю.*	+	–	–	ЭД
219	<i>Plesionika marita</i> A. Milne-Edwards 1883	255–900	190–1463	35°14'с. 35°55'ю.	+	?	–	ЭД
220	<i>Plesionika rossignoli</i> Crosnier&Forest 1968	785–1200	990–1005	26°09'с. 15°05'ю.*	–	–	–	ЭД
221	<i>Plesionika carinata</i> Holthuis 1951	305–795	300–1000	26°58'с. 25°49'ю.*	–	–	–	ЭД
222	<i>Plesionika antigay</i> Zariquety Alvarez 1955	187–310	168–400	33°16'с. 28°44'с.	–	–	–	ЭД
223	<i>Plesionika gigliolii</i> (Senna 1952)	220–520	300–400	33°19'с. 06°44'4 с.	+	–	–	ЭД
224	<i>Plesionika ensis</i> (A. Milne-Edwards 1881)	143–505	230–732	34°12'с. 11°56' ю.*	+	+	–	ЭД
225	<i>Plesionika williamsi</i> Forest 1964	51–520	300–450	33°19'с. 05°33'4 с.	–	+	–	ЭД
226	<i>Parapanadalus narval</i> (Fabricius 1787)	–	35–400	36°30'с. О. Зеленого Мыса.	+	–	–	ЭД

227	<i>Parapanadalus brevipes</i> Crosnier&Forest 1968	220–480	140–700	15°57'с. 10°55'ю.	–	–	–	П
228	<i>Parapanadalus longicauda</i> Rathbun 1901	40–200	55–500	12°32'с. 10°10' ю.	+	–	–	ЭД
229	<i>Stylopanadalus richardi</i> (Coutiere 1905)	–	650–3600	Азорские о-ва 16°05' ю. ш.	+	+	+	БП
230	<i>Bitias stocki</i> Fransen 1990	–	1100–1350 “rocky areas”	Азоры О-ва Зеленого Мыса	–	–	–	ЭД?
Семейство Physetocaridae								
231		–	(125) 1300– 1600	22°30'с. 03°06' ю.	+	+	–	Пел
Семейство Rhynchocinetidae								
232	<i>Cinetorhynchus rigens</i> (Gordon 1936)	–	–	О-ва Зеленого Мыса*	+	–	–	ЭД
Семейство Glyphocrangonidae								
233	<i>Glyphocrangon longirostris</i> (Smith 1882)	–	1207–2500	50°47'с. 35°00' ю.	+	–	–	ЗУ
Семейство Crangonidae								
234	<i>Sabinea lysytrix</i> (A. Milne-Edwards 1881)	–	536–3957	22°55'с. ш. 17°15' з. д.	+	–	–	ЗУ
235	<i>Metacrangon bellmarleyi</i> (Stebbing 1914)	720–793	595–1098	17°16'с. 33°50' ю.	–	+	–	ЗУ
236	<i>Parapontophilus gracilis</i> (Smith 1882)	520–880	370–3440	28°49'с. 35°55' ю.	+	+	–	ЗУ

1	2	3	4	5	6	7	8	9
237	<i>Pararhopile talismani</i> (Crosnier & Forest 1973)	—	3200–5000	О-ва Зеленого Мыса	—	—	—	ЗУ
238	<i>Philocheras aglirtus</i> (Crosnier 1971)	—	Пляж	Конго	—	—	—	ЗУ
239	<i>Philocheras bidens</i> (Holthuis 1951)	28–50	30–100	11°48'с. 09°40' ю.	—	—	—	ЗУ
240	<i>Philocheras opici</i> (Crosnier 1971)	—	50	Аннобон	—	—	—	ЗУ
241	<i>Philocheras prionocephis</i> (Holthuis 1952)	190–200	100–225	О-ва Зеленого Мыса, 06°06' ю. ш.	—	—	—	ЗУ
242	<i>Philocheras bispinosus bispinosus</i> (Hailstone 1835)	—	97–150	15°57'ю. ш. 10°36' в. д.	—	—	—	ЗУ
243	<i>Philocheras wolffi</i> (Holthuis 1951)	—	25–50	09°27'с. ш. 09°25' з. д.	—	—	—	ЗУ
244	<i>Philocheras gailardii</i> (Crosnier 1971)	—	—	Пуэнт-Нуар	—	—	—	ЗУ
245	<i>Philocheras trispinosus</i> (Hailstone 1835)	—	0–200 (450)	Северное море Марокко	—	—	—	ЗУ
246	<i>Philocheras echinulatus</i> (M. Sars 1862)	290–292	—	34°08'с. ш. 07°35' з. д.	—	—	—	ЗУ
247	<i>Philocheras sculptus</i> (Bell 1847)	—	0–180	35°43'с. ш. 06°12' з. д.	—	—	—	ЗУ
248	<i>Pontophilus spinosus</i> (Leach 1816)	155–160	20–1550	С. Норвегия 10°13'с.	—	—	—	ЗУ

249	<i>Aegaon lacazei</i> (Gourret 1887)	205–219	128–758	52°07'с. Ю. Африка	—	+	—	ЗУ
250	<i>Aegaon cataphractus</i> (Olivier 1792)	50–110	16–130	Португалия Ю. Африка	—	+	—	ЗУ
251	<i>Crangon crangon</i> (Linnaeus 1758)	30	0–50	Белое море Марокко	—	—	—	ЗУ
Инфраотряд Stenopodidea Семейство Stenopodidae								
252	<i>Stenopus spinosus</i> Risso 1827	55–72	70–700	Средиземное море 05°15'ю.	—	—	—	ЗУ
253	<i>Stenopus hispidus</i> (Olivier 1811)	—	До 210	35°00'ю. ш. 19°49' в. д.	+	+	—	ЗУ
254	<i>Odontozona edwardsi</i> (Bouvier 1908)	—	511–2070	25°39'с. ш. 18°18'з. д. 18°22'с. ш. 16°36'з. д.	—	—	—	ЗУ

ЗУ — зарывающиеся или живущие в укрытиях  
Пел. — пелагические  
ЭД — эпибентосные донные  
П — придонные  
БП — батипелагические  
БП-ИЗ — батипелагические-интерзональные

даря этому таблица служит материалом для проведения зоогеографического анализа и позволяет увидеть, что в процессе сбора материалов нами было описано три новых вида, обнаружено четыре вида, новых для фауны западноафриканских вод, на то время, которые было охвачено нашими работами по сбору материалов. Кроме этого, были уточнены ареалы 30 других видов креветок. В отдельном столбце аббревиатуры (расшифровка в конце таблицы) указывают на отношение креветок к субстрату как ключ к определению принадлежности каждого вида к конкретной жизненной форме (см. соответствующий подраздел в разделе «Методика»).

Таксономический статус каждого вида уточнен в соответствии с современным уровнем его изученности (De Grave, Franssen, 2011).

#### в) Питание креветок

Для описания состава пищи креветок и их трофических взаимоотношений были исследованы желудки 40 видов креветок из западноафриканских вод, относящихся к 20 родам 9 семейств. Общий объем материалов ~10 561 вскрытый желудок, в 7999 из которых обнаружена пища, а 3593 были полными (табл. 4).

Таблица 4

Состав пищи креветок.  
Список исследованных видов и объем материала

№ п/п	Виды	Число вскрытых желудков		
		всего	с пищей	из них полные
1	<i>Farfantepenaeus notialis</i>	1232	1232	933
2	<i>Melicertus kerathurus</i>	80	80	66
3	<i>Holthuispenaeopsis atlantica</i>	88	88	13
4	<i>Metapenaeopsis miersi</i>	104	104	18
5	<i>Parapenaeus longirostris</i>	?	285	?
6	<i>Aristeus varidens</i>	651	639	419
7	<i>Aristeus antenatus</i>	3	3	1
8	<i>Aristeopsis edwardsiana</i>	288	288	178
9	<i>Austropenaeus nitidus</i>	64	56	1
10	<i>Solenocera africana</i>	290	290	154
11	<i>S. membranacea</i>	108	108	41
12	<i>Acanthephyra acanthitelsonis</i>	26	26	17

№ п/п	Виды	Число вскрытых желудков		
		всего	с пищей	из них полные
13	<i>A. kingsleyi</i>	64	64	46
14	<i>A. pelagica</i>	766	623	181
15	<i>A. purpurea</i>	1282	968	314
16	<i>Nematocarcinus africanus</i>	379	379	177
17	<i>N. sigmoides</i>	1	1	1
18	<i>Pasiphaea multidentata</i>	30	15	—
19	<i>P. semispinosa</i>	1477	983	166
20	<i>P. sivado</i>	349	103	16
21	<i>P. tarda</i>	3	3	2
22	<i>Psathyrocaris infirma</i>	20	7	1
23	<i>Glyphus marsupialis</i>	~1000	29	10
24	<i>Merhippolyte agulhasensis</i>	65	42	8
25	<i>Alpheus glaber</i>	2	2	1
26	<i>Alpheus macrocheles</i>	1	1	—
27	<i>Alpheus cf. longiforceps</i>	44	44	25
28	<i>Parapandalus narval</i>	35	35	20
29	<i>Parapandalus longicauda</i>	160	160	55
30	<i>P. brevipes</i>	16	10	1
31	<i>Plesionika acanthonotus</i>	158	125	31
32	<i>P. edwardsii</i>	300	217	217
33	<i>P. heterocarpus</i>	294	294	156
34	<i>P. martia</i>	155	151	84
35	<i>P. carinata</i>	~500	263	137
36	<i>P. ensis</i>	61	42	21
37	<i>Heterocarpus ensifer</i>	121	121	46
38	<i>H. grimaldii</i>	60	33	14
39	<i>H. laevigatus</i>	34	24	11
40	<i>Chlorotocus crassicornis</i>	50	41	11
	Итого	~10 561	7999	3593



## 1.2. Методики

### 1.2.1. Орудия лова для количественных проб

Сбор материалов велся на борту среднетоннажных (СРТР, СРТМ и СТМ) и крупнотоннажных судов (РТМ «Тропик» или «Атлантик», и БМРТ). Уловы среднетоннажных судов количественно не обрабатывали (не считая определения частоты встречаемости креветок в уловах). Большая часть ловов (642 траления) выполнена во время траловых съемок на крупнотоннажных судах стандартным тралом для проведения учетных работ «Хек-4М» с мелкойчейной вставкой в кутце. Траления проводились по стандартной для ихтиологических траловых съемок методике с фиксированным временем (0,5 или 1 час) и скоростью (4 узла). Лишь две съемки в водах Мавритании были проведены с борта среднетоннажных судов (СРТМ и СТМ — см. табл. 2) тралом другого типа (трал 57,2/41,3). Результаты этих тралений несравнимы с остальными, и мы их не использовали для количественной оценки уловов.

Во время съемки на борту РТМА «Фиолент» была использована относительно частая, почти случайная сетка станций. В остальных рейсах каждая точка траления была расположена на трансекте и привязана к определенным горизонтам, каковыми были выбраны: наименьшая доступная для данного судна на данном разрезе глубина в диапазоне 13–20 м; 50 м; 75 м; 100 м; 200 м; 300 м; 500 м; 700 м. Это позволило нам, оценивая особенности вертикального распределения креветок, использовать при необходимости термин «стандартные глубины». На больших глубинах траление проводили по мере возможности и при наличии подходящих площадок для хода трала.

Применение единого орудия лова дало нам возможность получить массовые и сравнимые между собой материалы. Однако трал «Хек-4М» не приспособлен для лова креветок, из-за чего их облов фактически производится его кутцовой частью. Можно полагать, что поэтому уловы креветок существенно занижались. Поскольку уловистость трала нам неизвестна, мы вынуждены исходить из допущения, что она одинакова для всех попавших в него видов креветок, независимо от их экологии. Это допущение вряд ли применимо для креветок из таких семейств, как *Crangonidae*, *Processidae* и *Alpheidae*, которые наверняка недолавливались. Но поскольку их представители не создают сколько-нибудь значительных биомасс в западноафриканских водах, мы считаем возможным пренебречь этим в данной работе.

Мы полагаем также, что уловы креветок разных видов за сравнимые отрезки времени (в пересчете на 1 час траления), поскольку они получены одним орудием лова, двигавшимся с одинаковой скоростью

и облавливающим за это время одни и те же площади дна, можно сравнивать между собой и считать минимальными удельными биомассами.

### 1.2.2. Видовой состав

Для анализа видового состава во время траловых съемок отбиралась проба из улова. Если весь улов рыбы и нерыбных объектов не превышал 1–2 тонн, из улова выбирались все креветки. В случае больших уловов, содержащих относительно большое количество креветок, бралась случайная проба, из которой выбирались все креветки. В нескольких случаях, когда общий улов достигал 10 т и более, креветок отбирали с конвейера, на котором улов подавался в рыбцех на переработку и заморозку. Если улов креветок не превышал 20 кг, он тоже анализировался целиком.

Весь улов или навеска из него разбирались по видам, и затем креветок каждого вида взвешивали и пересчитывали. Взвешивание креветок массой более 500 г производилось на торговых или так называемых «детских» весах с точностью до 5 г и 20 г соответственно. Меньшие количества креветок взвешивали на аптечных весах с точностью до 1 г.

Число креветок в пробе определяли прямым пересчетом или взятием произвольной навески не менее 50–100 экз. с пересчетом на весь улов.

Весы, использованные нами, как видно из сказанного выше, имели погрешности, связанные с их конструктивными особенностями каждого типа весов, что часто усугублялось качкой судна. Поскольку, однако, в каждом случае величина погрешности, соотносимая с величиной конкретного улова креветок, составляла около 1 %, она не отразилась на наших выводах при оценке роли основных видов в уловах. Эти погрешности могут сколько-нибудь заметно влиять лишь на величину доли случайных видов, попадавшихся поодиночке.

В рейсе РТМ «Фиолент» весовой анализ состава улова мог производиться только выборочно, в основном при тралениях на глубинах более 300 м.

Степень видового разнообразия креветок в уловах определялась по формуле Глисона (цит. по: Гейнрих, 1973; Одуму, 1975):

$$d = \frac{S-1}{\ln N} \text{ или } d = \frac{S-1}{\ln P},$$

где  $S$  — число видов в пробе;  $N$  (или  $P$ ) — число экземпляров (или минимальная удельная биомасса — см. выше) креветок в пробе.

При пересчете уловов креветок на час траления для получения величины минимальной удельной биомассы мы исходили из предположения, что в данном районе на данной глубине при увеличении дли-

тельности траления до 1 часа улов возрастает пропорционально, но не увеличится число видов в нем.

### 1.2.3. Географическое распространение (Буруковский, 1998а)

Все имеющиеся данные о находках креветок у берегов Западной Африки (см. табл. 3) мы использовали для выделения группировок видов, сравнимых по своему распространению, то есть с одинаковыми типами ареалов (Толмачев, 1962), что совершенно необходимо при биогеографическом анализе.

По отношению к креветкам западноафриканских вод, к сожалению, не удалось применить в полном объеме подход В. Н. Семенова (1972, 1973). Поскольку в нашем распоряжении имелось сравнительно небольшое количество видов (около 200) одного таксона, количество  $\alpha$ -регионов практически оказывалось равным количеству видов креветок, встречающихся в этих водах. Непригодна в нашем случае и другая крайность, предложенная В. Н. Семеновым (1973) — выделение типов ареалов без учета распространения объектов нашего исследования за пределами западной Африки. В данном случае более подходящим оказался промежуточный вариант, в котором особенности распространения видов за пределами нашего региона учитываются отчасти.

В результате выделяемые нами группировки креветок оказываются географическими элементами фауны (Алехин, 1944; К. В. Беклемишев, 1967, 1969; Зезина, 1970; Семенов, 1973; Мурина, 1977, 1978). Разная степень изученности распространения различных видов заставила нас, во избежание неоправданного дробления типов ареалов, взять за наименьшую единицу типа ареала зоогеографическую область. Исходя из этого, ареалы могут быть подразделены на четыре крупные группы. Они характерны не только для Западной Африки. Вероятно, в каждом регионе сравнимого ранга можно выделить совокупности видов с подобными типами ареалов. К таковым относятся:

— Ареалы эндемичных видов данной зоогеографической области.

Виды в своем распространении не выходят за пределы одной зоогеографической области.

— Ареалы интеррегиональных видов.

Виды в своем распространении захватывают более одной зоогеографической области в пределах данного океанического побережья.

— Ареалы трансокеанических видов.

Виды в своем распространении захватывают более одной зоогеографической области, в том числе и у противоположного побережья океана.

— Ареалы широко распространенных видов.

Виды в своем распространении захватывают более одной зоогеографической области, в том числе и за пределами данного океана.

Пользуясь этим критерием, для креветок западноафриканских вод можно выделить следующие типы ареалов:

1. Ареал эндемиков Средиземноморско-Лузитанской зоогеографической области (СЛ).

Виды, обитающие в районе от Южной Англии и Ирландии, в Средиземном море и вдоль африканского побережья не южнее мыса Рас-Нуадибу. Этот тип ареала характерен для 18 видов.

2. Ареал эндемиков западноафриканской тропической зоогеографической области (ЭТЗ).

Виды, обитающие в западноафриканских водах не севернее  $26^\circ$  с. ш. и не южнее  $21-22^\circ$  ю. ш. (отдельные, пелагические, виды — до  $29^\circ$  ю. ш.). Этот тип ареала характерен для 43 видов.

3. Ареал эндемиков южноафриканской провинции Индо-Вестпакифической зоогеографической области (ЮА).

Виды, обитающие в водах, омывающих Южную Африку, заходящий в Атлантический океан не севернее  $22^\circ$  ю. ш. Их всего семь видов.

4. Ареал восточно-атлантических видов (ВА).

Виды, заселяющие Средиземноморско-Лузитанскую и Западноафриканскую тропическую зоогеографическую области. Этот тип ареала характерен для 23 видов.

5. Ареалы северо-восточных атлантических видов (СВА).

Виды креветок, обитающие в районе от Норвегии или Северного моря до Южного Марокко, и встречающиеся в Средиземном море. Такое распространение характерно для шести видов.

6. Ареал амфиатлантических видов (АИТ).

Они обитают в Восточной и Западной Атлантике. Такой тип ареала характерен для 30 видов.

7. Ареалы широко распространенных видов (АИТ).

Виды этой группы встречаются, кроме Атлантического, в Индо-Вестпакифике и (или) в восточной части Тихого океана. В эту группу входят 60 видов.

8. Ареал приостровных видов (О).

Виды, живущие у островов Канарских, Зеленого мыса, а также Аннобон, Принсипе и Сан Томе и не встречающихся вблизи западноафриканского побережья. Строго говоря, они лишь условно могут быть отнесены к фауне креветок западноафриканских вод. Их всего 13 видов.

9. Ареал нотальных видов (Н).

Сюда относятся пока лишь два вида. Это *Pasiphaea grandicula*, обитающая в нотальной, но заходящая и в прибрежные районы Юго-Восточной Атлантики и *Nematocarcinus sigmoides*, известный пока в районе

от вод Намибии до мыса Доброй Надежды, а также на банке Вальдивия (Буруковский, 2012).

Еще 44 вида пелагических креветок, часть из которых совершают миграции от фотической зоны до батиаля, и их связь с донными сообществами, в отличие от батипелагических видов креветок, или опосредована через несколько ступеней, или вообще проблематична. Сюда же отнесены все представители семейства Sergestidae, так как в те годы, когда мы собирали материалы, их уверенное определения до вида было очень затруднительно. Появление монографий и статей А. Л. Верещаки (Vereshchaka, 2000, 2010; Vereshchaka et al., 2014), посвященных ревизии этой группы, показало, что видовой состав и ареалы валидных видов Sergestidae претерпели в результате этого очень серьезные изменения.

Для сравнения степени сходства фаун креветок или таксоценов различных районов исследованного региона проводилось с помощью индекса сходства Жаккара. Нами был выбран первый тип индекса (Розенберг, 2012):

$$K_j = \frac{C \cdot 100}{A + B - C},$$

где  $A$  и  $B$  — число видов в том и другом районе (или таксоцене);  $C$  — число общих видов, а цифра означает 100 %.

#### 1.2.4. Экологическая структура таксоценов

Для анализа экологической структуры совокупностей креветок данного региона, данной глубинной зоны (таксоцена) или для оценки экологического статуса таксоценов необходима своя «единица измерения», которая должна сочетать в себе черты элементарности, то есть дискретности, и черты интегральности, так же, как это характерно, например, для такой зоогеографической единицы, как «тип ареала». Мы считаем, что такой единицей может служить «жизненная форма».

Это понятие, введенное в биологию Гумбольдтом, имеет большую, но не всегда плодотворную историю его использования. Мы не ставим своей целью скрупулезного исследования этой истории. Тем более, что дискуссия вокруг понятия «жизненная форма», которая особенно оживилась в середине шестидесятых — начале восьмидесятых, имеет тоже свою историю. Достаточно упомянуть следующие обзоры: Фридерикс, 1932; Алехин, 1944; Кашкаров, 1945; Шенников, 1964; Кривоуцкий, 1967, 1971; Серебрякова, 1972; Левушкин, 1974; Формозов, 1976; Шарова, 1974, 1981; Свешников, Кантор, 1985; Несис, Нигматуллин, 2003. Дискуссия была фактически исчерпана блестящей статьей Ю. Г. Алеева

(1980), в которой он проанализировал все предшествующие его статьи работы из цитированных выше, и еще целый ряд работ, тем или иным образом созвучных им. Алеев рассмотрел все стороны этого явления, пытаясь заложить основы теории жизненных форм. В конечном итоге он сформулировал следующее определение, которое исчерпывающим образом объединило в себе... все заблуждения относительно понимания того, что такое жизненная форма, и каким инструментом может она служить: «Жизненная форма — целостная система взаимообусловленных экологоморфологических адаптаций, *определяющая общую конструкцию тела организма* (курсив мой — РНБ) в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа». Оставив в стороне такое спорное и неоднозначное понятие, как «эволюция вида», главным и фатальным заблуждением было как раз понимание жизненной формы как некой характеристики «общей конструкции тела *организма*» (курсив мой). Именно благодаря такому подходу все цитированные выше участники дискуссии 60–80-х годов вышли за пределы экологии, оставшись, при всех их декларациях, лишь на морфоанатомическом и отчасти функциональном уровне. Поэтому все они закономерно закончили свои исследования жизненных форм созданием их классификации — каждый для своей группы. В том числе и сам Алеев (Алеев, Бурдак, 1984), предложивший изощренно сложную систему с царствами, типами, классами. За невозможностью применения их в экологии, все эти системы так и остались невостребованными.

Общей ошибкой этих глубоко мною уважаемых авторов было как раз то, что они все мыслили даже не видовыми, а именно организменными категориями, и это загоняло их в прокрустово ложе никому не нужной классификации, как бы пародирующей таксономическую. Аналогичную позицию, к сожалению, занял и В. Я. Павлов в своей книге «Периодическая система членистых» (Павлов, 2000). Подробнее об этой последней работе — ниже, в соответствующем разделе.

С нашей точки зрения «жизненная форма» — это **надвидовая экологическая категория, которая должна служить инструментом для анализа экологической структуры экосистем или их элементов**. Жизненные формы что-то вроде «гаечных ключей», каждый из которых подходит для «винтиков» своего «размера и строения», но при этом остаются «гаечными ключами» со своей (перефразируя Алеева, 1980) целостной системой взаимообусловленных экологоморфологических адаптаций. А «винтики» служат для соединения или, наоборот, разборки какой-то сложной биологической системы, и в результате служат для выявления механизма ее функционирования.

Использование нами понятия «жизненная форма» отталкивается от «спектра жизненных форм», предложенного еще Раункиером (Кашкаров, 1945; Абдурахманов с соавт., 2008) для характеристики флористи-

ческих областей. Следовательно, Раункиер с самого начала применял понятие «жизненная форма» как надвидовое, чисто экологическое. Поскольку цель нашей работы исследование, в том числе, биоценологических отношений у креветок западноафриканских вод, то есть изучение таксоцена креветок, мы понимаем соотношение (спектр) жизненных форм в нем как экологическую структуру таксоцена. Онтогенетический аспект изменения спектра жизненных форм членов таксоцена мы выносим за рамки книги, рассматривая жизненные формы только половозрелых стадий онтогенеза.

При разработке жизненных форм у креветок мы следуем Криволицкому (1967), предложившему применять это понятие к адаптивным типам, возникающим среди представителей группы относительно высокого ранга. Криволицкий считает, что это возможно в тех случаях, когда при эволюции по определенному пути специализации у животных из разных ветвей какой-либо группы (в нашем случае это подотряды Dendrobranchiata и Pleocyemata отряда Decapoda Crustacea; первый целиком, а второй в рамках трех инфраотрядов Procarididea, Stenopodidea и Caridea: Martin, Davis, 2001; De Grave, Fransen, 2011, характеризующихся тем, что относятся к жизненной форме «креветки») независимо друг от друга возникают сходные морфологические (а ниже мы покажем, что и не только морфологические) приспособления для обитания в одинаковой среде. Это не противоречит представлениям, например, Левушкина (1974) и Шаровой (1981), поскольку таков сам предмет нашего исследования.

Выбор основного критерия для выделения жизненных форм у креветок оказался с первого взгляда случайным. При исследовании батиметрического распределения креветок над материковым склоном Западной Африки мы обратили внимание, что с увеличением глубины возрастает количество видов придонных и пелагических креветок. Поэтому за основной критерий для характеристики разных жизненных форм мы, сначала чисто формально, приняли отношение их к субстрату. Позднее же (см. ниже) выяснилось, что в отношении креветок к субстрату реализуется целый комплекс адаптаций: и к определенному типу биотопа, и определенная степень подвижности, и совершенно определенные типы развития локомоторных и сопряженных с ними органов. Кроме того, оказалось, что с этим же связаны и способы добывания пищи (см. соответственно раздел данной книги; Буруковский, 2009).

Исходя из сказанного выше, мы с самого начала не ставили перед собой задачи создания исчерпывающе полной экологической классификации креветок.

К тому же для креветок характерна относительно высокая степень кладогенеза. На уровень 2011 года в трех упомянутых выше инфраотрядах было 4048 видов в 471 роде (De Grave, Fransen, 2011). Максимальное

количество видов в роде достигает почти 300 (*Caridina*, Atyidae — 290; *Alpheus*, Alphaeidae — 286), а рода с пятнадцатью—двадцатью видами — не редкость. С другой стороны, имеется 12 монотипических родов, один из них — входящий в монотипическое семейство (Fransen, De Grave, 2009). Благодаря этому трудно выделить группы родов, абсолютно сходных экологически, как это сделал Несис (1973). Как правило, в пределах политипического рода, и тем более в пределах семейства, наблюдается хорошо выраженная грация креветок по отношению к субстрату. Нами было продемонстрировано это на примере родов *Plesionika* (с подродами *Nothocaris* и *Plesionika*), *Parapandalus* и *Heterocarpus* (Pandalidae) (Буруковский, 1981a, 1982, 1986, а также см. ниже).

Даже в этом случае трудно идентифицировать отношение к субстрату каждого вида, если не использовать целый комплекс признаков. Существенную роль здесь играет прямое наблюдение, которого мы были, как правило, лишены. Наши собственные данные касаются лишь ограниченного числа видов, за которыми мы наблюдали в аквариумах на борту судов (*F. notialis*, *P. longirostris*, *Metapenaeopsis miersi*, *Macrobrachium* sp., *Nematocarcinus lanceopes*), непосредственно на литорали (ряд представителей семейства Alphaeidae, *Crangon crangon*, *Palaemon elegans*). Некоторые наблюдения за отношением глубоководных креветок к субстрату, сделанные по результатам их лова специальными орудиями, попадают в литературу (Crosnier, Forest, 1973; Roberts, Pequegnat, 1970 и т. п.). К сожалению, до сих пор малочисленны документированные наблюдения за поведением глубоководных креветок из обитаемых глубоководных аппаратов (Anderson, Bullis, 1970; Perez-Frafante, 1976; Holthuis, 1971; Komai, Segonzac, 2006). Наибольшее количество наблюдений и киноъемок имеется за поведением *Rimicaris exoculata* — массового вида из гидротермальных оазисов Атлантического океана. В основном нам приходилось ориентироваться на морфологию креветок, экстраполируя на нее, конечно, и относительно малочисленные наблюдения. Мы согласны с Криволицким (1967, с. 159), что часто «морфология животного оказывается более консервативной, чем образ его жизни». Это характерно и для креветок. Например, когда, казалось бы, типичные эпибентосные виды отрываются от дна и обитают в течение некоторого времени в толще воды. Как правило, мы вынуждены игнорировать такие явления (если у нас нет прямых им подтверждений) и ориентироваться только на морфологию как на единственно возможную.

Для выявления отношения креветок к субстрату из всей совокупности морфо-анатомических признаков ведущее значение имеют опорные, локомоторные и связанные с ними органы (Буруковский, 1972b, 2010).

Локомоторный аппарат креветок представлен тремя типами конечностей, осуществляющих различные типы передвижения.

На головогруды имеются пять пар ходильных ног — переопод. Задние две — у *Dendrobranchiata* и *Stenopodidea* из *Pleocyemata*, или три у остальных *Pleocyemata* выполняют опорную функцию (вероятно, то же самое у *Procarididea*, вообще не имеющих клешненосных ног) или же служат для передвижения по субстрату головой вперед (по типу «жужелицы»).

На абдомене имеются пять пар плавательных ног — плеопод. С их помощью креветка может отрываться от грунта и плавать в толще воды головой вперед.

На шестом абдоминальном сегменте имеются хвостовые ноги — уropоды. Это самые мощные конечности креветки как по размерам, так и по степени развития обеспечивающих уropоды мышц (не считая клешней на первой или второй парах переопод у некоторых креветок). На уropоды работают практически все мышцы абдомена, составляющие до 40–45 % массы тела. В расправленном состоянии уropоды и тельсон имеют веерообразные очертания и выполняют функцию хвостового плавника. С его помощью креветка спасается от опасностей. Резкое сокращение мышц абдомена приводит к приобретению креветкой примерно каплевидной формы, головная часть ее тела направлена назад. В результате этого креветка с места приобретает такую скорость, что кажется, будто креветка «выстреливает» сама собой.

Наиболее соразмерно все три типа локомоторных органов развиты у тех донных креветок, которые используют все способы передвижения, производимые этими органами. У креветок, в той или иной степени теряющих связь с субстратом, наблюдается та или иная степень редукции ходильных ног, или смена ими функций. Благодаря этому степень развития переопод служит хорошим индикатором для отнесения конкретных видов креветок к той или иной жизненной форме.

В какой-то степени это относится и к строению плеопод. У некоторых креветок, отчасти потерявших связь с дном, наблюдается гипертрофия плеопод, обеспечивающих передвижение над дном, а не по дну.

Общая форма тела (особенно форма его поперечного сечения) и строение рostrума тоже служат важными признаками для идентификации отношения креветки к субстрату.

Рostrум совместно со скафоцеритами составляет по своему строению явную аналогию вертикальному (рostrум) и горизонтальным (скафоцериты) рулям летательного аппарата. Единственное отличие — неподвижность рostrума у подавляющего большинства видов креветок. Подвижно сочленен рostrум с карапаксом лишь у двух групп: рода *Pantomus* (*Pandalidae*) с двумя Центральноамериканскими видами и рода *Rhynchocinetes* с 14 видами из семейства *Rhynchocinetidae* (у *Cyнетorhynchus* — второго рода этого семейства, по нашим собственным неопубликованным наблюдениям, сочленение рostrума с карапак-

сом намечено морфологически, но вряд ли функционирует, и, вероятно, рostrум неподвижен). Как и *Pantomus*, креветки из рода *Rhynchocinetes* обитатели тропических мелководий трех океанов, но неизвестны в водах тропической западной Африки (здесь и далее, если будут ссылки на количество видов в таксоне, данные взяты из De Grave, Fransen, 2011). Изменчивость строения рostrума у креветок чрезвычайно велика: от громадного по сравнению с остальным телом саблевидного образования (многие *Pandalidae* и *Nematocarcinidae*, например) до его почти полного отсутствия (*Alphaeidae*, *Pasiphaeidae*, *Crangonidae* и целый ряд других). Форма рostrума и степень его развития довольно хорошо согласуются с образом жизни креветок, и в первую очередь с их отношением к субстрату. Многие виды креветок, обитающих у дна и на дне в сложном донном лабиринте из растительности, камней, губок или кораллов, вынуждены во время бегства мгновенно маневрировать, будучи ориентированы задним концом тела по направлению движения (кстати: глаза креветки и органы осязания и химических чувств — антеннулы и антенны — обращены назад, в сторону преследователя; в то же время стебельчатые глаза-перископы позволяют видеть то, что располагается по направлению движения). Именно у них рostrум представляет мощное саблевидное образование, совместно с хорошо развитыми скафоцеритами выполняя функцию горизонтальных и вертикального рулей. Вариации строения этого руля заметны не только в крупных таксономических группах (например, внутри некоторых семейств), но даже и внутри некоторых политипических родов, словно маркируя траекторию перехода в процессе эволюции отдельных родов и видов. Например, от донного к пелагическому образу жизни (упоминавшиеся выше *Plesionika*, *Parapandalus* и *Heterocarpus* из сем. *Pandalidae*: Буруковский, 1981a, 1982, 1986).

Кстати, у пелагических креветок, имеющих хорошо развитый рostrум, он теряет свое саблевидное строение, становясь «рапириобразным» и приобретая у мелких видов функцию «парашюта», увеличивающего площадь поверхности тела (например, *Stylopandalus richardi* — Буруковский, 1982a).

Скафоцериты значительно менее изменчивы. Это, вероятно, объясняется тем, что, как считает Павлов (1976), кроме указанной функции, они играют важную кинетическую роль у фильтраторов (вроде зуфаузиид), а также, вероятно, служат дополнительными гребными лопастями при избегании креветками опасности. Последнее мало вероятно, так как горизонтально ориентированные скафоцериты способны двигаться только в вертикальной плоскости.

На основании сказанного выше мы подразделяем креветок на следующие жизненные формы в зависимости от их отношения к субстрату (предлагаемая нам «классификация» несет чисто служебную функцию,

позволяя оперировать выделенными жизненными формами в процессе исследования экологической структуры таксоценов креветок):

## 1. Донные формы

### 1.1. Зарывающиеся креветки

Обитают на дне, могут активно передвигаться по нему или плавать около него. Но все они, в большей или меньшей степени, могут зарываться в грунт. В зависимости от степени связи с субстратом у них наблюдаются все переходы — от умеренно сжатого с боков тела (оно в поперечном сечении приобретает равнобедренную закругленно-треугольную форму, основанием обращенную к субстрату) до сдавленно-го в дорсовентральном направлении. Характерно наличие скульптуры (но не у всех) на панцире в виде шипов, борозд, гребней, бугорков. Рострум редуцируется в той или иной степени: от потерявшего ножевидную форму придатка, по длине сравнимого со скафоцеритами, до простого шипика или козырька на глазах. Переоподы часто несколько укорочены. Клешненосные ноги развиты хорошо, но не гипертрофированы. У некоторых таксонов этой жизненной формы первая пара клешненосных ног представляет собой сужелу или ложную клешню.

### 1.2. Креветки, живущие в укрытиях

Обитатели нор, полостей в губках и кораллах, под камнями и даже в специальных норах внутри них, пустых домиков усонюгих раков и других укрытий, в том числе и густых зарослей донной растительности (не путать с отдельной жизненной формой обитателей донной растительности, например креветками рода *Tozeuma* из Hippolytidae; она здесь не рассматривается ввиду ее малого объема, к тому же она очень близка к эпибентосным креветкам). Сюда же относятся креветки, сожительствующие с другими животными (например, *Alpheus* spp. некоторые виды рода *Hippolyte* и тому подобное).

Представители этой жизненной формы обычно имеют тело, умеренно сжатое с боков, ближе к субцилиндрической форме. Головогрудь может быть и гладкой, и, напротив, оснащенной многочисленными шипами, направленными вперед (особенно у норных креветок), всегда редуцированный рострум — от не превышающего длины укороченных скафоцеритов, потерявшего пластинчатую форму, до шипика или козырька, прикрывающего глаза. Переоподы (задние пары) крепкие, но, как правило, укороченные. Типично появление крупных клешней, по размерам сравнимых с размерами тела креветки. Почти обязательность их появления подчеркивается классической конвергенцией, которая наблюдается в разных инфраотрядах Pleocyemata. Так, у Caridea (например, семейство Alpheidae) гипертрофирована первая пара переопод, а у Stenopodidea — вторая.

### 1.3. Комменсалы

Их, собственно, можно отнести к предыдущей группе, так как они тоже обитатели «укрытий». Представители этой жизненной формы

живут на иглах морских ежей и руках морских лилий, под подошвой актиний и в самих актиниях, вместе с мягкими кораллами, горгонариями; в раковинах, занятых икроносными самками крупных раков-отшельников, в двустворчатых моллюсках и т. п.

Им присущ гладкий панцирь, некоторым — тело, сдавленное дорсовентрально, и в разной степени выраженные редуция рострума и скафоцеритов.

В дальнейшем при анализе экологической структуры таксоценов все три предыдущие группы мы объединяем в отдельную жизненную форму «зарывающиеся и живущие в укрытиях».

## 2. Донно-придонные креветки

Креветки, как и все животные с планктонной личинкой, гетеротопны. Но наличие тройственного локомоторного аппарата привело к тому, что все креветки, считающиеся бентосными видами (в том числе и зарывающиеся в грунт), в той или иной степени сохраняют гетеротопность в течение всей жизни, потому что способны отрываться от дна и передвигаться над ним с помощью плеопод. В результате у креветок наблюдаются все переходы от почти полностью бентосного образа жизни через бенто-пелагический, пелаго-бентосный к придонному и облигатно пелагическому. Это приводит к некоторой степени условности в определении границ между выделяемыми нами жизненными формами. Поскольку отнесение к той или иной жизненной форме опирается на определение того, какой модус вивенди у данного конкретного вида преобладает, мы обречены на совершение ошибок из-за слабой изученности биологии у большинства видов креветок. Поэтому мы для оценки экологической структуры таксоценов креветок разных глубинных зон используем блоки из близких жизненных форм (см. ниже).

### 2.1. Эпибентосные

Обитают на дне. Зарываться в грунт или использовать какие-либо укрытия в субстрате (норы) не могут. Зато могут отрываться от него на некоторое время и на относительно небольшое расстояние. Передвигаются по субстрату или плавают над ним.

Имеют умеренно сжатое с боков тело, лишнее выраженной скульптуры (гребни, кили, швы, бугорки на карапаксе или абдомене). Переоподы развиты нормально. Рострум ножевидной или саблевидной формы. Это вертикальная пластина, зубчатая сверху и снизу, сравнимая по длине с карапаксом или длиннее его. Клешненосные ноги развиты умеренно или вообще слабо отличаются от других конечностей. Бывают исключения. Например, креветки рода *Macrobrachium*, у которых имеется половой диморфизм: гипертрофированные клешни самцов, защищающих самку во время линьки.

Характерна поза многих эпибентосных креветок во время нахождения на субстрате: тело опирается задними тремя парами переопод

на субстрат, а abdomen приподнят над ним и смотрит косо вверх. Креветка в любой момент готова ударить хвостовым плавником, приобретая при этом примерно каплевидную форму и умчаться на высокой скорости, удивительно ловко лавируя между препятствиями (собственные наблюдения автора).

#### 2.2. Бенто-пелагические креветки

Обитают как на дне, так и в пелагиали. Среди них имеются виды, совершающие суточные миграции со дна в пелагиаль и обратно, как *Pandalus borealis* (Буруковский, Иванова, 2005), или проводящие в пелагиали часть онтогенеза, как *Plesionika carinata* (см. ниже, в соответствующем разделе). Креветки этой группы, при сохранении общих черт морфологии, подобных предыдущей жизненной форме, имеют стройное тело, как правило, сохраняют длинный роstrum, превышающий длину карапакса. Однако он в той или иной степени теряет саблевидное строение, приближаясь скорее к форме рапиры. Последние три пары переопод у них обычно сильно удлиняются (практически гипертрофированы) и утончаются, но креветки не теряют способности передвигаться на них по субстрату.

#### 2.3. Пелаго-бентосные креветки

Креветки этой группы, не теряя окончательной связи с дном, могут отрываться от него на большое расстояние и на долгое время. Они имеют относительно укороченный abdomen, из-за чего головогрудь кажется несколько вздутой. Роstrum не на много превышает длину карапакса, высокий, довольно сильно изогнут вниз в средней части. Переоподы не гипертрофированы, несколько утолщены.

#### 3. Придонные креветки

Обитают в придонных слоях воды. Те из них, что еще не потеряли окончательную связь с субстратом, могут стоять на нем, но не более того, так как задние пары ходильных ног недоразвиты, хотя их длина часто непропорционально увеличена. У некоторых видов они уже потеряли функцию опоры на субстрат. Для многих представителей этой жизненной формы, независимо от их таксономической принадлежности, характерна гипертрофия плеопод (например, Aristeidae и *Psathyrocaris* из Pasiphaeidae). Обычно некоторая редукция роstrума. В тех случаях, когда длина роstrума в той или иной степени сохраняется, заметно уменьшается количество зубцов на нем (самки Aristeidae и некоторые представители рода *Acanthephyra*, например, *A. eximia*, из *Acanthephyridae*). Роstrum приобретает «рапириобразную» форму, дорсальное и вентральное вооружения роstrума редуцируется вплоть до исчезновения его на дистальной части дорсальной и вентральной сторон роstrума. Максимум редукции — коротенький роstrum, сравнимый по длине со стебельками антеннул.

Особенно характерно строение тела придонных креветок у представителей именно семейства Aristeidae. Оно хорошо выделяется среди других пенеонидных креветок своим обликом, который недвусмысленно свидетельствует о пелагическом образе жизни его представителей. Об этом говорят относительно слабо кальцифицированные покровы, заметно редуцированный роstrum (особенно у самцов) и последние две пары переопод.

Они настолько утончены по сравнению с клешневыми 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 abdomen 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 самец *Hepomadus tener*. Гори была представлена глубоководная цветная фотография, на которой крупная особь *Plesiopenaeus armatus* плавает непосредственно над дном.

Некоторые авторы считают аристеид донными животными (Roberts, Requegnat, 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). Все вместе взятое 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, 2009).

#### 4. Пелагические креветки

Виды, перешедшие к жизни в толще воды, полностью потеряв связь с субстратом и придонными слоями воды, или же попадающие в них лишь время от времени.

Если исключить из числа пелагических креветок маленькую, но отдельную экологическую группу видов, связанных с плавающими водорослями (саргассами), все остальные пелагические виды можно разделить на несколько более мелких групп. Они хорошо соответствуют экологическим группам планктонов и нектонов из других крупных таксонов морских животных, выделенных ранее (Парин, 1968; Беклемишев К. В., 1969; Парин, Несис, Кашкин, 1977).

### 3.1. Эпипелагические креветки

Группа относительно малочисленная, но своеобразная. В ней можно выделить:

#### 3.1.1. Эпипелагические шельфовые креветки

К этой группе относятся, главным образом, креветки из двух семейств. В семействе Sergestidae (Dendrobranchiata) это рода *Acetes* (16 видов), *Sicyonella* (три вида) и монотипический *Peisos* (*P. petrunkevichi*). В семействе Pasiphaeidae (Pleocyemata) лишь один род — *Leptochela* (15 видов). Сюда же можно отнести и *Discias atlanticus* (Disciidae, Pleocyemata) с мелководий Бермудских островов, по ночам встречающийся в планктоне. Остальные семь видов этого рода, вероятно, ближе к креветкам, живущих в укрытиях (коралловым рифам), но они очень мало изучены.

#### 3.1.2. Эпипелагические океанические креветки

Сюда входят род *Lucifer* (Sergestidae Dendrobranchiata) — семь видов. С некоторой осторожностью к ним же мы относим креветок из монотипического рода *Pelagopenaeus* и рода *Funchalia* (четыре вида, Penaeidae, Dendrobranchiata). Некоторые из них днем могут совершать довольно большие вертикальные миграции, в ночное время обитая в эпипелагиали (Буруковский, Роменский, 1991).

Такая высокая степень «экологического эндемизма» говорит об относительно большом возрасте этой фауны, что подчеркивается как малым количеством видов, ее составляющих, так и тем, что все эти семейства, будучи довольно специализированными, относятся к относительно примитивным в подотряде, а рода — к мало продвинутым в своих семействах. Вся совокупность этих креветок в целом производят впечатление осколка какой-то давно исчезнувшей фауны креветок.

К этой группе ранее относили и индо-восточно-тихоокеанское семейство Thalassocarididae (Pleocyemata) с двумя родами: *Thalassocaris* (с тремя видами) и *Chlorotocoides* с видом *C. spinicauda*. Однако оказалось, что, например, *Thalassocaris crinita* (и, очевидно, другие виды рода) в толще воды проводят время только ночью, а днем специализируются по обскребанию кораллов (De Grave, Tin-Yam Chan, 2010).

### 3.2. Мезо- и батипелагические креветки

Строго говоря, это сборная группа, так как она может быть подразделена на более мелкие группировки в зависимости от их горизонтального и вертикального распределения. И среди мезопелагических, и среди

батипелагических имеются неритоокеанические креветки. Поскольку далеко не для всех видов известны особенности их батиметрического распределения и географического распространения, здесь пока возможно производить подразделение только достаточно «грубо». С другой стороны, это не нарушает нашего замысла, так как нас в первую очередь интересует отношение данных креветок к субстрату, а не их узкое горизонтальное распределение. Например, батипелагическая креветка *Acanthephyra pelagica*, оказываясь над материковым склоном, во время вертикальных миграций может вступать в контакт с дном, что хорошо маркируется появлением в ее желудке донных или придонных жертв (Буруковский, 2009; Буруковский, Андреева, 2010).

Мезо- и батипелагические креветки имеются в семи семействах. Среди них монотипическое семейство Phyetocarididae с единственным видом *Phyetocaris microphalma* и отдельные олиготипические или монотипические рода в нескольких политипических семействах. Сюда относятся семейство Disciidae с родами *Lucaya* (единственный вид *L. bigelowi*) и *Kirnasia* с видами *K. nesisi* и *K. siedleckii*. Степень изученности этих видов минимальна. Это же относится и к креветкам семейства Bresiliidae, в котором представлен весь спектр форм: от мелководных донных до батипелагических.

Оставшиеся четыре семейства (из Dendrobranchiata Sergestidae и из Pleocyemata Pasiphaeidae, Oplophoridae, Acanthephyridae, и виды из некоторых родов семейства Pandalidae). В каждом из этих семейств имеется то или иное количество родов, пусть глубоководных, но придонных, а не пелагических. Семейство Sergestidae выпадает из круга наших интересов, так как на период времени, пришедшийся на сбор нами материалов для данной работы, систематика этого семейства была в таком состоянии, что сейчас, после ревизии семейства, выяснить валидные названия всех идентифицированных нами 35–40 лет назад видов, не представляется возможным. В семействе Pasiphaeidae, кроме придонного рода *Psathyrocaris* (см. выше) и упоминавшегося выше шельфового *Leptochela*, все виды мезо- и батипелагические. Рода *Pasiphaea* и *Glyphus* тесно связаны с материковым склоном, а остальные, вероятно, батипелагические океанические креветки, спорадически попадающие в донные тралы, когда оказываются над материковым склоном.

Виды семейств Oplophoridae и Acanthephyridae все без исключения мезо- и батипелагические. Среди них есть те, что можно считать нерито-океаническими (в некоторых родах), есть хорошо выраженные интерзональные рода, и есть рода, представители которых редко покидают батипелагиаль даже для выхода в мезопелагиаль.

И наконец, в семействе Pandalidae, в котором имеются и эпибентосные донные, и комменсалы, и придонные виды, есть и несколько пелагических видов в отдельных родах.



Для всей совокупности пелагических креветок характерны редукция ходильных ног в той или иной степени (достигает максимума у *Physetocaris microphtalma*), или приобретение ими строения, не позволяющего опираться на субстрат (*Parapandalus filipes* из Pandalidae, все без исключения Sergestidae и Pasiphaeidae), или превращение их хоть и в крепкие, но сильно укороченные придатки (как у Acanthephyridae и Orlophoridae). Для большинства типично появление сильно сжатого с боков тела (Sergestidae и Pasiphaeidae или килей на карапаксе и абдомене. И конечно же, редукция рострума — от потери им формы сжатой с боков пластинки при сохранении длины, сравнимой с длиной карапакса, а иногда и с длиной тела, и до полной потери рострума.

Все перечисленные нами признаки, характерные для каждой из групп, конечно, не абсолютны. Можно встретить все переходные формы. Сюда относятся и те случаи, когда образ жизни обгоняет морфологию (Криволуцкий, 1967), и гетеротопные креветки, одинаково активно ведущие жизнь у дна, как бентопелагические виды; зарывающиеся в грунт креветки, которые могут быть активны значительную часть времени суток на его поверхности (например, креветки *Penaeus sensu lato*). Другой яркий пример — креветки родов *Bathypalemonella* (семейство Campylonotidae), *Leontocaris* (семейство Hippolytidae). Эти креветки имеют и хорошо выраженный саблевидный рострум (как у эпибентосных креветок), чрезвычайно сильно развитые клешни второй пары переопод, как у норных креветок. Эта клешня, в отличие от всех остальных видов креветок, живущих в укрытиях и имеющих мощные клешни, может крепиться под карапаксом так, что не мешает активному плаванию. В результате, как считает Брюс (Bruce, 1966), креветка может вести жизнь, типичную для эпибентосного вида, активно передвигаясь по субстрату или около него, или, при необходимости, скрываться в норе или в любом другом укрытии трубчатой формы. В результате адаптации к такому образу жизни и получилось любопытное совмещение обликов эпибентосной и живущей в укрытии креветок в одной особи.

Тот же автор (Брюс, 1976) указывает, что некоторые типичные комменсалы губок были неоднократно встречены в планктоне в ночное время.

Наличие постепенных переходов между отдельными экологическими типами, плохая изученность большинства креветок затрудняют анализ экологической структуры таксоценов креветок. Единственная возможность избежать грубых ошибок при использовании жизненных форм в качестве инструмента исследования, это расширение «классового промежутка» для каждой жизненной формы. Кроме того, мы исходили из особенностей объекта исследования: фауны креветок шельфа, его кромки и преимущественно верхней части материкового склона

западноафриканских вод. Поэтому мы ограничили круг выделяемых нами жизненных форм следующими:

1. Зарывающиеся или живущие в укрытиях креветки (ЗУ).
2. Эпибентосные донные креветки (ЭД).
3. Придонные креветки (П).
4. Батипелагические креветки (БП).

Последняя группа объединяет мезо- и батипелагических креветок, связанных в той или иной степени с дном и не поднимающихся в эпипелагиаль. К сожалению, далеко не для всех видов, встречающихся в водах Западной Африки, известны особенности их вертикального распределения. Поэтому такое объединение вынуждено. Частично по этой причине из дальнейшего анализа экологической структуры таксоценов удалены все представители семейства Sergestidae. Исключены нами и два вида из семейства Orlophoridae (*Orlophorus spinosus* и *Systellaspis debilis*), достаточно обычные в обьечке трала «Хек4М», служившего нам главным орудием лова. Съёмка, проведенная в 1976 году в рейсе РТМА «Фиолент», показала, что эти два вида практически одновременно встречались в уловах донного и пелагического тралов. Это не позволяет уверенно судить, где же были пойманы представители данных видов: у дна, или в толще воды.

Эпипелагические креветки в наших материалах отсутствовали полностью, поэтому данную жизненную форму мы тоже специально не выделяли.

По этой же причине из сферы наших интересов выпали, например, полностью креветки гидротермалей, которые никак не связаны с фауной креветок западноафриканских вод.

### 1.2.5. Питание креветок

Перед тем как приступить к исследованию содержимого желудков, креветок подвергали биологическому анализу. Методика анализа была разработана нами (Буруковский, 1992а, 2009) и неоднократно апробирована в работе лаборатории промысловых беспозвоночных Атлант НИРО. 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) и, 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.

Для исследования состава пищи была использована методика, разработанная нами (обоснование и обзор литературы — см. Буруковский, 2009). Суть ее 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, 2009). Используя же термин «пищевые компоненты», мы имели в виду не только собственно объекты питания, но и несъедобные предметы, попадавшие в желудках (песчинки, спикулы и тому подобное).

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 тому подобное).

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 (ЧВ) (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 степени перевариваемости 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 северо-каспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus*). Она и посоветовала нам использовать этот подход при изучении питания креветок.

ЧВ 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. К ним же можно отнести следующие рассчитываемые по данным изучения состава пищи параметры:

— Среднее количество жертв в желудке (коэффициент Фроермана,  $K_{\Phi}$ ) рассчитывается как сумма всех частот встречаемости кормовых объектов (песок, или, например, спикулы губки сюда не включаются), поделенная на 100.

— Частота доминирования (ЧД). Это ЧВ полных желудков (в %), где один из компонентов пищевого комка составляет 60% и более от его объема, то есть доминирует по количеству. Впервые использование ее было предложено М. И. Тарвердиевой (1979), поэтому мы предлагаем назвать ее Индексом Тарвердиевой ( $I_T$ ).

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 IV главе, посвященной описанию питания западноафриканских креветок. В ней мы уточним этот подход, используя материал самой книги.

Редуцированные и интегральные характеристики питания должны применяться совместно, так как они дополняют друг друга, поскольку

ку 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 ЧВ 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: ЧВ 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.

Методические аспекты исследования питания креветок, которые затрагивают проблему интерпретации результатов, полученных с помощью вышеуказанной методики, излагаются в главе IV, посвященной трофическим характеристикам разных жизненных форм креветок.

## Вторая глава

# РАЗЛИЧНЫЕ АСПЕКТЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КРЕВЕТОК ЗАПАДНОАФРИКАНСКИХ ВОД

---

### 1. Таксономический состав фауны

Фауна морских креветок западноафриканских вод обитает в пределах гигантского региона, ограниченного с севера мысом Спартель (36° с. ш.) в Гибраларском проливе, с юга — мысом Доброй Надежды (35° ю. ш.). Еще одной естественной границей служит урез воды, хотя практически для нас он был недостижим, и поэтому данная граница сдвинута до глубины 10 м как наименьшей доступной для судов, с борта которых мы собирали собственные материалы. Поэтому информация о видах, обитающих мельче, получена из доступных нам публикаций. В качестве другой границы мы условно принимаем подножие материкового склона, то есть глубины 2–2,5 тыс. м. Кроме этого, к западноафриканской фауне мы относим креветок, обитающих у островов Канарских, Зеленого мыса, Фернандо-По, Аннобон, Сан-Томе и Принсипи.

Нам кажется, что степень изученности фауны креветок различных районов описанного выше региона достаточно высока. Район от Марокко до мыса Рас-Нуадибу был исследован Lagardère (1971), Abbes, Casanova (1973), Буруковским (1980а, 1982). Фауна вод Мавритании от Рас-Нуадибу до Сенегала была подробно описана Буруковским и Роменским (1995). Кроме того, отдельные сведения о креветках в районе от Западной Сахары до мыса Пальмас разбросаны в работах Хольтхойса (1951), Моно (1966), Форе (1964), Морэна (1968), Буруковского, Буланенкова (1969), Буруковского (1970б, 1982б) и, наконец, довольно полно описана несколько позднее Буруковским (1989). До сих пор наименее охваченным фаунистическими работами остался Гвинейский залив от мыса Пальмас до устья Рио-Муни. Все сведения в виде отдельных

ссылки на находки креветок — в работах Le Loeuff, Intes, 1969; Crosnier, 1965; Rossignol, 1962, Буруковский, 1982 и Букатин, Буруковский с соавт., 1982; Powel, 1985; De Grave, Anker, 2008. Особенно плохо известна фауна кромки шельфа и материкового склона этого региона. Чтобы стала понятна причина этого, достаточно взглянуть на карту рельефа дна. Лишь заливы Бенин и Биафра характеризуются хорошо развитыми шельфом и материковым склоном. Далее на запад шельф сильно сужается, резко обрываясь крутым и узким материковым склоном, практически недоступным для траловых работ. Видовой состав креветок шельфа и его кромки заметно обеднен, среди креветок шельфа присутствуют виды кромки и верхней части материкового склона (Букатин, Буруковский с соавт., 1982).

Достаточно полно охарактеризована фауна креветок между Рио-Муни и устьем Кунене (Буруковский, 1978), а также и южнее, у берегов Намибии, вплоть до южной оконечности Африки. Эта информация имеется и в отдельных упоминаниях в работах Барнарда (Barnard, 1950), Lebour (1954), Grandley, Penrith (1965), в цикле статей Kensley (1968, 1970, 1981). Последний, в частности, выделил район западноафриканских вод к югу от Кунене в качестве специальной зоогеографической провинции Индо-Вестпацифической зоогеографической области, которую он назвал «Намакуа» (Kensley, 1983). Более подробные и последовательные описания фауны Намибии содержатся в работах Буруковского (1976, 2011), Буруковского и Роменского (1979, 1980, 1992), а также в статье Макферсона (Macpherson, 1991).

Список видов креветок шельфа, его кромки и верхней части материкового склона западноафриканских вод приведен в табл. 3. Мы не беремся утверждать, что он исчерпывающе полон, но то, что он в достаточной степени репрезентативен для зоогеографического описания и анализа фауны креветок данного региона, мы не сомневаемся. Наиболее бурный период описания новых таксонов пришелся примерно на четверть века между 1951 и 1975 годами. Затем до сегодняшнего дня было описано всего лишь около десятка новых видов, в основном из вод Намибии.

По результатам наших сборов с 1963 по 1988 год и из упомянутых выше работ мы составили список из 254 видов креветок, относящихся к 26 семействам и 109 родам (см. табл. 3). В него вошли, в том числе, 22 вида из 12 родов семейства Sergestidae, которые были нами приведены в соответствие с современной таксономической структурой семейства (Vereschaka, 2000, 2010; Judkins, Kensley, 2008; De Grave, Franssen, 2011). Однако они не будут использованы в экологическом анализе состава таксонов креветок также, как и креветки семейства Oplrophoridae и некоторые виды из семейства Acanthephyridae.

Причины этого были указаны выше.

## 2. Креветки атлантического сектора Марокко

### а) Общая характеристика региона

Марокко располагается на северо-западе африканского континента, в пределах средиземноморской и пустынной зон субтропического пояса. Страна входит в состав своеобразной природной зоны — Атласской области Африки, которая разделена на две части горами альпийского происхождения: хребтом Высокий Атлас, который тянется с северо-востока на юго-запад, достигая побережья Атлантического океана в районе мыса Агадир (Горнунг, Уткин, 1966). К северо-западу от хребта располагаются типичные субтропики, а к югу — пустыня Сахара. Эти особенности рельефа суши и климата сказываются и на морфологии дна прибрежных районов атлантического Марокко, и на особенностях осадкообразования к северу и югу от мыса Агадир. Именно здесь хребт Высокий Атлас упирается в берег океана, образуя естественную границу между северными и южными районами Марокко.

Ширина шельфа от уреза воды до его кромки колеблется у атлантического Марокко от 10 до 30 миль. Переход от шельфа к его кромке расположен вдоль всего атлантического побережья Марокко на глубине 140–150 м, лишь на самом юге смещаясь на глубины 110–104 м (Erimesco, 1967).

Рельеф дна довольно сложен. Вытянутые скалистые гряды чередуются с более или менее ровными участками дна. В районе Рабата изобата 100 м приближается к берегу на расстояние 5 миль, а между мысами Кантен и Гир берег тянется почти меридионально. Здесь кромка шельфа сильно изрезана оврагоподобными образованиями с перепадами глубин до 40 м. Рельеф дна характеризуется наличием гребней, тянувшихся параллельно берегу. Южнее дно шельфа становится ровнее, хотя и здесь встречаются скалистые банки на глубинах 50–100 м.

Крутизна материкового склона меняется с севера на юг от 2–3° в районе к северу от Эль-Джаиды, до 8–11° — южнее, иногда становясь несколько положе, а на самом юге Марокко уклон становится даже менее 2° (1,7° у мыса Джуби (Хуби) (Erimesco, 1967; Лушин, 1970).

В пределах всего района на глубинах 25–50 м располагаются песчаные грунты, перемежающиеся каменистыми участками (Морэн, 1968). На глубинах 50–100 м они сменяются илистыми и илисто-песчаными грунтами. На глубинах 120–180 м, то есть вдоль кромки шельфа, тянется почти непрерывный барьер из кораллов (*Dendrophyllaea ramea*), субстратом для которых служат скалистые выступы. В северной части атлантического сектора Марокко песчано-илистые грунты достигают

300 м, сменяясь затем песчаным илом. На глубинах 350–500 м здесь находятся малопесчаные илы.

К югу от мыса Гир характер грунтов несколько меняется: на глубинах 40–80 м имеется илистая зона, на самом юге Марокко сменяющаяся более песчанистыми грунтами. На несколько больших глубинах (100–150 м) располагаются кораллы, не образующие, впрочем, как на севере, непрерывного барьера. И так же, как на севере, на глубинах более 350 м располагаются илы (Collignon, 1965; Морэн, 1968).

Берега атлантического сектора Марокко омываются Канарской поверхностной водой, занимающей восточный субтропический район в северной части Атлантического океана и охватывающей слой до 150 м (Муромцев, 1963; Кафанов, Кудряшов, 2000).

Циркуляция в поверхностном слое определяется восточным крылом антициклонической субтропической системы: Канарским течением и господствующими ветрами. В осеннее время ветвь Канарского течения следует вдоль берегов, захватывая по ширине зону в 2–3° широты. В летнее время образуется Канарское противотечение, достигающее Гибралтарского пролива. Осенью оно распространено не севернее 30° с. ш. (Васильев, Макаревич, 1975). Средиземноморские воды доходят вдоль шельфа атлантического сектора Марокко примерно до Рабата (Allain, 1968).

Поверхностный слой поверхностной структурной зоны вод в районе Марокко захватывает 20–30 м, а с учетом переходного слоя достигает 50–80 м. Глубже, до 550 м, располагается пограничный слой между поверхностной и промежуточной структурными зонами. Последняя в районе Марокко охватывает огромный пласт воды, нижняя граница которого находится на глубинах 2100–2300 м (Степанов, 1974).

Сезонная изменчивость гидрологических условий атлантического сектора Марокко во многом зависит от действия господствующих ветров северных и северо-восточных направлений. Начиная с весны, на шельфе наблюдаются регулярные выходы глубинных вод (апвеллинг). Судя по их характеристикам (минимальные температуры 15–16 °С и соленость 36‰), они поднимаются с глубин около 200 м. Влияние апвеллинга прекращается осенью (Furnestin, 1959; Allain, 1968; Maurin, 1968). Интенсивность апвеллинга вдоль атлантического побережья Марокко не всюду одинакова. Их регулярное влияние прослеживается в районе от Эль-Джаиды до мыса Гир и от устьевого участка Уэд-Масса до Пуэрто-Кансадо — в средней и южной частях побережья.

В результате этого атлантический сектор Марокко, в зависимости от совокупности факторов внешней среды, можно подразделить на три участка: северный (примерно от Гибралтарского пролива до Касабланки или Рабата); средний (от Эль-Джаиды до мыса Гир); южный (от Уэд-Масса до Пуэрто-Кансадо или мыса Джуби).

Для северного характерны относительно выровненное дно, уклон материкового склона не более 2–3°, влияние вод средиземноморского происхождения, лишь периодическое влияние Канарского течения и слабый апвеллинг.

Для среднего характерен очень сложный рельеф дна, особенности которого отражаются и на гидрологии района. Летний апвеллинг, развитый в этом районе, из-за скальных гребней, тянувшихся параллельно берегу, прерывается и не достигает мелководья.

На южном участке рельеф дна несколько ровнее. Поэтому холодная вода летнего апвеллинга, развитого здесь так же, как и на среднем участке, достигает самых малых глубин. Даже при ослаблении апвеллинга здесь наблюдаются его остаточные смешанные холодные воды. Результат этого — выравнивание сезонных колебаний температур воды на мелководье и наличие холодноводного для субтропиков участка шельфа на юге Марокко.

#### б) Видовой состав креветок

Сводка по видовому составу креветок Марокко, остающаяся до сих пор наиболее полной, дана Лагардером (1971), который собрал таксономическую, фаунистическую и экологическую информацию о 64 видах. Среди них не только те, что действительно обитают в водах атлантического сектора Марокко, но и виды, находка которых в этом районе вероятна. Например, *Plesionika giglioli* и *P. antigai*. Их присутствие в водах Марокко было нами подтверждено, как и для ряда других видов, еще более расширив описанную Лагадером фауну креветок (Буруковский, 1980а). В нашей работе было описано распространение и батиметрическое распределение 41 вида креветок из 28 родов 13 семейств, среди которых 5 видов в данном регионе были отмечены впервые.

ЧВ креветок у атлантического побережья Марокко составляет 59%, не оставаясь постоянной вдоль побережья с севера на юг (рис. 3, А). На северном участке креветки попадают в каждом трале, а чем южнее, тем реже они встречаются в уловах. Как среднее количество видов в одном улове, так и общее количество видов в каждом районе с севера на юг меняется незначительно. Общее количество видов даже несколько увеличивается от 21 на северном до 27 на южном участке.

Следовательно, причина этого — какое-то перераспределение креветок на каждом участке. И действительно, на эту изменчивость накладывается изменение частоты встречаемости креветок на разных глубинах (рис. 3, Б). На северном участке креветки встречаются на всех глубинах. Южнее ЧВ резко уменьшается на кромке шельфа, оставаясь равной 100% как на мелководьях, так и глубже кромки шельфа. И наконец,

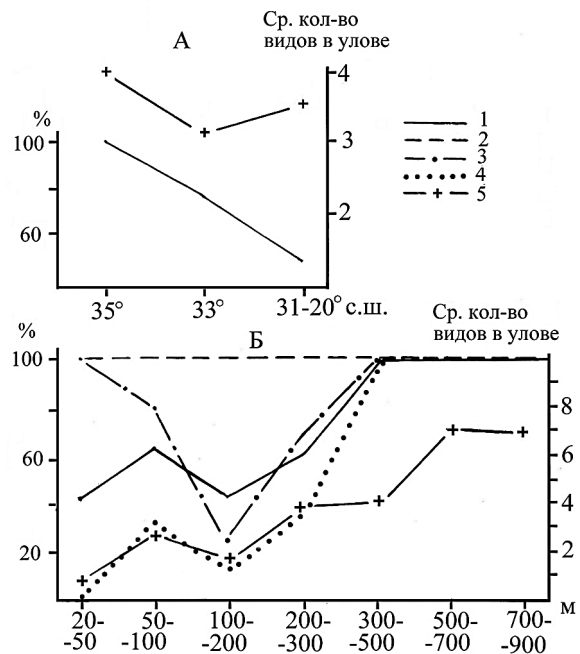


Рис. 3. Общая характеристика распределения креветок в водах Марокко: А — с севера на юг; Б — в зависимости от глубины: 1 — общая частота встречаемости креветок; 2–4 — частоты встречаемости креветок, соответственно, в северном (35°15–34° с. ш.), в среднем (33°59–32° с. ш.) и южном (31°59–28° с. ш.) районах; 5 — среднее количество креветок на улов

южнее мыса Гир на глубинах менее 50 м креветки вообще перестают встречаться в уловах. Еще сильнее снижается ЧВ креветок по сравнению с более северным участком и на кромке шельфа.

На всех трех участках с некоторой глубины ЧВ креветок начинает возрастать, достигая 100% на глубине 300 м и более.

Итак, у атлантического побережья Марокко выделяются три участка, каждый из которых характеризуется разной частотой встречаемости креветок. Первый — северный участок, а также весь сектор на глубинах более 300 м. Здесь креветки встречаются в каждом улове. Второй — кромка шельфа среднего и южного участков. Для него характерна пониженная ЧВ креветок, что, несомненно, обусловлено особенностями рельефа дна и особенностью субстрата (скалистые выступы, коралловые гряды). И наконец, третий — самые малые глубины самого южного участка атлантических вод Марокко. Здесь креветки отсутствуют, несмотря на то, что ни рельеф дна, ни грунты не имеют каких-то специфических особенностей, которыми можно было бы объяснить данное

явление. Мы предполагаем, что это следствие влияния регулярного апвеллинга в летнее время. Благодаря ему в течение круглого года мелководье южного участка в субтропиках характеризуется термическими условиями, скорее обычными для шельфа бореальной климатической зоны.

### в) Зоогеографическая характеристика

При анализе распределения по глубинам креветок с разными типами ареалов мы использовали сводку Лагардера (1971) в дополнение к собственным данным. Как упоминалось выше, она до сегодняшнего дня — самый полный эколого-фаунистический обзор креветок Марокко. Результаты, приводимые в данной книге (рис. 8), несколько отличаются от опубликованных нами ранее (Буруковский, 1981, рис. 2, В на с. 44). Со времени ее опубликования прошло много времени, были уточнены таксономические статусы и, соответственно, ареалы некоторых видов креветок (Буруковский, 1982; Буруковский, Роменский, 1982; Perez-Farfante, Kensley, 1997), отсеяны виды, встречающиеся лишь у средиземноморского побережья Марокко и, наконец, мы уточнили выделяемые нами типы ареалов (Буруковский, 1998).

Несмотря на это, сколько-нибудь заметных принципиальных отличий в зоогеографической характеристике таксоценов креветок мы не обнаружили (табл. 5).

Атлантический сектор Марокко, в рамках зонально-биогеографического районирования Мирового океана, располагается в переходной полосе северной субтропической зоны (Кафанов, Кудряшов, 2000). Морэн (1968) отнес его к Иберо-Марокканскому району. Бриггс (Briggs, 1974) — к Мавританской провинции Средиземноморско-Лузитанской зоогеографической области. Несис (1980, 1982) по результатам своего исследования зоогеографического положения Средиземного моря пришел к выводу, что (цитирую) «Лузитанская, Мавританская и Средиземноморская — три самостоятельные провинции Лузитано-Средиземноморской надпровинции, которая представляет собой самостоятельный фаунистический центр и не принадлежит ни к Атлантической бореальной, ни к Восточноатлантической тропической области. Фауна этой надпровинции в основе своей — нижнеплиоценовая низкобореально-субтропическая фауна северо-восточной Атлантики, она не имеет прямых, не опосредованных через тропическо-субтропическую восточноатлантическую фауну, связей с фаунами тропической западной Атлантики или Индо-Вестпацифики... Мавританская провинция принадлежит к северной субтропической зоне и аналогична Каролинской провинции».

Таблица 5

## Частота встречаемости креветок в атлантических водах Марокко

Виды	Участки			Тип ареала
	35°15'– 34° с. ш.	33°59'– 32° с. ш.	31°59'– 28° с. ш.	
<i>Crangon crangon</i>	4,2	—	—	СВА
<i>Melicerthus kerathurus</i>	12,5	—	—	ВА
<i>Palaemon serratus</i>	4,2	8,7	—	СВА
<i>Plesionika ensis</i>	4,2	4,3	—	АИТ
<i>Parapandalus narval</i>	8,3	—	7,8	АИТ
<i>Pasiphaea sivado</i>	16,7	—	2,0	СЛ
<i>Aegaeon cataphractus</i>	12,5	4,3	2,0	АИТ
<i>Alpheus glaber</i>	33,3	13,0	2,0	СЛ
<i>Solenocera membranacea</i>	70,8	13,0	23,5	СЛ
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	50,0	4,3	7,8	АИТ
<i>Parapenaeus longirostris</i>	75,0	52,2	17,6	ВА
<i>Plesionika heterocarpus</i>	45,8	26,1	17,6	ВА
<i>Plesionika giglioli</i>	4,2	4,3	2,0	АА
<i>Plesionika edwardsii</i>	4,2	4,3	2,0	АИТ
<i>Plesionika martia</i>	16,7	13,0	13,7	АИТ
<i>Plesionika acanthonotus</i>	8,3	8,7	5,9	АА
<i>Aristeomorpha foliacea</i>	12,6	4,3	7,8	АИТ
<i>Aristeus antennatus</i>	16,7	13,0	7,8	АИТ
<i>Aristaeopsis edwardsianus</i>	8,3	8,7	5,9	АИТ
<i>Hymenopenaeus debilis</i>	4,2	13,0	5,9	АА
<i>Nematocarcinus gracilipes</i>	4,2	4,3	3,9	АИТ
<i>Stenopus spinosus</i>	—	4,3	—	ВА
<i>Plesionika williamsi</i>	—	4,3	—	АИТ
<i>Ligur ensifer</i>	—	4,3	—	АИТ
<i>Psathyrocaris infirma</i>	—	8,7	—	АИТ
<i>Eupasiphae gilesi</i>	—	4,3	—	АИТ
<i>Pasiphaea hoplocerca</i>	—	4,3	—	АА
<i>Acanthephyra purpurea</i>	—	4,3	3,9	АА
<i>Plesionika antigai</i>	—	4,3	9,8	СЛ
<i>Systellaspis pellucida</i>	—	8,7	7,8	АИТ
<i>Pontophilus spinosus</i>	—	—	2,0	АИТ
<i>Parapontophilus gracilis</i>	—	—	2,0	АИТ
<i>Penaeopsis serrata</i>	—	—	11,8	АА
<i>Heterocarpus ensiferus</i>	—	—	2,0	АИТ
<i>Pasiphaea multidentata</i>	—	—	2,0	АИТ
<i>Glyphus marsupialis</i>	—	—	2,0	АИТ
<i>Acanthephyra eximia</i>	—	—	2,0	АИТ
Количество тралений	24	23	51	
Из них с креветками	24	18	26	
Частота встречаемости, %	100	78,2	51,0	

Полностью принимая сказанное К. Н. Несисом, мы все же думаем, что все приведенные им доводы вполне могут относиться к самостоятельной зоогеографической области, и в данной работе таковой ее и считаем, хотя бы просто для удобства сравнения с фауной креветок Западноафриканской тропической зоогеографической области (см. ниже).

Креветок, встреченных в Мавританской провинции Средиземно-морско-Лузитанской зоогеографической области, мы подразделили на пять групп в соответствии с типами ареалов, описанными нами выше.

Это эндемики области. Их доля составляет около 11% (см. табл. 5, СЛ). Две группы креветок с интеррегиональными ареалами (два вида, обитающие, кроме Средиземно-морско-Лузитанской зоогеографической области, также и в Северо-Восточной Атлантике — СВА в табл. 5, и четыре вида, заселяющие Средиземно-морско-Лузитанскую и Западноафриканскую тропические области — ВА в табл. 5), соответственно составляющие 5,4 и 10,8% от всех видов. Амфиатлантические креветки представлены шестью видами (16,2%). Доминируют в районе широко распространенные виды (АИТ в табл. 5), составляющие почти 60%.

Несмотря на то что фауна креветок атлантического сектора Марокко носит откровенно смешанный характер, она может быть отнесена к Средиземно-морско-Лузитанской зоогеографической области, что совпадает с выводами, сделанными на основании изучения фауны рыб и головоногих этого региона (Морэн, 1968; Несис, 1982). Фауна креветок несколько варьирует с севера на юг от одного из выделенных выше физико-географических подрайонов атлантического сектора Марокко к другому. В каждом из них имеются от двух до семи видов креветок (см. табл. 5), не встреченных нами в других подрайонах. Однако лишь у двух из них здесь проходят границы ареалов: у *Palaemon serratus* — южная (Лагардер, 1971) и у *Parapontophilus gracilis* — северная. Для остальных видов, которые были встречены лишь в одном или двух из этих подрайонов, это, видимо, лишь следствие пятнистости распределения. Это же относится, вероятно, к пелагической *Pasiphaea sivado* и к эпибентосной *Plesionika antigai*. Виды, встречающиеся на всем протяжении атлантического сектора, демонстрируют заметные колебания частоты встречаемости. В одних случаях это, вероятно, тоже следствие пятнистости распределения, как у *Parapenaeus longirostris*, *Chlorotocus crassicornis*, *Plesionika heterocarpus* и других достаточно распространенных видов. У таких видов, как *Alpheus glaber*, резкое уменьшение частоты встречаемости, возможно, признак выклинивания вида с приближением к южной границе его ареала. Пятнистость распределения хорошо иллюстрируется изменением и плотности поселений, и средней удельной биомассы (рис. 4). Это, вероятно, вызвана пятнистостью распределения оптимальных условий среды в пределах ареалов этих видов (мозаичность ареалов). В целом же

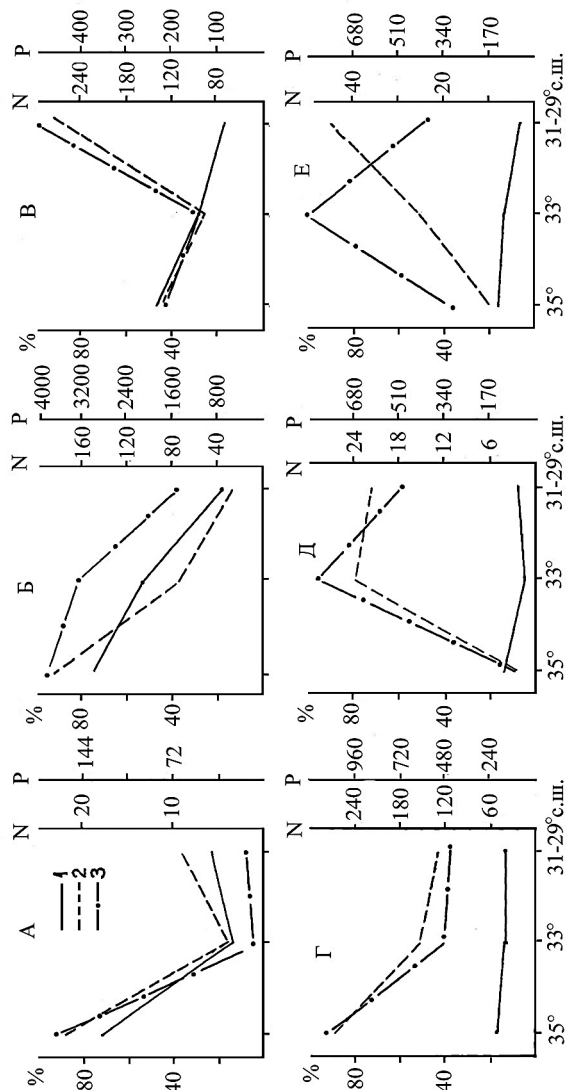


Рис. 4. Особенности распределения некоторых видов креветок в водах Марокко.

А — *Solenocera membranacea*; Б — *Parapenaeus longirostris*; В — *Plesionika heterocarpus*; Г — *P. martia*; Д — *Aristeomorpha foliacea*; Е — *Aristeus antennatus*: 1 — частота встречаемости (%); 2 — удельная численность в экз. (N) и 3 — удельная биомасса в граммах (P) (и то и другое — на 0,5 часа траления, т. е. на 0,016 кв. мили)

можно сделать вывод, что на всем протяжении атлантического сектора Марокко обитает практически единая фауна креветок. Следовательно, названный регион представляет собой зоогеографическое целое.

### г) Батиметрическое распределение

Креветок атлантического сектора Марокко можно подразделить на четыре таксоцена (рис. 5).

В первый входят виды, в основном обитающих на глубинах менее 50 м и не встречающихся глубже 100 м. Ни один из них не играет в нем руководящей роли ни по частоте встречаемости, ни по значению в общем улове креветок. Границы его лежат в пределах поверхностного слоя поверхностной структурной зоны вод (Степанов, 1974).

Второй таксоцен (10 видов) обитает на глубинах 20–520 м. На глубинах менее 50 м все креветки этого таксоцена, кроме *Solenocera membranacea*, известны только по находкам в желудках донно-придонных рыб (Буруковский, 2009). По частоте встречаемости в уловах доминируют (в порядке убывания) *Parapenaeus longirostris*, *S. membranacea*, *Chlorotocus crassicornis*, *Plesionika heterocarpus*. Однако по значению в уловах креветок на втором месте *P. heterocarpus*, которая совместно с *P. longirostris* составляет основу уловов креветок, особенно на глубинах 300–500 м. Для двух других видов характерно наличие двух пиков частоты встречаемости. Один — на глубинах 50–100, второй — 200–500 м. Это можно объяснить наличием кораллов и скальных выступов на глубинах 100–200 м, которые как бы разделяют биотоп этих видов на две части.

В целом это таксоцен пограничного слоя между поверхностной и промежуточной структурными зонами и его границы хорошо совпадают с границами слоя в данном районе (Степанов, 1974).

Внутри таксоцена намечается своя инфраструктура. Так, зарывающаяся *S. membranacea* тяготеет к глубинам 50–100 м, выше полосы жестких грунтов. Ни один из видов не имеет преобладающего значения. Глубже 200 м уже появляются два вида, которых можно назвать руководящими: *P. longirostris* и *Ch. crassicornis*. Глубже последнего сменяет *P. heterocarpus*.

В границах собственно шельфа (50–100 м) доминирует один вид, а на кромке шельфа — два вида второй группы. Для всего этого таксоцена именно кромку шельфа можно считать предпочитаемой частью биотопа.

В третий таксоцен входят девять видов креветок, которые заселяют глубины 500–700 м. Доминируют здесь *Plesionika martia*, *Aristeomorpha foliacea*, *Penaopsis serrata*, *Systellaspis pellucida*. Такой же порядок сохраняется и при оценке их значения в уловах (исключая малочисленного



В И Д Ы	Г Л У Б И Н А, м							Отношение к субстрату
	20-50	50-100	100-200	200-300	300-500	500-700	700-900	
Melicertus kerathurus	■							ЗУ
Palaemon serratus	■							ЭД
Crangon crangon	■							ЗУ
Aegaeon cataphractus		■						ЗУ
Stenopus spinosus		■						ЗУ
Pontophilus spinosus			■					ЗУ
Alpheus glaber		■	■	■				ЗУ
Solenocera membranacea		■	■	■	■			ЗУ
Chlorotocus crassicornis		■	■	■	■			ЭД
Parapenaeus longirostris		■	■	■	■			ЗУ
Plesionika heterocarpus		■	■	■	■			ЭД
Parapandalus narval		■	■	■				ЭД
Plesionika. antigai			■	■	■			ЭД
Plesionika. gigliolii				■	■			ЭД
Plesionika. edwardsii				■	■			ЭД
Penaeopsis serrata				■	■			ЗУ
Pasiphaea sivado				■	■	■	■	БП
Plesionika. martia				■	■	■	■	ЭД(П)
Aristeomorpha foliacea				■	■	■	■	П
Systellaspis pellucida.				■	■	■	■	БП
Plesionika. ensis					■	■	■	ЭД
Plesionika. williamsi					■	■	■	ЭД
Ligur ensiferus					■	■	■	ЭД
Heterocarpus ensifer					■	■	■	ЭД
Aristaeus antennatus					■	■	■	П
Aristaeopsis edwardsianus					■	■	■	П
Hymenopenaeus debilis					■	■	■	ЭД
Systellaspis debilis					■	■	■	БП
Oplophorus spinosus					■	■	■	БП
Plesionika. acanthonotus					■	■	■	ЭД
Pasiphaea multidentata					■	■	■	БП
Nematocarcinus gracilipes						■	■	ЭД
Acanthephyra purpurea						■	■	БП
Psathyrocaris infirma						■	■	П
Eupasiphae gilesi						■	■	БП
Glyphus marsupialis						■	■	П
Acanthephyra eximia						■	■	БП
Parapontophilus gracilis						■	■	ЗУ
Pasiphaea hoplocerca						■	■	БП
Количество тралений	12	23	23	13	6	8	9	
Кол-во видов, встречающихся на данной глубине	7	8	8	14(9)	10	21	20	■ - 1
Среднее количество видов в одном улове	1	2,9	1,7	3,7	4,2	6,8	6,7	

1 - частота встречаемости 100%

Рис. 5. Батиметрическое распределение и жизненные формы креветок Марокко

*S. pellucida*). Этот таксоцен с полным основанием можно назвать верхне-несклоновым.

Представители последнего, четвертого таксоцена (16 видов), попадались в уловах лишь глубже 700 м (или встречались на этих глубинах чаще всего). Формально это тоже верхне-несклоновые виды, но точно классифицировать эту группу затруднительно, так как максимальные глубины сбора материалов не превышали в этом районе 900 м. Некоторая ее обособленность (видимо, того же ранга, что и инфраструктура группировки кромки шельфа) не вызывает сомнений. Руководящие формы здесь *Aristeus antennatus* и *Aristaeopsis edwardsiana*. Оба эти таксоцена в районе Марокко обитают в пределах промежуточной структурной зоны вод.

Среднее количество видов креветок в одном улове увеличивается от пяти на шельфе (исключая виды, встреченные только в желудках у рыб) до 10 на кромке шельфа. К глубине 700 и более метров это количество возрастает до 20.

Среднее количество видов в одном улове увеличивается от одного на шельфе до семи на материковом склоне. Той же закономерности подчиняется количество доминирующих видов. На мелководье (20–50 м) их нет вообще, в средней части шельфа появляется один, на кромке — два, и на материковом склоне — четыре доминирующей вида.

Использование индексов видового разнообразия подтверждает наличие выделенных нами четырех батиметрических группировок (рис. 6),

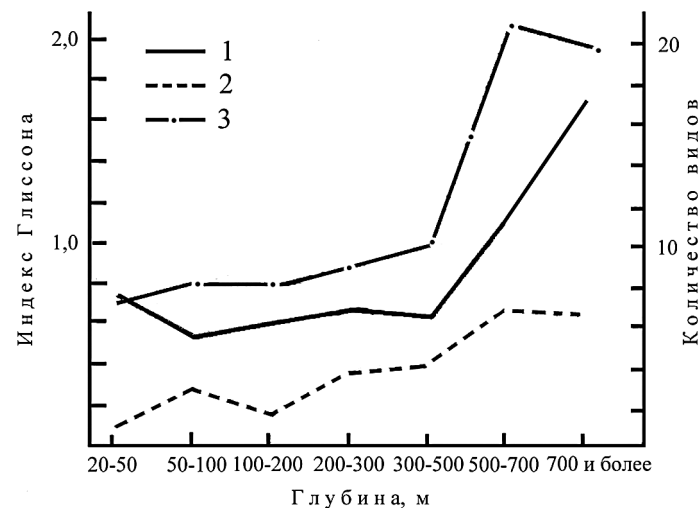


Рис. 6. Изменение некоторых характеристик фауны креветок Марокко с глубиной: 1 — коэффициент видового разнообразия (по Глиссону); 2 — среднее количество видов креветок в одном улове; 3 — общее количество видов креветок, встреченных на данной глубине

хотя величина индекса для группировки, обитающей на глубинах менее 50 м, явно завышена. Это объясняется тем, что в уловах в среднем встречается по одному виду (то есть практически разнообразия нет), но в формулу включены все креветки в пробе, поэтому и величина индекса заметно отличается от нуля: 0,8). В данном случае сама невозможность использовать индекс Глиссона может служить характеристикой данной группы. На глубинах 50–500 м обитает группировка, характеризующаяся индексом 0,5–0,7. Ее цельность очень хорошо подчеркивается практическим отсутствием колебаний величины индекса видового разнообразия, то есть его фактическим единообразием на всем протяжении этих глубин. Глубже 500 м индекс резко увеличивается — до 1,1 (рис. 6, 3), а на глубине 700 м достигает уже 1,75.

Совпадение четырех разных величин индекса Глиссона с четырьмя группировками, выделенными нами по видовому составу, позволяет предположить, что индекс видового разнообразия представляет собой своеобразное отражение существенных особенностей структуры этих таксоценов, поскольку он — функция плотности поселений креветок на данной глубине (нами анализируется весь улов с данной обловленной площади, то есть удельная численность креветок) и их видового состава.

Граница между таксоценом кромки шельфа и материкового склона, приходящаяся на глубины 520–550 м, хорошо совпадает с границей между поверхностной и промежуточной структурными зонами вод в районе Марокко (Степанов, 1974). Граница между шельфовой фауной и таксоценом кромки шельфа выражена значительно хуже, что вполне

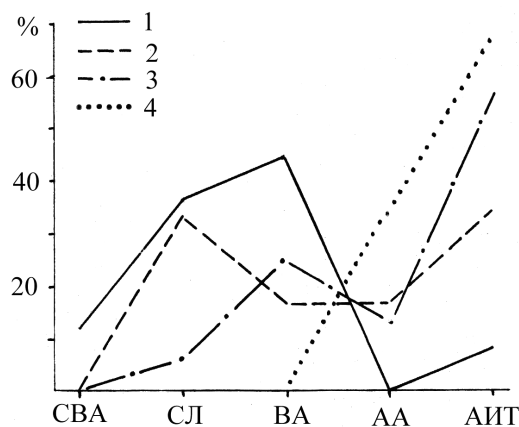


Рис. 7. Зоогеографическая структура таксоценов креветок вод Марокко: 1 — таксоцен шельфа; 2 — таксоцен кромки шельфа; 3 — таксоцен верхней части склона; 4 — таксоцен нижней части склона

объяснимо: это связано с влиянием апвеллинга, его сезонной динамикой (см. выше), делающей неустойчивой стратификацию вод на этих глубинах.

Эндемики Средиземноморско-Лузитанской зоогеографической области доминируют на шельфе и его кромке (рис. 7), их доля с глубиной уменьшается от 36 до 6,3 % в верхней части склона. Восточно-атлантические виды тоже наиболее часто встречаются на шельфе, но их доля в таксоцене верхней части склона выше, чем эндемиков. Амфиатлантические виды появляются лишь на кромке шельфа, и их доля с глубиной возрастает. Что касается широко-распространенных видов, то их доля от 8 % на шельфе увеличивается почти до 70 % в нижней части материкового склона.

#### д) Экологическая структура таксоценов

Как упоминалось выше, под экологической структурой таксоценов мы понимаем соотношение в нем жизненных форм.

В водах Марокко в таксоцене креветок шельфа полностью доминируют зарывающиеся и живущие в укрытиях виды (рис. 8). Их доля составляет около 80 %. С глубиной доля этой жизненной формы в таксоценов кромки шельфа и материкового склона неуклонно уменьшается. На кромке шельфа и верхней части материкового склона полностью

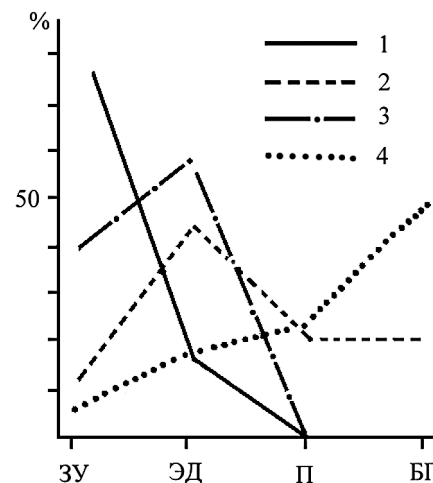


Рис. 8. Экологическая структура таксоценов креветок вод Марокко: 1 — таксоцен шельфа; 2 — таксоцен кромки шельфа; 3 — таксоцен верхней части склона; 4 — таксоцен нижней части склона

доминируют эпибентосные виды. Придонные и батипелагические виды появляются только в таксоцонах верхней и нижней частей материкового склона. В верхней части склона их доля практически одинакова, а в нижней части батипелагические виды начинают полностью доминировать (см. рис. 8).

Итак, для атлантического сектора Марокко, относящегося к средиземноморской и пустынным зонам субтропического пояса и заселенного фауной креветок Мавританской провинции Средиземноморско-Лузитанской зоогеографической области, характерны следующие особенности распределения креветок:

1. ЧВ креветок в уловах уменьшается с севера на юг, а также на кромке шельфа в связи с особенностями рельефа дна и гидрологии этого региона. Поэтому на его относительно холодноводном юге образуется зона с обедненным видовым составом креветок.

2. Вне зависимости от указанных условий ЧВ креветок увеличивается с увеличением глубины, достигая 100 % на глубинах 300 м и более.

3. Все население креветок, в зависимости от особенностей вертикального распределения, делится на четыре таксоцона, каждый из которых тяготеет к определенной структурной зоне вод или слоям внутри них, и границы вертикального распространения таксоценов креветок связаны с границами соответствующих структурных зон.

4. Доля эндемичных видов с глубиной уменьшается, а широко распространенных — увеличивается.

5. Экологическая структура таксоценов характеризуется полным преобладанием зарывающихся и живущих в укрытиях видов на шельфе, эпибентосных — на его кромке, и батипелагических — в нижней части материкового склона. О роли придонных видов по материалам данного региона судить затруднительно.

### **3. Распространение креветок в прибрежных водах Западной Сахары**

#### *а) Общая характеристика региона*

Название «Западная Сахара» в настоящее время имеет только историческое значение, и мы его используем лишь как географическое обозначение западноафриканских вод, лежащих между Вилья-Сиснерос (ныне Дахла: 23°55' с. ш.) и мысом Рас-Нуадибу (северная часть — 21°59' с. ш.), известным ранее как Кап-Блан. Западная Сахара целиком лежит у северных границ тропической зоны, лишь на несколько десят-

ков миль заходя южнее тропика Рака (23°30' с. ш.). По своим климатическим условиям это северная аридная зона (Физико-географический атлас мира, 1964). Прибрежные области здесь заняты пустыней Сахара. Это равнина с невысокими возвышенностями и песчаными дюнами.

Район относится к Сенегальской синеклизе, заполненной отложениями мезокайнозойского возраста (Сенин, 1967). В строении шельфа это выражается в его выровненной поверхности и вариациях его ширины. Он расширяется до 70 миль в районе между Дахлой и мысом Барбас, сужаясь южнее до 30 миль (Морэн, 1968). Бровка шельфа лежит на глубинах 100–110 м. Уклон материкового склона не более 2–3° (Лушин, 1965), лишь в некоторых местах южнее мыса Барбас возрастающая до 6°. Поверхность материкового склона у Рас-Нуадибу местами расчленена узкими каньонами и холмами с относительной высотой до 500 м (Лушин с соавт., 1967).

В соответствии с особенностями климатических условий для этого региона характерен аридный тип мобилизации и переноса обломочных материалов, и гумидный тип среды осадконакопления (Сенин, 1974). Это обуславливает малое количество терригенного материала на шельфе — исключительно за счет приносимого ветром и абразией. В результате здесь по гранулометрическому составу преобладают мелкие и пылеватые пески. Характерно высокое содержание раковинного материала, резко преобладающего над терригенным. Это особенно выражено в районе Дахлы, где зона гравийных осадков с большим содержанием карбонатов занимает все мелководье (Лушин с соавт., 1967; Сенин, 1974; Емельянов с соавт., 1975). На глубинах 200–300 м появляются малопесчаные грунты, переходящие глубже в илистый песок (Морэн, 1968).

Как и у Марокко, берега Западной Сахары омываются Канарской поверхностной водой. Особенности гидрологии района обусловлены его принадлежностью к пассатной зоне, характеризующейся мощным апвеллингом, а также тем, что район находится как бы на границе двух регионов, каждый со своей системой апвеллингов. К северу от мыса Рас-Нуадибу водами прибрежного апвеллинга служит Северо-Атлантическая центральная, а к югу — Южно-Атлантическая водные массы (Tomczak, 1978). К югу от мыса апвеллинг усиливается в период осеннего охлаждения, что приводит к увеличению амплитуды сезонных изменений температуры воды на поверхности, а севернее, вплоть до южной части Марокко, апвеллинг усиливается в период прогрева вод, что сглаживает годовой ход температур (Соркина, 1974). На участке с 20 по 25° с. ш. сильный апвеллинг наблюдается в течение всего года (Wooster et al., 1976). В районе 22° с. ш., например, холодная глубинная вода поднимается до 30 м (Coste, Slawyk, 1974). Интенсивность апвеллинга меняется широтно даже в пределах этого небольшого района,

будучи на широте 20°30' с. ш. в три раза интенсивней, чем на 23°30' с. ш. (Hagen, Weiss, 1979). Можно полагать, что на протяжении трех градусов широты нашего района происходит перестройка от одного к другому типу апвеллинга, что приводит к появлению своеобразного градиента условий среды между северной частью района, приближающейся к «южно-марокканскому», и южной, имеющей «тропический» тип апвеллинга.

По вертикальной структуре вод район Западной Сахары тоже в какой-то степени переходный, так как именно здесь происходит некоторое уменьшение толщины поверхностного слоя, граница которого севернее 20° с. ш. находится на глубине 30, а южнее — 20 м; нижняя граница пограничного слоя между поверхностной и промежуточной структурными зонами севернее 20° с. ш. находится на глубине 550, южнее — 500 м (Степанов, 1974).

### б) Видовой состав

Сведения о видовом составе креветок прибрежных вод Западной Сахары имеются лишь в работе Морэна (1968) и в ряде фаунистических работ, как правило, относящихся к пелагическим видам, обитающим далеко за пределами шельфовой и склоновой зон.

Нами было встречено в этом районе 42 вида креветок, но для анализа использованы лишь 30 из них. Исключены были, как и во всех остальных районах, представители семейства Sergestidae, и другие виды, не имеющих непосредственное отношение к донным комплексам и придонным видам креветок.

Для удобства анализа район был разделен на три подрайона: северный, средний и южный.

В северном районе встречено лишь 15 видов креветок (табл. 6). Это в два раза меньше, чем в соседствующем севернее районе Марокко (табл. 5, Буруковский 1980а, 1982а). В промежуточном районе встречено 16 видов, из которых четыре в северном районе не встречались. В южном районе было собрано 23 вида креветок, что тоже значительно меньше списка креветок марокканской фауны. Исходя из того, что на северном и южном участках встречаются всего лишь восемь общих видов, можно заключить: на протяжении 120 миль происходит резкая смена видового состава креветок.

Обедненность фауны каждого из участков объясняется выпадением целого ряда видов, обычных для смежных районов. Характерно и некоторое уменьшение частоты встречаемости креветок. В целом она равна 68%, очень сильно меняясь от участка к участку. На севере она составляет не более 50%, достигая на юге 100% (рис. 9, А).

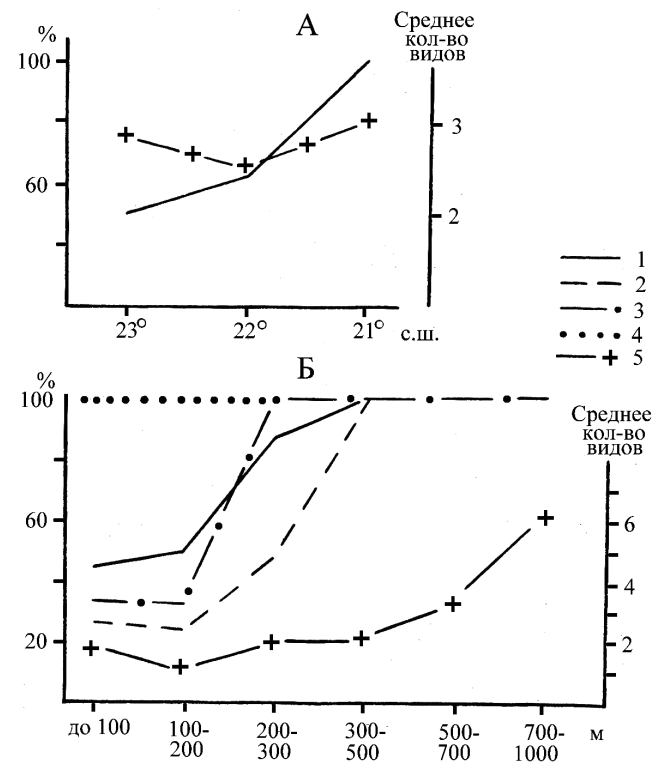


Рис. 9. Общая характеристика распределения креветок в прибрежных водах Западной Сахары:

А — с севера на юг; Б — в зависимости от глубины:  
1 — общая частота встречаемости креветок; 2–4 — частоты встречаемости креветок, соответственно, в северном (23° с. ш.), в среднем (22° с. ш.) и южном (21° с. ш.) районах; 5 — среднее количество креветок на улов

На севере на глубинах до 200 м ЧВ не превышает 28%, с 300 м достигая 100%; в промежуточном районе на малых глубинах креветки попадаются несколько чаще, чем на сравнимых глубинах северного участка, и уже с 200 м встречаются в каждом улове. Наконец, в южном районе креветки попадают в каждом улове вне зависимости от глубин обитания (рис. 9, Б).

Обнаруживается чрезвычайно бедная креветками — как качественно, так и количественно — зона на шельфе и его кромке, расширяющаяся с юга на север, начиная примерно с 22° с. ш. И хотя креветки здесь встречаются, но всего три вида: *Processa macrophtalma*, *Aegaeon cataphractus*, а с глубины 100 м — *Plesionika heterocarpus*. Как правило,

Таблица 6

## Частота встречаемости креветок в прибрежных водах Западной Сахары

Виды	Участки			Тип ареала
	23° с. ш.	22° с. ш.	21° с. ш.	
<i>Penaeopsis serrata</i>	3,8	—	—	АА
<i>Aristeus antennatus</i>	3,8	—	—	АИТ
<i>Plesionika ensis</i>	3,8	—	—	АИТ
<i>Aristeomorpha foliacea</i>	3,8	4,8	—	АИТ
<i>Aristaeopsis edwardsianus</i>	7,7	9,5	—	АИТ
<i>Hymenopenaeus debilis</i>	11,6	14,2	—	АА
<i>Processa macrophtalma</i>	7,7	4,8	83,2	ВА
<i>Plesionika heterocarpus</i>	19,3	28,5	5,6	ВА
<i>Plesionika martia</i>	19,3	4,8	11,1	АИТ
<i>Pasiphaea multidentata</i>	15,4	14,2	11,1	АА
<i>Glyphus marsupialis</i>	11,6	9,5	16,7	АИТ
<i>Acanthephyra pelagica</i>	15,4	19,0	27,8	АИТ
<i>Aegaeon cataphractus</i>	7,7	14,2	16,7	АИТ
<i>Plesionika carinata</i>	3,8	4,8	5,6	ЭТЗ
<i>Parapontophilus gracilis</i>	3,8	4,8	11,1	АИТ
<i>Pasiphaea tarda</i>		9,5	5,6	АИТ
<i>Philocheras sculptus</i>		4,8	15,6	АИТ
<i>Parapenaeus longirostris</i>		4,8	5,6	ВА
<i>Hymenopenaeu chacei</i>		4,8	5,6	ЭТЗ
<i>Aegaeon lacazei</i>			5,6	АИТ
<i>Solenocera membranacea</i>			5,6	СЗЛ
<i>Plesionika edwardsii</i>			5,6	АИТ
<i>Parapandalus narval</i>			5,6	АИТ
<i>Plesionika acanthonotus</i>			5,6	АА
<i>Farfantepenaeus notialis</i>			22,2	АА
<i>Solenocera africana</i>			11,1	АИТ
<i>Pasiphaea semispinosa</i>			11,1	ЭТЗ
<i>Aristaeus varidens</i>			5,6	ЭТЗ
<i>Sicyonia galeata</i>			5,6	ЭТЗ
<i>Nematocarcinus africanus</i>				ЭТЗ
Количество тралений	26	21	18	
Из них с креветками	13	13	18	
Частота встречаемости (%)	50,0	62,0	100	
Коэф. сходства с Марокко (%)	29,2	25,5	24,5	
Коэф. сходства с Мавританией	25,6		74,1	
Коэф. сходства с В. Ц. Атлантикой (%)	24,5	31,4	37,5	
Коэф. сходства с Ю. В. Атлантикой (%)	15,9	18,1	31,4	

в улове попадает один вид, в одном, редко в двух экземплярах за полчасовой лов. При скорости траления 4 узла трал за это время облавливает полосу длиной около 4 км. Напрашивается аналогия с южным районом Марокко.

Исходя из принципиального сходства условий в этих районах (апвеллинг в летнее время, приводящий к понижению температуры воды в течение всего года) можно полагать, что в районе от 32° до 23° с. ш. существует лишенная или сильно обедненная креветками зона. Явная причина этого — значительное понижение здесь температуры воды в придонных слоях, вызывающее появление участка шельфа в субтропической и в северной части тропической климатической зоны со всеми признаками бореальных условий.

## в) Зоогеографическая характеристика

По своему зоогеографическому облику район производит двойственное впечатление (см. табл. 6). С одной стороны здесь, как и в водах Марокко, абсолютно преобладают широко-распространенные виды (АИТ), составляющие половину (50%) всех креветок. Заметную роль играют восточно-атлантические (ВА) и амфиатлантические виды (АА) — соответственно 10,0 и 16,7%. Зато имеется единственный эндемик Средиземноморско-Лузитанской области (СЗЛ) — *Solenocera membranacea* (3,3%), и появились шесть (или 20%) эндемиков Западноафриканской зоогеографической тропической области (ЭТЗ).

Большое сродство с тропическим регионом подчеркивается и коэффициентом сходства видового состава по Жаккару. С Марокко, фауна которого относится к Мавританской провинции Средиземноморско-Лузитанской области (СЗЛ — Буруковский, 1980а, 1998), он составляет 28,8%, а с более удаленным районом — Юго-Восточной Атлантикой (специально выбрал ее, а не Центрально-Восточную, приэкваториальную, Атлантику) — 41% (Буруковский, 1978а). На протяжении всего трех градусов широты коэффициент сходства уменьшается почти на 5%, с фауной двух районов тропической Африки возрастает в 1,5–2, а с Мавританией, граничащей с Сахарой, — почти в три раза (см. табл. 6).

При переходе от северного района к южному (см. табл. 6) на протяжении 1° широты (примерно 60 миль) видовой состав креветок обновляется почти наполовину, и лишь восемь видов заселяют весь исследованный район. Среди них «затесался» один эндемик тропической Африки — обитатель верхней части материкового склона *Plesionika carinata*.

Резкая смена видового состава, совместная встречаемость в одном улове видов-викариатов или даже некоторое наложение их ареалов (например, *Hymenopenaeus debilis* и *H. chacei*, *Solenocera membranacea* и

Батиметрическое распределение креветок в водах Западной Сахары

Виды	Глубины, м						Тип ареала
	до 100	до 200	до 300	до 500	до 700	до 1000	
Северный участок (23°с. ш.)							
<i>Processa macrophthalma</i>	14,3						ВА
<i>Aegaeon cataphractus</i>	14,3						АИТ
<i>Plesionika heterocarpus</i>		25,0	50,0	100	—	—	ВА
<i>Penaopsis serrata</i>				33,3			АА
<i>Plesionika ensis</i>				33,3			АИТ
<i>Aristeomorpha foliacea</i>					50,0		АИТ
<i>Plesionika carinata</i>					50,0		ЭТЗ
<i>Plesionika martia</i>				33,3	100	66,6	АИТ
<i>Pasiphaea multidentata</i>					100	66,6	АИТ
<i>AcanthePHYra pelagica</i>					50,0	100	АИТ
<i>Aristeus antennatus</i>						33,3	АИТ
<i>Aristaeopsis edwardsianus</i>						66,6	АИТ
<i>Hymenopenaeus debilis</i>						100	АА
<i>Glyphus marsupialis</i>						100	АИТ
<i>Parapontophilus gracilis</i>						33,3	АИТ
Южный участок (21°с. ш.)							
<i>Philocheras sculptus</i>	16,7						АИТ
<i>Farfantepenaeus notialis</i>	16,7						АА
<i>Parapandalus narval</i>	16,7						АИТ
<i>Sicyonia galeata</i>	16,7						ЭТЗ
<i>Aegaeon cataphractus</i>	66,7	25,0					АИТ
<i>Solenocera africana</i>	16,7	—	33,3	100			АИТ
<i>Plesionika heterocarpus</i>	100	100	100	100			ВА
<i>Aegaeon lacazei</i>				33,3			АИТ
<i>Solenocera membranacea</i>				33,3			СЗЛ
<i>Plesionika edwardsii</i>				33,3			АИТ
<i>Parapenaeus longirostris</i>				66,6			АА
<i>Plesionika acanthonotus</i>				50,0			АА
<i>Pasiphaea semispinosa</i>				100			ЭТЗ
<i>Plesionika martia</i>					100		АИТ
<i>AcanthePHYra pelagica</i>					100	100	АИТ
<i>Plesionika carinata</i>					100	100	ЭТЗ
<i>Pasiphaea multidentata</i>						100	АА
<i>Glyphus marsupialis</i>						100	АИТ
<i>Parapontophilus gracilis</i>						50,0	АИТ
<i>Pasiphaea tarda</i>						100	АИТ
<i>Hymenopenaeus chacei</i>						50,0	ЭТЗ
<i>Aristaeus varidens</i>						100	ЭТЗ
<i>Nematocarcinus africanus</i>						50,0	ЭТЗ

*S. africana*), и то, что для целого ряда видов их находки в данном районе оказались самыми северными или самыми южными (можно привести в качестве примеров *F. notialis*, *Sicyonia galeata*, *Aristeus varidens*) позволяет сделать вывод, что район Западной Сахары — место стыка двух зоогеографических областей. Он представляет собой экотон или типичную зону «обеднения-перехода» (Дарлингтон, 1966, с. 395; Несис, 1980).

Для анализа батиметрического распределения креветок мы выбрали северный и южный участки (табл. 7), так как средний не имеет «своего лица». Здесь встречены всего восемь видов, общих для всех трех подрайонов, из которых четыре — лишь на северном, и остальные четыре — на южном участках.

Для обоих участков характерно наличие типичных таксоценов креветок шельфа, кромки шельфа и верхней части материкового склона (см. Буруковский, 1978а, 1980а, 1981б), хотя и обедненных на шельфе и его кромке. Границы вертикального распределения каждого из таксоценов совпадают с границами структурных зон или слоев между ними, положение которых характерно именно для данного района (Степанов, 1974).

Шельф и его кромка северного участка совершенно обезличены, так как там нет зоогеографически характерных видов и абсолютно доминирует *Plesionika heterocarpus*, частота встречаемости которого на глубинах до 300 м составляет 100%. На материковом склоне появляется эндемик тропической Западноафриканской зоогеографической области *Plesionika carinata*, что позволяет считать фауну креветок этих глубин скорее относящейся к тропической фауне.

На шельфе южного участка имеется такой типичный эндемик тропической Западной Африки, как *Sicyonia galeata*, и амфиатлантический, но чрезвычайно характерный именно для тропической климатической зоны, и, возможно, автохтон западноафриканских вод (Буруковский, 1970а), *Farfantepenaeus notialis*. Здесь же, хотя и чуть севернее этих видов, попадалась средиземноморская *Processa canaliculata*.

### г) Батиметрическое распределение

На кромке шельфа, где абсолютно доминирует все тот же *P. heterocarpus*, встречается тоже средиземноморская *Solenocera membranacea*. Морэн (1968, 1968а) указывает на находку *P. antigai* (у Морэна — *P. heterocarpus antigai*, см. Морэн, 1968а, с. 484), но мы ни разу этот вид не встретили, хотя, зная о возможности его находок из вышеупомянутой работы, очень тщательно искали в уловах. Живые креветки, кстати, хорошо различимы по узору окраски при разборке улова в лаборатории сразу после их выборки из трала.

И наконец, на материковом склоне, в дополнение к *P. carinata*, появляются сразу еще четыре эндемика тропической Западной Африки (см. табл. 7).

Непосредственная граница между двумя зоогеографическими регионами в октябре-ноябре 1980 г. располагалась в пределах исследованной нами переходной зоны на разных глубинах в разных частях района: на шельфе — на самом юге, на кромке шельфа — слегка смещена к северу, а на материковом склоне она смещена на север еще дальше, по крайней мере до 24° с. ш., и, возможно, еще дальше.

На шельфе северного участка выделить руководящие виды невозможно, хотя *Aegaeon cataphractus* и в меньшей степени *Processa macrophtalma* достаточно характерны для глубин менее 100 м.

На южном участке заметно возрастает ЧВ *A. cataphractus*, который можно было бы считать руководящим видом, но плотность его поселений и биомасса остаются на низком уровне в пределах всего изученного района.

В нижней части шельфа и его кромке во всем районе доминирует *P. heterocarpus*. Он, несомненно самый массовый вид данной глубинной зоны. Его средняя удельная биомасса равно 4300 г (отдельные уловы на час траления достигают 200 кг), а доля в общей биомассе креветок не падает ниже 60%, в диапазоне глубин от 75 до 300 м составляя почти 100%. С севера на юг у этого вида очень сильно возрастают и ЧВ, и плотность поселений (рис. 10), и биомасса. Лишь на самом юге *P. heterocarpus* начинают сопутствовать *Parapenaeus longirostris* и *S. membranacea*. *P. longirostris* и *P. heterocarpus* словно меняются местами в этом районе: и у Марокко, и у Анголы, и в экваториальной Африке (см. ниже) в таксоцено кромки шельфа доминирует именно *P. longirostris*, а *P. heterocarpus* постоянно ему сопутствует (у Марокко) или даже просто присутствует (у Анголы) (Буруковский, 1978а, 1980а, 1989а). Но уже в южных районах Марокко в отдельных уловах начинает доминировать именно *P. heterocarpus*.

Таксоцен материкового склона на северном участке сохраняет свой «марокканский» облик (Буруковский, 1980а). Здесь встречены такие типичные для материкового склона Марокко виды, как *Aristeus antennatus*, *Aristeomorpha foliacea*, *Hymenopenaeus debilis*. Правда, здесь же попадает и *Plesionika carinata*.

С севера на юг облик таксоцено материкового склона меняется. Исчезают типичные «марокканские» виды и появляются эндемики тропической Западной Африки (*P. carinata*, *A. varidens*, *Nematocarcinus africanus*) (Буруковский, 1978а). Изменяются и количественные характеристики видов, остающихся в его составе (см. рис. 10). Особенно это заметно у *P. martia* (рис. 10, В). Частота ее встречаемости уменьшается незначительно, а плотность поселений — не менее чем в 10 раз, а у *P. carinata* — все наоборот. Она словно приходит на смену *P. martia* (рис. 10, Г).

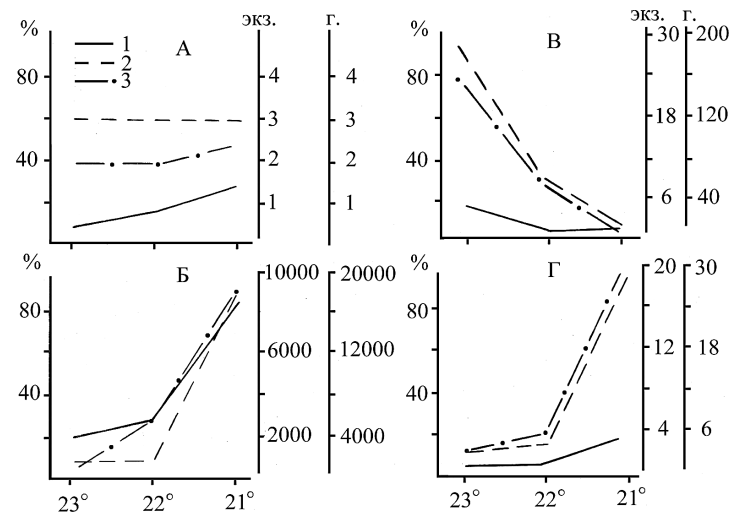


Рис. 10. Распределение некоторых видов креветок в прибрежных водах Западной Сахары (обозначения как на рис. 4): А — *Aegaeon cataphractus*; Б — *Plesionika heterocarpus*; В — *Plesionika martia*; Г — *P. carinata*

Подводя итоги вышесказанному, можно отметить следующее:

1. Апвеллинг в водах Западной Сахары имеет переходный характер, на севере приближаясь к «южномарокканской, а на юге — «тропической» форме апвеллинга.
2. ЧВ креветок в уловах уменьшается с юга на север в связи с изменениями особенностей гидрологии района. В результате этого на севере района образуется участок шельфа с обедненной фауной креветок, представляющий собой южную окраину зоны, простирающейся от Южного Марокко до Западной Сахары. Для этой зоны характерны постоянно пониженные температуры воды в результате летнего апвеллинга. Это приводит к возникновению на стыке субтропической и тропической климатических областей участка с бореальными условиями.
3. Исследуемый участок представляет собой «зону обеднения-перехода» — типичную для стыка двух зоогеографических областей. Она служит пограничной зоной (Буруковский, 1980, 1998) между Средиземноморско-Луситанской и Тропической Западноафриканской зоогеографическими областями.
4. Как и в районе Марокко, ЧВ креветок в уловах увеличивается с глубиной, достигая 100% на глубине 300 м.
5. Все население креветок в зависимости от их вертикального распределения делится на четыре таксоцено, каждый из которых в своем

вертикальном распределении ограничен градиентами, разделяющими между собой структурные зоны вод или слои между ними. Положение этих градиентов характерны для данного района.

#### 4. Распространение креветок в водах Мавритании

##### а) Общая характеристика района

Береговая линия Мавритании (около 700 км) начинается от мыса Рас-Нуадибу (южная оконечность — 21°30' с. ш.), где она образует выпячивание на восток в виде залива Леврие, а далее, южнее мыса Тимирис, вплоть до устья реки Сенегал (примерно 16° с. ш.), служащей границей между Мавританией и Сенегалом, тянется почти точно с севера на юг.

Мавританское побережье представляет собой низменную выровненную равнину, подстеленную древней кристаллической платформой, породы которой в некоторых местах выходят на поверхность, но в основном перекрыты палеозойскими песчаниками и кайнозойскими песками. Все оно представляет собой поверхностные скопления песков. Влияние океана на климат ограничено узкой прибрежной полосой. Рек с постоянным водоотокм нет (кроме пограничной реки Сенегал) (Горнунг, 1963). Это обуславливает особенности седиментогенеза на шельфе Мавритании и его кромке.

Литораль у мыса Тимирис, служащего южной границей залива Леврие, заболочена, с многочисленными островами и реликтовыми мангровыми зарослями *Avicennia africana*. Далее на юг она отделена от собственно прибрежной зоны словно кордонами дюн. Они изолируют приморскую гумидную часть с остатками древних лагун, сейчас — бассейнов испарения, называемых местным населением по-арабски «sebkhas» (Domain, 1985).

Шельф Мавритании по площади равен примерно 39 тыс. кв. км, из которых около 9 тыс. кв. км составляют вместе залив Леврие и отмель Арген (Domain, 1985). Ширина шельфа довольно изменчива. У мыса Рас-Нуадибу, на севере, она составляет около 40 миль. Южнее Рас-Нуадибу располагается отмель-залив Арген, целиком лежащий на шельфе. Его ширина здесь достигает 80 миль (Domain, 1985). Это обширное мелководье со средней глубиной 2,5 м, мозаика из песчаных и илистых отмелей, перемежаемых скалистыми выступами. Банка Арген образована конусом выноса терригенного материала палеореки (или нескольких палеорек), существовавшей здесь 6–8 тыс. лет назад в период атлантического климатического оптимума голоцена (Гущин,

2013). Она глубоко вдается в материк на северо-востоке, выступает довольно далеко в океан на западе и ограничена с моря, словно барьером, каменной грядой с глубинами 1,5–2,5 м (Лушин, 1972; Domain, 1985; Гущин, 2013).

Своеобразным «памятником» этим рекам может служить креветочное поле *F. notialis* у мыса Тимирис, уникальное тем, что это единственное поселение, которое обитает, хоть и в тропиках, но в условиях аридного климата, и не привязано к устью реки или солонатоводной лагуне (Буруковский, Буланенков, 1969). Здесь же существует изолированная популяция *Tilapia guineensis*, приспособившаяся жить в условиях очень высокой для этого вида солёности (Гущин, 2013).

К югу от отмели Арген до южных границ Мавритании ширина шельфа варьирует от 10 до 50 миль.

Внешняя кромка шельфа у Рас-Нуадибу располагается на глубине около 100 м, южнее, к середине мавританской излучины, она опускается до 150–200, и к устью Сенегала опять составляет 110 м (Лушин, 1972). На всем протяжении Мавритании она довольно неоднородна по ширине и форме. Особенно сильно это выражено на юго-западном траверсе отмели Арген между ее самым западным краем и мысом Тимирис. Здесь кромка шельфа сильно изрезана, образуя многочисленные «фестоны» около каньонов с перепадами глубин в их кутах от 70–80 до 200 м и более.

Материковый склон имеет слегка вогнутый профиль, в основном представляя собой обширную пологую равнину с уклоном 2–4°. Нарушают эту картину упомянутые выше каньоны. Они прослеживаются до глубин от 660 до 1600 м (Лушин с соавт., 1967; Лушин, 1972). Далее, вплоть до южной границы, лишь три довольно крупных каньона глубоко вдаются в кромку шельфа (18°40' с. ш., 18°05' с. ш. и 16°50' с. ш.: Domain, 1985). Они играют важную роль в формировании гидрологических ситуаций на шельфе, облегчая проникновение по ним на шельф холодных глубинных вод во время апвеллингов.

Воды Мавритании, относясь к северо-тропической географической зоне, по-прежнему, как и в субтропических районах, находятся в полосе аридного климата, с годовой суммой осадков 100–250 мм в год. Это определяет специфические особенности в различии выветривания пород суши, режима жидкого стока и сноса осадочного материала с водосбора каждой климатической зоны — аридный тип мобилизации и переноса обломочного материала и гумидный тип осадкообразования (Сенин, 1970, 1974). В этой зоне минимален речной сток — главный источник терригенного материала. В какой-то степени источником такого материала служит пограничная река Сенегал, выносящая, особенно во время зимних паводков в дождливый период (с июля по октябрь), тонкий осадочный материал в море. Там он отлагается, образуя или-



стые поля. На шельф эти материалы заносятся не севернее 16°30' с. ш. (Domain, 1985). В водах Мавритании основными источниками терригенного материала служат абразия берегов и эрозия дна в прибрежной части шельфа. Еще одним (специфическим) его поставщиком служит ветер. Эоловый вынос приобретает чуть ли не важнейшее значение в этом регионе между мысами Рас-Нуадибу и Кап-Вер, но, в основном, на его северо-востоке, где широко развита подвижность песков (Сенин, 1970). Здесь преобладают два типа ветров: морской и береговой пассаты. Первый, действующий главным образом севернее мыса Тимирис, порождается Азорским антициклоном и функционирует в течение всего года. Его влияние сказывается лишь на осадках литорали, формируя прибрежный «кордон» дюн (Domain, 1985). Второй, континентальный пассат, или харматтан, порождаемый зоной высокого давления над Магрибом зимой, или такой же над Средиземным морем — летом. Наиболее обычны харматтаны с октября по март. По нашим личным наблюдениям харматтан задувает примерно в 11 часов дня и заканчивается около 18–19 часов. Впечатляющ переход от песчаной пурги до внезапно открывшегося тропического звездного неба. И сравнение с пургой не случайно. На прибрежном увлажняемом песке образуются очень сходные ветровые заструги, а шоссе переметены песчаными сугробами, очень похожими на снежные. Мощност харматтанов удивительна. Домен (Domain, 1985) приводит следующие цифры. В марте 1974 г. за 6 часов количество материала, перенесенного харматтаном на участке протяженностью 100 км достигло 400 тыс. т. Известен случай переноса мелких частиц песка через Атлантический океан во Флориду.

Океанические факторы седиментогенеза в водах Мавритании развиты слабо. Приливы со средней амплитудой 1 м сколько-нибудь существенное влияние оказывают лишь в рамках отмели Арген. Прибрежные течения имеют ветровой характер и связаны с пассатами, оказывая воздействие лишь на литораль (Domain, 1985).

Доминирование ветровой эрозии и абразии берегов привело к тому, что преобладающие терригенные фации, питаемые ветровым переносом, представляют собой обширные поля песчаных грунтов, сложенных большей частью из крупных кварцевых песков. Они располагаются в основном южнее мыса Тимирис между литоралью и глубинами 50–70 м. С глубиной и с севера на юг размеры песчаных зерен в грунтах уменьшаются. Уменьшается в этом же направлении доля карбонатов в них.

Больших илистых полей на шельфе Мавритании нет, если не считать отмели Арген. Южнее илистые поля редки и невелики, в основном глубже 50 м к югу от Нуакшота, тяготея к районам, прилегающим к устью реки Сенегал.

Относительно богаты шельфовые грунты органогенными осадками (особенно между мысами Рас-Нуадибу и Тимирис) в виде ракуши. Это

связано с наличием на отмели Арген обширных колоний двустворчатого моллюска *Venus verrucosa* (устное сообщение А. В. Гущина). На материковом склоне встречаются понижения субстрата, заполненные иглами морских ежей и обломками мадрепоровых кораллов (Domain, 1985).

Характерны для мавританского шельфа скалистые участки, не прикрытые осадками (скалистые банки). Вокруг них образуются поля крупнозернистых и в меньшей степени среднезернистых песков (Domain, 1985).

К югу от отмели Арген, о скалистом барьере которой уже сообщалось выше, подобные банки тянутся на глубинах 45–50 м. Считают, что они возникли во время океанической регрессии Четвертичного периода (Domain, 1985).

Еще одна прерывистая гряда маленьких скалистых банок, постепенно увеличивающихся по протяженности к югу вплоть до 18° с. ш., тянется вдоль глубин 15–30 м. Считают, что эти банки, сложенные из песчаника, имеют прибрежное происхождение. Большая часть шельфа за пределами скалистых образований занята очень тонкими песками с примесью пелитов. Илистые пески встречаются за пределами песчаных банок, глубже 40 м и по краю шельфа. Они содержат до 30% карбонатов (Domain, 1985).

Песчаные илы наиболее широко представлены западнее отмели Арген на глубинах 30–60 м и на кромке шельфа (Domain, 1985).

Основной тип вод в районе Мавритании — поверхностная тропическая водная масса с температурой 16–28 °С и соленостью 35,6–36,1‰, с толщиной слоя до 150–200 м (Берников с соавт., 2002). Она фактически целиком заполняет шельф. За кромкой шельфа эта водная масса контактирует с Сахарской ветвью Канарского течения. Кроме этого, между Тимирисом и Нуакшотом периодически возникают прибрежные течения северного направления (Берников с соавт., 2002). Апвеллинг носит сезонный характер, усиливаясь в зимний период и ослабевая в летний (Domain, 1985). Но главная особенность гидрологии этого региона — его положение на севере тропической климатической зоны и влияние на него особенностей гидроклимата (Bergrit, 1973), присущего для нее. Более подробно это будет разбираться в следующем разделе, посвященном фауне креветок вод Центрально-тропической восточной Атлантики. Здесь же достаточно указать, что воды Мавритании находятся в так называемой переходной зоне, или «*zone d'alternance*», через которую дважды в год проходит фронтальная зона — северная граница гидроклиматического фронта. В зимний период северного полушария она отступает на юг, за пределы вод Мавритании, а летом опять пересекает их, теперь уже продвигаясь на север, к мысу Рас-Нуадибу. Это же и определяет особенности динамики апвеллинга.

Вертикальная структура вод (положение границ между структурными зонами) в водах Мавритании сохраняется такой же, как и к северу от Рас-Нуадибу (Степанов, 1974).

### б) Видовой состав

Регулярные исследования вод Мавритании, то есть северо-тропических вод Западной Африки, были начаты в рейсе судна «Thalassa» (Maugin, 1968), когда были обследованы районы шельфа, его кромки и самой верхней части материкового склона от Канарских островов и мыса Юби до мыса Кап-Вер (Зеленого). В этом огромном районе было сделано всего 103 траления в ноябре-декабре 1962 г. и марте-апреле 1968 г. на глубинах 22–600 м. Несмотря на это, были получены первые представления о видовом составе креветок, их распределении в зависимости от типов грунтов, выявлены участки с их повышенной концентрацией, а также установлены уловы за час траления. Словом, это было типичное промыслово-фаунистическое исследование.

Мегр (Maigre, 1976), обобщив сборы ракообразных, собранных на судах, которые вели исследования лангустов в этом регионе, привел список из 27 видов, обитающих здесь от уреза воды до 600 м.

Первые траловые съемки креветок этих вод выполнены в 1983 и 1984 гг. судами «Karl Wolf» и «Aisbar». Тралениями был охвачен район от 20°30' до 16°50' с. ш. по глубинам 20–700 м (Bast et al., 1984). В результате обнаружено 26 видов креветок (из числа определенных до вида, так как неизвестное количество видов в таблицах обозначалось просто «les crevettes divers», то есть «креветки различные»), дано самое общее представление об их вертикальном распределении, уловах и биомассе на уровне констатации фактов. Примерно в то же время Оверко с соавт. (Overko et al., 1986) была предпринята попытка обобщения результатов этих двух съемок по креветкам вод Мавритании, но она оказалась очень неудачной из-за допущенных авторами ошибок и невнимательной работы с литературными источниками (например, цитированной выше Bast et al., 1984, а также Буруковский, 1982). Поэтому мы не рекомендуем специалистам пользоваться данной работой.

На этом фоне материалы трех специальных траловых съемок креветок, проведенных на научно-исследовательских судах «Стрельня» и «Атлантида», обобщение которых содержит данный раздел, существенно отличаются и объемом материала, и охватом двух сезонов года. Съемки были проведены в районе от 20°32' до 16°06' с. ш. в осенне-зимний и летний периоды 1987 и 1988 гг. по глубинам от 18 до 857 м (см. табл. 2). Краткая характеристика результатов этих работ была нами опубликована ранее (Буруковский, Роменский, 1995).

В результате в водах Мавритании на глубинах 18–857 м было обнаружено 37 видов креветок, относящихся к 27 родам 11 семейств (см. табл. 8). В нашей работе по креветкам Мавритании (Буруковский, Роменский, 1995), кроме перечисленных в таблице, указано еще пять видов (прибрежные, и потому недоступные для тралений, *Palaemon elegans* Rathke 1837 и *P. serratus* (Pennant, 1777), эпибентосный вид кромки шельфа *Plesionika edwardsii* (Brandt, 1851), придонный *Parapandalus brevipes* (Crosnier et Forest, 1968), а также батипелагические *Acanthephyra acanthitelsonis* (Bate, 1888) и *A. kingsleyi* (Bate, 1888), которые были собраны во время других тралений, не вошедших в съемку и поэтому не учтенных нами при определении частоты встречаемости.

Суммируя все эти данные, получим, что в водах шельфа, кромки шельфа и верхней части материкового склона Мавритании обитает не менее 42 видов креветок.

### в) Общая характеристика распространения креветок

В зимний период 1987 года было выполнено 129 тралений, из них 75 с 20.11 по 09.12.1987 г. по глубинам 18–342 м, и 54 — с 23.01 по 11.02.1988 г. по глубинам с 26 до 850 м. Креветки были встречены в 96 ловах, то есть суммарная частота креветок на шельфе, его кромке и верхней части материкового склона составила 74,4%. Это заметно выше, чем (см. выше) в районе Марокко (59%), на северном участке Западной Сахары (50%), и меньше, чем к северу от Рас-Нуадибу (100%). В пределах вод Мавритании ЧВ креветок несколько возрастает с севера на юг — от 62,5 до 88,9% (рис. 11, А, 1). На участке между 17 и 18° с. ш. общая ЧВ креветок уменьшается из-за резкого ее падения на глубинах около 100 м и менее в местах скалистых выступов, которые упоминались выше. Общее количество видов креветок от участка к участку почти не меняется, варьируя от 18 до 20 видов. Это же характерно и для среднего количества видов, встреченных в одном улове (2,98–3,76, см. табл. 8, рис. 11, А, 2 и 3). С глубиной, напротив, ЧВ меняется очень резко. На шельфе она колеблется в очень широких пределах: от 54–64% на глубинах до 50 м, затем она резко падает до 26,6% на глубинах 90–120 м, и постепенно возрастает, достигая 100% на глубинах 300 м и более, как это уже наблюдалось в предыдущих районах.

Падение частоты встречаемости креветок в нижней части шельфа связано с особенностью распределения различных типов субстрата на этих глубинах. Участки, на которых не встречены креветки, не тянутся сплошь вдоль шельфа, а образуют большие или меньшие пятна. При сравнении локализации этих пятен с картой грунтов (Domain, 1985), оказывается, что эти участки приходятся на районы 26°33'–17°09',

Креветки прибрежных вод Мавритании  
(географическое распространение и частота встречаемости)

Виды	Районы, частота встречаемости, %				Средняя, %	Тип ареала
	20°32'–19° с. ш.	18°59'–18° с. ш.	17°59'–17° с. ш.	16°59'–16° с. ш.		
<i>Plesionika heterocarpus</i>	26,5	35,0	45,6	31,8	35,3	ВА
<i>Parapenaeus longirostris</i>	22,7	25,0	41,2	45,5	32,3	ВА
<i>Farfantepenaeus notialis</i>	33,7	33,3	11,8	11,4	22,3	АА
<i>Solenocera africana</i>	11,5	28,3	30,9	18,2	22,3	ЭЗА
<i>Acanthephyra pelagica</i>	27,1	13,3	22,1	20,4	21,8	ИВП
<i>Aristaeus varidens</i>	20,1	10,0	26,5	25,0	21,0	ЭЗА
<i>Plesionika carinata</i>	15,1	15,0	27,9	22,7	20,6	ЭЗА
<i>Glyphus marsupialis</i>	24,6	13,3	20,6	20,4	19,7	ИВП
<i>Nematocarcinus africanus</i>	13,8	6,7	22,1	22,7	16,4	ЭЗА
<i>Sicyonia galeata</i>	9,4	13,3	19,1	13,6	14,3	ЭЗА
<i>Hymenopenaeus chacei</i>	12,6	15,0	17,6	9,1	14,3	ЭЗА
<i>Melicertus kerathurus</i>	14,1	26,7	7,3	4,5	13,0	ВА
<i>Plesionika acanthonotus</i>	13,2	20,0	22,1	13,6	9,7	ИВП
<i>Systellaspis debilis</i>	8,7	8,3	14,7	2,3	9,7	ИВП
<i>Psathyrocaris fragilis</i>	4,4	10,0	7,3	13,6	8,4	ИВП
<i>Solenocera membranacea</i>	8,2	6,7	2,9	6,8	6,3	СЛ
<i>Plesionika martia</i>	1,9	5,0	7,3	11,4	5,9	ИВП
<i>Aristeomorpha foliacea</i>	14,4	1,7	2,9	—	5,9	ИВП
<i>Pasiphaea semispinosa</i>	1,2	5,0	8,8	4,5	5,0	ЭЗА
<i>Aegaeon lacazei</i>	5,1	3,3	4,4	2,3	3,8	ИВП
<i>Aegaeon cataphractus</i>	6,3	—	2,9	4,5	3,4	ИВП
<i>Pasiphaea multidentata</i>	10,0	—	—	—	3,4	ИВП
<i>Parapenaeopsis atlantica</i>	—	—	1,5	11,4	2,5	ИВП
<i>Heterocarpus ensifer</i>	2,7	—	4,4	—	2,5	ИВП
<i>Metapenaeopsis miersi</i>	6,9	—	—	—	2,1	ЭЗА
<i>Aristeopsis edwardsianus</i>	1,9	—	—	6,8	1,7	ИВП
<i>Parapandalus narval</i>	—	—	—	9,1	1,7	ИВП
<i>Heterocarpus laevigatus</i>	—	3,3	—	2,3	1,3	ИВП
<i>Pasiphaea ecarina</i>	2,5	—	—	—	0,8	ЭЗА
<i>Notostomus crosnieri</i>	2,5	—	—	—	0,8	ИВП
<i>Parapontophilus gracilis</i>	—	—	1,5	2,3	0,8	ИВП
<i>Metacrangon bellmarleyi</i>	—	—	1,5	—	0,8	ИВП
<i>Psathyrocaris infirma</i>	1,2	—	—	—	0,4	ИВП
Количество тралений	84	69	78	46	277	
Из них с креветками	66	60	66	43	235	
Количество видов	28	21	25	25	33	
Частота встречаемости	78,6	86,9	84,6	93,5	84,8	
Кол-во видов в одном улове	3,3	2,98	3,76	3,36	3,35	

Сравнительные характеристики фауны креветок прибрежных вод Мавритании и других западноафриканских регионов

Виды	Районы, частота встречаемости, %				Средняя, %	Тип ареала
	20°32'–19° с. ш.	18°59'–18° с. ш.	17°59'–17° с. ш.	16°59'–16° с. ш.		
$K_j^*$ с Марокко	27,3	17,3	24,5	22,2	27,6	
$K_j$ с Сев. Зап. Сахары	25,0	16,1	24,2	21,2	25,6	
$K_j$ с Ю. Зап. Сахары	52,9	51,7	69,0	77,8	74,1	
$K_j$ с Троп. В. Атлантикой						
$K_j$ с Анголой	40,0	26,7	27,1	32,6	40,0	

\* $K_j$  — коэффициент видового сходства по Жаккару.

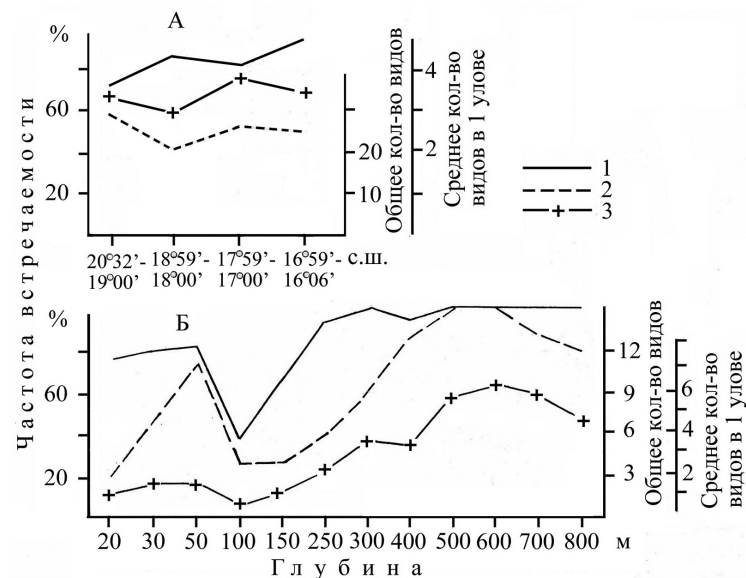


Рис. 11. Общая характеристика распространения креветок в водах Мавритании (между 20 и 16° с. ш.):

А — распространение с севера на юг; Б — батиметрическое распределение креветок:

1 — частота встречаемости; 2 — общее количество видов креветок; 3 — количество видов креветок, встреченных в одном улове

17°31'–17°56', 18°38'–18°33', 18°49'–19°05', 19°58'–20°05' с. ш. Все они характеризуются жесткими грунтами — каменистыми или крупно-песчаными.

Участок илисто-песчаных мелководий 20°32'–20°17' с. ш., где тоже не было креветок, по устному сообщению сборщиков материалов А. Барковского и Л. Л. Роменского, имел признаки заморных явлений. В уловах отсутствовали живые двусторчатые моллюски. Мертвые створки были окрашены в черный цвет с характерным неприятным запахом.

В летний период из 148 тралений креветки встретились в 142, что дает частоту встречаемости 95,9%. Однако такое возрастание частоты встречаемости креветок лишь отчасти представляет собой следствие сезонных изменений. Основной причиной этого оказалось предварительное планирование расположений мест тралений, в результате чего во время летней съемки, во избежание зацепов трала, были пропущены участки с жесткими грунтами, где креветки не встречались в зимний период. С другой стороны, общее количество видов креветок, встреченных в летнее время, оказалось больше (32 вида по сравнению с 28), а количество их в каждом из выделенных нами подрайонов колеблется в более широких пределах — от 20 до 29 видов. Изменения частоты встречаемости креветок с глубиной, а также изменения общего и среднего числа видов в одном улове вполне соответствует тому, что мы наблюдали в зимнее время, поэтому мы приводим здесь их суммарную характеристику (рис. 11, Б, 1).

15 видов креветок встречаются практически вдоль всего побережья Мавритании. Среди них по частоте встречаемости доминируют *Plesionika heterocarpus* (26,5 до 45,6, в среднем 35,3%) и *Parapenaeus longirostris* (от 22,7 до 45,5, в среднем 32,3%). Относительно низкая ЧВ этих наиболее обычных здесь видов и прерывистость в распределении прочих, свидетельствует о пятнистости их расселения. Это вполне объяснимо, так как соответствует мозаичности распределения мягких грунтов, предпочитаемых креветками.

### г) Зоогеографическая характеристика

Из выделенных нами выше типов ареалов креветок между 20°32' и 16°06' с. ш. были встречены креветки, характеризующиеся лишь четырьмя типами (рис. 12).

Это восточно-атлантические виды (ВЛ), обитающие в Средиземноморско-Лузитанской и Западноафриканской тропической зоогеографических областях (пять видов); эндемики Западноафриканской тропической зоогеографической области (ЭЗА — 10 видов); широко

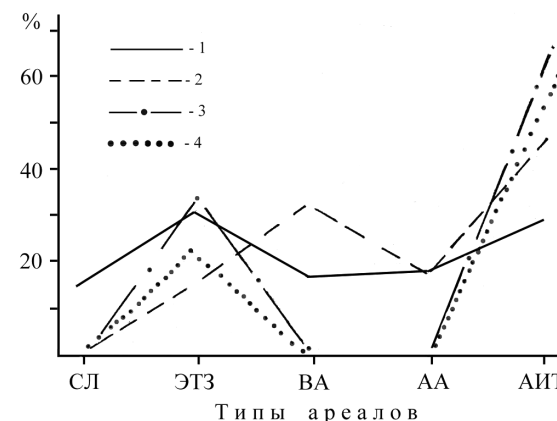


Рис. 12. Зоогеографическая структура таксоценов креветок вод Мавритании: 1 — таксоцен шельфа; 2 — таксоцен кромки шельфа; 3 — таксоцен верхней части склона; 4 — таксоцен нижней части склона

распространенные виды, встречающиеся кроме Атлантического, в Индо-Вестпацифике и (или) в восточной части Тихого океанов (ИВП — 23 вида). Кроме них, один вид (*Solenocera membranacea*) ранее считался эндемиком Средиземноморско-Лузитанской зоогеографической области (СЛ). Он встречался только во время летней съемки на глубинах меньших, чем это характерно для данного вида. К сожалению, определение производилась в море и верификация таксономического статуса не могла быть произведена, так как пробы с этими креветками не были доставлены в лабораторию. Данный казус, однако, не мешает прийти к выводу, что фауна креветок вод Мавритании относится к Западноафриканской тропической зоогеографических области.

Это подтверждается используемым для сравнения сходства между фаунами креветок коэффициентом видового сходства Жаккара (Розенберг, 2012) (табл. 8а). Между фауной креветок Мавритании и северного участка вод Западной Сахары, относящейся к Средиземноморско-Лузитанской зоогеографической области, величина этих коэффициентов относительно мала. От участка к участку Мавритании он колеблется от 16,1 до 25%, в сумме для всего района Мавритании составляя 25,6%.

Коэффициенты сходства с фауной южного участка вод Западной Сахары, имеющим черты сходства с Западноафриканской тропической зоогеографической областью, значительно выше: от 51,7 до 77,8%, в сумме — 74,1%.

На шельфе, хоть и по одному-два вида, представлено все четыре типа ареала. На кромке отсутствуют средиземноморско-лузитанские виды. На материковом склоне остаются представители лишь двух типов аре-

алов: эндемики Западноафриканской тропической зоогеографических области (около 30 %) и широко распространенные виды (ИВП) — около 70 %.

#### д) Батиметрическое распределение

Все население креветок вод Мавритании в зависимости от их вертикального распределения можно подразделить на несколько таксоценов (рис. 13), каждый из которых ограничен определенной глубиной зоной.

Первый таксоцен — шельфовый. К нему относятся виды *Farfantepenaeus notialis*, *Melicertus kerathurus*, *Holthuispenaeopsis atlantica*, *Metapenaeopsis miersi*, *Sicyonia galeata*. Руководящий вид — *F. notialis*. Все прочие виды очень сильно уступают ему по частоте встречаемости.

Второй таксоцен включает в себя *Plesionika heterocarpus*, *Parapenaeus longirostris* и *Solenocera africana*. Они обитают в основном на глубинах 100–400 м, а на глубинах 250–300 м (прежде всего первые два) встречаются совместно почти во всех уловах. Это таксоцен кромки шельфа.

К нему же отчасти относится *Plesionika acanthonotus*, однако этот вид и еще группа (*Pasiphaea semispinosa*, *Heterocarpus ensifer*, *Pl. martia*, *Aegaeon lacezei* (?)) а также, что особенно интересно, *Pl. carinata*, в основном попадают на глубинах 500–700 м, чаще всего в диапазоне 400–500 м. Сюда же надо отнести *Nematocarcinus africanus*. Он обычно не встречается на глубинах менее 500 (хотя известны его находки и с глубин около 300 м) и достигает 805 м. Но наиболее обычен он на глубинах 500–600 м (Буруковский, 2012; Буруковский, Роменский, 1976, 1995). Руководящие виды здесь *Pl. carinata* и *N. africanus*. Им сопутствует *Aristeomorpha foliacea*. Эту группировку можно считать уже таксоценом верхней части материкового склона. *Aristeus varidens*, *Glyphus marsupialis*, *Acanthephyra pelagica* и *Hymenopenaeus chacei*, время от времени встречающиеся вместе с предыдущими видами, члены того же таксоцена, но все же тяготеют к большим глубинам, чаще всего попадаясь в уловах на глубинах 600–800 м. Вместе с ними встречаются время от времени единичными экземплярами *Pasiphaea multidentata*, *Psathyrocaris infirma*, *Aristeopsis edwardsiana*, *Parapontophilus gracilis*, *Metacrangon bellmarleyi*, *Notostomus crosnieri*. Все они, по литературным данным, обитатели именно верхней части материкового склона, заходя отчасти и в его нижнюю часть (Crosnier, Forest, 1973).

Сюда же можно отнести *Acanthephyra acanthitelsonis*, *A. kingsleyi*, *Parapandalus brevipes* и *Stylopandalus richardi*. Это батипелагические виды, как первые три, и интерзональный (от мезо- до батипелагиали), как последний (Буруковский, 1978, 1982; Crosnier, Forest, 1973).

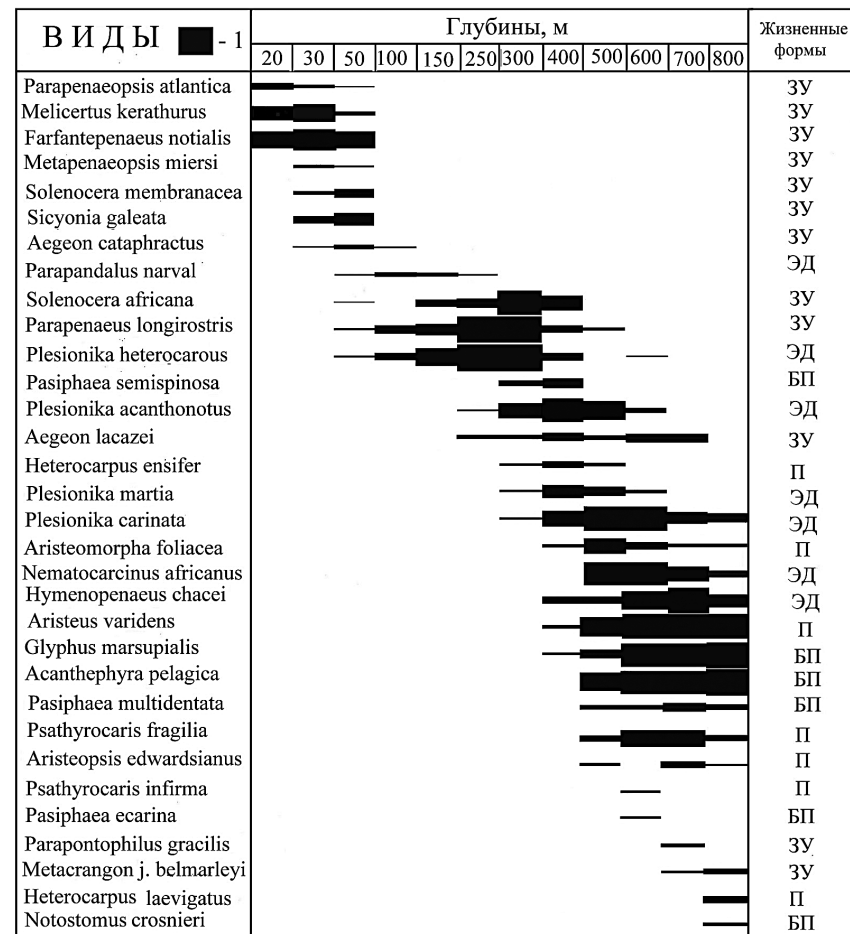


Рис. 13. Батиметрическое распределение (частота встречаемости, %) креветок в водах Мавритании: 1 — частота встречаемости 100 %

Из других особенностей батиметрического распределения креветок в водах Мавритании можно отметить следующие: 1) таксоцены креветок шельфа и его кромки довольно резко отделены друг от друга на глубине 50 м, тогда как в других районах западноафриканских вод они несколько налегают друг на друга, образуя отчетливо выраженный экотон; 2) и, напротив, таксоцен кромки шельфа сравнительно плавно переходит в таксоцен верхней части склона, тогда как в других районах эти батиметрические группировки отграничены более резко (Буруковский, 1978, 1980).

### е) Экологическая структура таксоценов

Экологическая структура таксоценов креветок вод Мавритании характеризуется следующим (рис. 14). На шельфе встречаются только зарывающиеся или живущие в укрытиях виды, на его кромке доля зарывающихся уменьшилась, зато появились эпибентосные донные виды. В верхней части склона полностью доминируют эпибентосные донные и придонные креветки, а глубже на первое место вышли батипелагические виды.

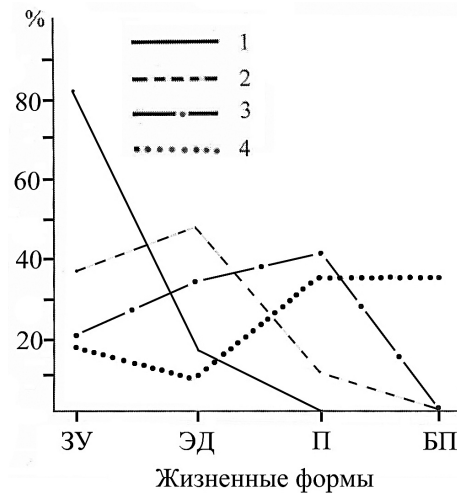


Рис. 14. Экологическая структура таксоценов креветок из вод Мавритании: 1 — таксоцен шельфа; 2 — таксоцен кромки шельфа; 3 — таксоцен верхней части склона; 4 — таксоцен нижней части склона

## 5. Креветки Центрально-Восточной Атлантики

### а) Общая характеристика региона

Регион, названный нами в данной работе Центрально-Восточной Атлантикой, простирается от 12° до 4° с. ш., охватывая акваторию, прилегающую к берегам Гвинеи-Бисау, Гвинеи-Конакри, Сьерра-Леоне и Либерии. Климатически он неоднороден, так как северная часть реги-

она находится в зоне пассатов, а Либерия — в собственно экваториальной зоне, где действуют тропические муссоны («Атлас океанов», 1977).

На севере он сложен палеозойскими складчатыми структурами, которым в районе Гвинеи-Бисау соответствует довольно сложный рельеф дна с большим разнообразием форм (Сенин, 1967). Южнее выделяются палеозойские моноклиналильные структуры. Они простираются до юга Сьерра-Леоне, где шельф достигает очень большой ширины — до 50–60 миль. Это затопленный пенеппен со следами недавнего опускания материка, прослеживающимся вплоть до острова Шербро (Сенин, 1967). Местами шельф расчленен пологими углублениями — продолжениями современных речных долин. Он очень пологий, с уклонами около 1° до глубин 100 м (Лушин с соавт., 1967). Между изобатами 100 и 200 м он становится несколько круче, затем крутизна возрастает, составляя 2–4° (Лушин с соавт., 1967; Сенин, 1967), а в некоторых местах и до 45° (Longhurst, 1958). Край шельфа довольно извилист (Longhurst, 1958).

Южные районы (Сьерра-Леоне и Либерия) сложены метаморфическими породами докембрийского фундамента (так называемый Либерийский щит) (Сенин, 1967). Здесь, сразу за банкой Сент-Анн, шельф сужается до 15 миль так сильно, что изобаты 20 и 200 м почти сливаются, свидетельствуя о резком увеличении крутизны дна. Далее на юг кромка шельфа и подножие склона тянутся почти параллельно береговой линии. Ширина материкового склона увеличивается вновь лишь в центральных районах Либерии, где имеются участки, доступные для тралений.

Несмотря на сильные колебания ширины шельфа, перелом его к материковому склону повсеместно наблюдается на глубинах 100–110 м (Сенин, 1967). Правда, Лонгхарст (Longhurst, 1958) указывает на то, что собственно материковый склон начинается с 200 м. Он, вероятно, не принимает во внимание существование такого важного элемента рельефа, как кромка шельфа.

Осадкообразование в этом регионе относится к экваториально-гумидному типу. В пределах регионов с таким типом седиментогенеза сгружается более трех четвертей твердого стока из бассейна Атлантического океана, что приводит к широкому распространению здесь тонких илистых отложений (Емельянов с соавт., 1975).

На севере, в районе Гвинеи-Бисау, две трети ширины шельфа заняты серией банок и песчаных отмелей, перемежающихся илистыми пятнами терригенного происхождения. Они сложены голубым мягким илом, богатым фораминиферами (Лонгхарст, 1958). Для верхней части шельфа Сьерра-Леоне тоже характерна пятнистость распределения различных типов осадков. Песчаные грунты с ракушкой сменяются скалистым дном, песчаными илами. К югу от устьевых участков имеются

илистые поля, которые образуются в результате взаимодействия стока рек, выносящих ил, мертвой зыби или прибоя, не дающих ему сразу осесть в устье реки, и течением, уносящим и переоткладывающим его. Нижняя часть шельфа здесь покрыта песчаными или ракушечно-песчаными грунтами с различным содержанием ила (Лонгхарст, 1958). Этот участок завершается естественной границей из отмели Сент-Анн северной острова Шербро. Она тянется поперек шельфа до самого его края и сложена грунтами терригенного происхождения (Лонгхарст, 1958).

К югу от этой отмели на сузившемся шельфе характер распределения осадков меняется. Мелководья выстелены терригенными илами на 100%. Чем глубже, тем меньше доля ила в осадках. На глубинах 72–180 м она составляет 35–50% (Лонгхарст, 1958). Здесь характерны бескарбонатные пески с малым содержанием раковинного материала и мало окатанными песчинками. На материковом склоне илистые грунты имеют терригенное происхождение в пределах всего этого района (Емельянов с соавт., 1975).

Особенности гидрологии района определяются прежде всего тем, что здесь проходит граница между Канарскими и Экваториальными поверхностными водами. Первые характеризуются зимними температурами 14–23° и соленостью 36,0–36,4‰, а вторые, соответственно, 24–29°С и 34,0–35,5‰ (Муромцев, 1963).

Район подвержен влиянию Экваториального противотечения и ветви Канарского течения вместе с компенсационным течением островов Зеленого Мыса. Дополнительный приток поверхностной воды происходит в отдельные сезоны за счет осадков, благодаря чему формируются «гвинейские теплые несоленные воды», берегового стока и приходящего из района Берега Слоновой Кости Либерийского прибрежного противотечения, движущегося к северу. В районе между Гвинеей-Конакри и Республикой Кот-Дивуар температура воды верхнего 50-метрового слоя варьирует от 27° до 18°, соленость от 30 до 35‰, глубже к 100 м уменьшаясь до 15°, сохраняя эту температуру почти до 200 м. Соленость в этом диапазоне глубин сохранялась почти постоянной (35–36‰) (Rossignol, Aboussouan, 1965; Le Leouff, 1993).

Эта сложная система во многом следствие сезонной динамики градиентной зоны, возникающей на месте стыка Канарской и Экваториальных вод. Исходя из особенностей ее сезонных перемещений, Берри первым (Berri, 1973) выделил у Западной Африки два типа зон, каждая из которых характеризуется своим гидроклиматом. В северной части региона это «зона чередования» (*zones d'alternance*), которая была упомянута в предыдущем разделе. Она как раз охватывает воды Мавритании, на севере достигая Рас-Нуадибу, а на юге выходя за ее пределы и в зимнее время достигая мыса Верга (Гвинея-Конакри) — как раз посередине

региона, названного нами Центрально-Восточной Атлантикой. Эти представления были использованы и развиты Ле Леуфф и Фон Козел (Le Leouff, Von Kosel, 1998) в их обзоре, посвященном западноафриканскому бентосу.

Отличие от Мавритании, для вод которой, по Берри (1973), характерен контрастный тип гидроклимата с сильной изменчивостью всех факторов среды в течение года (амплитуда изменений температуры, например, 12°, а солености — 5‰ на поверхности), для второй климатической зоны (*zones de permanence* — зоны постоянства), тип гидроклимата которой был назван единообразным (*uniform*), характерны всегда высокие температуры (амплитуда всего 4°), и существенная изменчивость солености из-за большого количества осадков в дождливый период.

Мы работали в этом районе в период с января (Либерия) по февраль-март (Сьерра-Леоне и Гвинея-Бисау), то есть когда фронтальная зона пересекает его на две части с контрастно различными условиями и наши материалы собраны как раз к северу и к югу от фронтальной зоны. В районе Сьерра Леоне температура воды на поверхности была 25°, а на 7° и 8° с. ш. наблюдались затоки холодных вод на глубинах от 200–300 до 100 м.

В районе Гвинеи-Бисау температура воды на поверхности значительно ниже, варьируя от 23° на юге района до 19,6° на северо-востоке. Там отчетливо вырисовывается заток холодной и соленой воды. Это, видимо, ветвь Канарского течения, которая зимой 1964 г., например, достигала даже района Конакри (Круглов, 1967). Температура 19,6° на поверхности воды в районе Гвинея-Бисау значительно ниже средне-многолетнего значения (22–23° — «Атлас океанов», 1977), и это никак не связано с апвеллингом, отсутствующим в это время года, так как ветры в период наблюдений дули с моря на берег.

Вероятно, это следствие наступившего в эти годы кратковременного похолодания в Северном полушарии, воздействие которого проявляется в смещении к югу Канарского течения (Клепиков, Дмитраш, 1981), аридизации климата Африки (Фэйрбрдж, 1968) и вместе с ними — смещение к югу границ ареалов многих видов рыб, в том числе таких массовых, как марокканская сардина (Barkova, Domanevsky, 1976).

В пределах района происходит перестройка вертикальной структуры вод. Нижняя граница поверхностной структурной зоны вблизи 10° с. ш. с 250 м подымается до 150 м, нижняя граница пограничного слоя между поверхностной и промежуточными зонами — с 500 до 250 м, а промежуточной — с 1700 до 1100 м (Степанов, 1974). Судя по рисункам (Степанов, 1974, стр. 47, рис. 10) перестройка происходит довольно плавно. Это служит причиной изменения границ батиметрического распределения видов кромки шельфа и верхней части материкового

склона. Пример — верхнесклоновый вид *Plesionika martia* и вид кромки шельфа *P. heterocarpus* (подробнее — ниже в соответствующем разделе).

Можно резюмировать, что, во-первых, для района характерны сложный рельеф дна (очень сильные изменения ширины шельфа, его изрезанность долинами палеорек, наличие недоступных для тралений участков материкового склона) и чередование больших площадей, занятых илами терригенного происхождения с полосами мало окатанных песков на глубинах 100–150 м (особенно у Либерии).

Во-вторых, в зависимости от гидрологических условий, район в зимнее время подразделен на два контрастно различных участка, температура поверхностных вод которых отличалась на 2–5° в результате затока с севера холодных Канарских вод. Сравнение данных зимы 1981 г. со среднемноголетними данными показывает смещение изотермы 20° на 300 миль южнее.

### б) Видовой состав

В течение долгого времени фауна креветок Центрально-Восточной Атлантики была исследована довольно слабо. Информация о ней была ограничена сведениями об отдельных находках (Balss, 1916; Holthuis, 1952; Буруковский, 1970б), списком из 37 видов креветок, обнаруженных при изучении бентоса Сьерра Леоне (Longhurst, 1968) и семи видами сублиторали Гвинеи-Конакри, упомянутых в работах П. В. Ушакова (Ушаков, 1965; Uschakov, 1970).

Нами (Буруковский, 1988) в этом районе был встречен 51 вид креветок, относящихся к 29 родам 12 семейств. Затем почти четверть века не появлялись работы, специально посвященные креветкам этого региона (не считая публикаций промыслово-биологического характера). Например, в статье Ле Леуффа (Le Leouff, 1993), описывающей бентосные сообщества Гвинеи-Конакри, упомянуты лишь три вида, часто встречающиеся на мелководье и служащие объектами промышленного (первый вид) или кустарного рыболовства (*Farfantepenaeus notialis*, *Holthuispenaeopsis atlantica*, *Nematopalaemon hastatus*). Литература, содержащая информацию по первому виду, обширна (см. выше).

*N. hastatus* встречается в западноафриканских водах от Сенегала до Анголы на глубинах от 1 до 50 м, но, как правило, не глубже 20 м. Он предпочитает песчаные и песчано-илистые грунты. Размеры тела не превышают 7 см, но наиболее часто составляют около 2 см. Биология изучена очень плохо. По типу питания — хищник, питающийся копеподами и мизидами, способен к некрофагии. Как правило, немногочисленен, но в дождливый период способен образовывать на мелководьях очень плотные скопления, облавливаемые местным населением ручными ору-

диями лова. Местные жители сушат креветку на солнце и используют в качестве приправы (Holthuis, 1952, 1980; Longhurst, 1965; Monod, 1966; Lefevre, 1970; Буруковский, 2009).

*H. atlantica* обитает в западноафриканских водах от Сенегала до Конго на глубинах от 1 до 60 м, но наиболее обычен в диапазоне глубин 10–40 м. Предпочитает илисто-песчаные или илистые грунты. Жизнь *H. atlantica* проходит в основном в море, а также у входов в эстуарии и лагуны. Креветка предпочитает температуру в придонных слоях воды от 16 до 29,5 °С и соленость 32–36,5‰. Ее размеры не превышают 11 см, но чаще всего в уловах встречаются особи длиной 4–8 см (более 80%) (Crosnier, 1967).

В следующих двух работах Ле Леуффа, выполненных им в соавторстве с другими исследователями, креветки тоже не служат основной целью в исследованиях. Это описание бентоса и разных аспектов его связи с динамикой гидроклимата конкретных регионов. Поэтому не случайно, что в первой из них (Le Leouff, Inte's, 1999), посвященной описанию бентоса Кот-Дивуар, указаны (с использованием устаревших представлений об их таксономическом статусе, уточненном нами в данной книге) лишь шесть мелководных видов (*Metapenaeopsis miersi*, *Sicyonia galeata*, *Parapandulus longicauda*, *Alpheus intrinsecus*, *Exhippolysmata hastatoides*, *Nematopalaemon hastatus*, *Aegaeon cataphractus*).

Существенно отличается по своей информативности коллективная работа (Muñoz et al., 2012), посвященная распространению, обилию и скоплениям десятиногих раков в водах Гвинея Биссау (12–10° с. ш.), то есть северной части региона, названного нами Центрально-Восточной Атлантикой. Здесь на глубинах 20–1000 м авторами был собран обширный материал по десятиногим ракам, в том числе и по креветкам. В статье представлен список из 50 таксонов. 41 из них определен до вида и из них 33 присутствуют в наших материалах. Из семейства Crangonidae до вида определен лишь *Metacrangon bellmarleyi* и до рода — *Pontophilus* sp. (возможно, *Parapontophilus gracilis*?). Прочие виды объединены под названием «Crangonidae indet.». Только до рода — два представителя из семейства Alpheidae, из Penaeidae — *Penaeopsis* sp. (единственная находка на глубине 551–752 м), однако единственный вид этого рода амфиатлантический *P. serrata* в Восточной Атлантике распространен в районе между южной Португалией и Мавританией (см. выше) (Lagardère, 1971; Crosnier, Forest, 1973; Perez Farfante, Kensley, 1997). Семейство *Sicyonidae* представлено двумя видами, один из которых определен лишь до рода (*Sicyonia galeata*?), а второй — *Sicyonia laevigata* — амфиамериканский вид, не встречающийся в Восточной Атлантике (Perez Farfante, Kensley, 1997). Обработав лично материалы многих сотен тралений с кромки шельфа и верхней части материкового склона западноафриканских тропических вод (в том числе и из вод



Гвинеи Бисау), мы не встретили ни одного другого вида из семейства Nematocarcinidae, кроме *Nematocarcinus africanus* на глубинах 290–809 м (диапазон глубин обитания данного вида: Буруковский, 2012). Поэтому нам кажется сомнительным появление неизвестного вида (в списке Muñoz et al., 2012 — *Nematocarcinus* sp.) на глубине 551 м, соответствующей глубине образования наиболее плотных скоплений *N. africanus* (Буруковский, 2012). Более чем сомнительными и, во всяком случае, ничем не подтверждаемыми авторами, кажутся находки двух видов креветок из семейства Acanthephyridae: на глубине 149 м единственного экземпляра мезопелагической креветки *Acanthephyra acutifrons* (тем более, что траления велись в дневное время — Muñoz et al., 2012), и тоже единственная находка батипелагической бореальной *A. purpurea*, которая не заходит южнее северно-тропических вод (Буруковский, 1998). Сама возможность появления этого вида в водах Гвинеи-Бисау не исключена, как и *A. pelagica*, *Pasiphaea tarda* и *P. multidentata*, которые мы находили в водах Гвинеи-Бисау (см. ниже обсуждение этого феномена, а также Буруковский, 1989). Но в октябре-ноябре, когда были пойманы эти виды, гидроклиматический фронт еще не должен был достигнуть своего южного положения (Le Leouff, Von Kosel, 1998), как в нашем случае. Поэтому хотелось бы иметь подтверждение их встречи в октябре-ноябре 2008 г., взрослые ли это особи, или неполовозрелая молодь.

Требуется специальное обоснование и находка довольно большого количества средиземноморско-лузитанских креветок *Pasiphaea sivado*, не встречающихся южнее банки Арген (20° с. ш.) (Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, Роменский, 1995) и единственного экземпляра массового над кромкой шельфа эндемика Западноафриканской тропической зоогеографической области *P. semispinosa* (Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 2000, 2011).

Интересно также отметить, что в списке видов анализируемой работы полностью отсутствуют представители семейства *Processidae*.

Оставшиеся, так сказать, в «сухом остатке» *Hymenopenaeus laevis*, *Systellaspis debilis*, *Heterocarpus laevigatus* и *Plesionika holthuisi*, которые не встретились нам во время сборов наших материалов в этом регионе в 1980–81 гг., вполне реально могут здесь встречаться на указанных авторами глубинах. Это позволяет предполагать реальное обитание здесь на глубинах 20–1000 м 55 видов креветок. Но в дальнейшем анализе мы будем использовать только данные, полученные собственноручно.

Общая ЧВ креветок в регионе составила 70%, от места к месту меняясь от 50 до 82,6% (рис. 15). Изменения частоты встречаемости креветок от участка к участку довольно беспорядочны. Это можно объяснить мозаичным распределением различных биотопов (грунтов), так характерных для региона в целом. Но в какой-то степени это должно быть следствием недоступности для тралений некоторых участков дна. Это

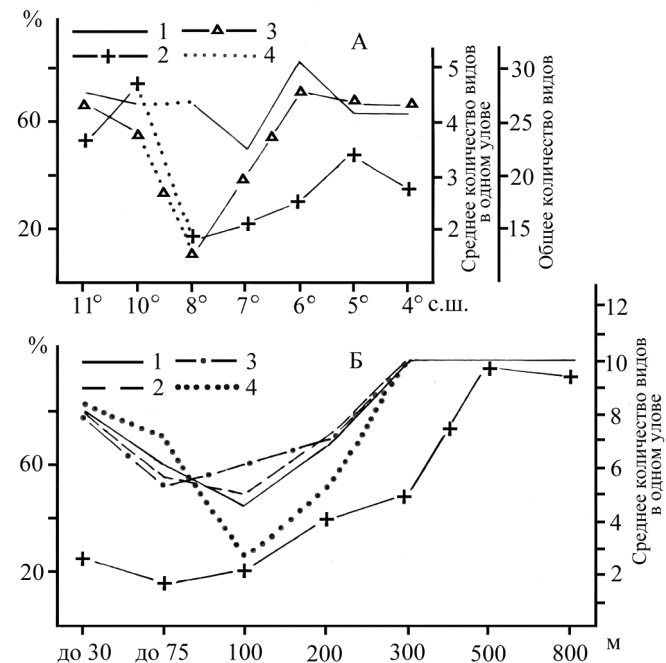


Рис. 15. Общая характеристика распределения креветок в водах Центрально-Восточной Атлантики:

А — с севера на юг: 1 — частота встречаемости креветок, %; 2 — среднее количество видов на один улов; 3 — всего встречено видов; 4 — экстраполяция от 10° к 8° с. ш.; Б — в зависимости от глубины: 1 — общая частота встречаемости креветок; 2 — то же в водах Гвинеи-Бисау; 3 — то же Сьерра-Леоне; 4 — то же Либерия

проявляется особенно заметно в изменении количества видов — как общего, так и в среднем на один улов. На севере Сьерра Леоне (7–8° с. ш.), где глубже 150–200 м нет вообще участков, доступных для тралений, резко падает количество видов креветок в уловах (рис. 15, А). Именно это нарушило уже отмеченную выше закономерность: среднее количество видов креветок в улове с глубиной увеличивается.

С глубиной ЧВ креветок в уловах в каждом из трех субрегионах меняется сходно. В верхней части шельфа ЧВ креветок около 80% во всех трех районах, уменьшаясь к 75 м почти до 50% в двух северных, оставаясь в южном на уровне 70% (рис. 15, Б).

На глубине 100 м в северных районах ЧВ меняется незначительно, тогда как в водах Либерии она падает до 27,4%. Далее с глубиной ЧВ креветок начинает возрастать, достигая, как и в других районах, 100% на глубине 300 м. Как и следовало ожидать, снижение частоты встречае-

мости приходится на глубины, занятые песчаными грунтами. Особенно хорошо это видно на примере такого зарывающегося в субстрат вида, как *Parapenaeus longirostris* (рис. 16).

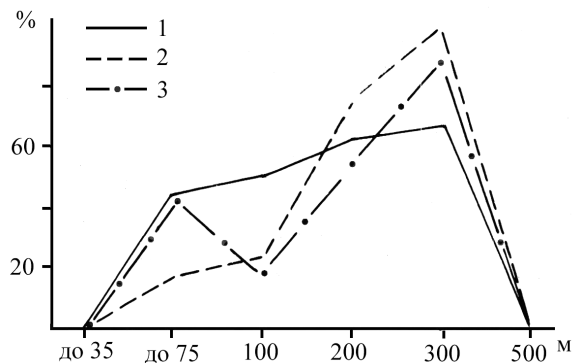


Рис. 16. Частота встречаемости (%) *Parapenaeus longirostris* в различных районах Центрально-Восточной Атлантики:  
1 — Воды Гвинеи-Бисау; 2 — Сьерра-Леоне; 3 — Либерии

В северном субрегионе, где перемежаются пятна песчаных и илистых грунтов, ЧВ вида равномерно повышается с увеличением глубины тралений, но не превышает 70 % на глубине 300 м. У Сьерра-Леоне с его мозаикой песчаных, каменистых и илистых грунтов на малых глубинах *P. longirostris* редко встречается в верхней части шельфа, но частота его встречаемости быстро возрастает с глубиной и достигает 100 % на глубине 300 м. В районе Либерии на мелководье, сложенном илистыми грунтами, этот вид довольно обычен, но к глубине 100 м, где тянутся полосы бескарбонатных песков, частота его встречаемости резко падает, затем, возрастая с глубиной, как у Сьерра-Леоне. ЧВ *P. longirostris* на мелководье (глубины до 75 м) сходна у Гвинеи-Бисау и Либерии с их илистыми грунтами, а на глубинах от 100 м и глубже — большое сходство между Либерией и Сьерра-Леоне (рис. 16). Кроме того, для глубин 100 м в районе Либерии вообще характерна низкая биологическая продуктивность: очень бедный бентос и уловы рыбы, не превышающие 100 кг на полчаса траления.

На общем фаунистическом облике креветочного населения Центрально-Восточной Атлантики наложила свой отпечаток упомянутая выше мозаичность распределения креветок вообще и отдельных видов в частности, так как эта мозаичность присуща и распределению их оптимальных условий обитания. Так, для *Parapenaeus longirostris* вырисовываются два пятна с их повышенной частотой встречаемости. Одно —

с центром на 11° с. ш., а второе — на 6° с. ш. *Farfantepenaeus notialis* имеет максимум частоты встречаемости в районе 7–8° с. ш. Особенно хорошо это выражено в распространении *Metapenaeopsis miersi*. Имеется участок на 8° с. ш., где он встречается с частотой 76,9 %. За его пределами он изредка попадает севернее и исчезает южнее (табл. 9 и 10).

Особого внимания заслуживают три вида (*Acanthephyra pelagica*, *Pasiphaea multidentata*, *Pasiphaea tarda*), центр распространения которых — бореальная зона, где они достигают ее северных пределов (Crosnier, Forest, 1973; Burukovsky, 1996; Буруковский, Андреева, 2010). В нашем районе они были встречены лишь на самом северном участке, севернее фронтальной зоны. Там, где наблюдались минимальные температуры воды (работы велись во второй половине января — первой половине марта). Ранее эти виды не были известны южнее Западной Сахары (Буруковский, 1976, 1989; Кронье Форэ, 1973). В том районе мы находили повсеместно крупных яйценосных самок (Буруковский, 1982а) обоих видов пасифей, а в феврале-марте 1981 г. в районе Гвинеи-Бисау — лишь их неполовозрелую молодежь.

#### в) Зоогеографическая характеристика

Фауна креветок региона представлена 16-ю видами — эндемиками Западноафриканской тропической зоогеографической области (32 %), 6 восточно-атлантическими видами (12 %), 5 амфиатлантическими (5 %) и 23 — широко распространенными видами (46 %). Следовательно, фауна Центрально-Восточной Атлантики должна быть отнесена к Западноафриканской тропической зоогеографической области.

#### г) Батиметрическое распределение

Все население креветок Восточно-Центральной Атлантики в зависимости от глубины обитания может быть подразделено на три таксоцена (рис. 17).

Первый — таксоцен шельфа. В него входит 11 видов, обитающих, в основном, на глубинах менее 75 м и не глубже 100 м. Руководящими видами в нем можно считать *F. notialis* и *H. atlantica*. Им сопутствуют три вида: *M. kerathurus*, *S. galeata* и *M. miersi*. Остальные, сильно уступающие им по частоте встречаемости, не столько редкие, сколько трудно улавливаемые тралом «Хек-4М» виды, несмотря на мелкочейную вставку в кутце. Это обнаруживается при исследовании состава пищи целого ряда донных рыб, у которых в желудках эти, вроде бы редкие, виды, встречаются чаще руководящих (Буруковский, 2009). Второй — таксо-

Таблица 9

## Частота встречаемости креветок в водах Центрально-Восточной Атлантики

Виды	Участки, ° с. ш.							Тип ареала
	11°	10°	8°	7°	6°	5°	4°	
<i>Acanthephyra pelagica</i>	3,7	12,5	—	—	—	—	—	АИТ
<i>Pasiphaea tarda</i>	—	4,2	—	—	—	—	—	АИТ
<i>Pasiphaea multidentata</i>	2,7	12,5	—	—	—	—	—	АИТ
<i>Philocheras bidens</i>	3,7	—	—	5,0	—	—	—	ЭТЗ
<i>Melicertus kerathurus</i>	11,5	—	15,4	5,0	—	—	—	ВА
<i>Philocheras sculptus</i>	—	—	15,4	—	—	—	—	АИТ
<i>Parapenaeopsis atlantica</i>	11,5	—	—	15,0	17,9	3,7	—	АИТ
<i>Sicyonia galeata</i>	7,4	—	23,0	5,0	3,6	7,4	—	ЭТЗ
<i>Processa parva</i>	—	—	23,0	—	—	—	—	ВА
<i>Alpheus talismani</i>	—	—	—	10,0	3,6	—	—	ЭТЗ
<i>Farfantepenaeus notialis</i>	18,5	—	38,5	25,0	17,9	3,7	7,4	АА
<i>Metapenaeopsis miersi</i>	3,7	—	76,9	—	—	—	—	ЭТЗ
<i>Aegaeon cataphractus</i>	—	—	15,4	5,0	3,6	—	—	АИТ
<i>Processa macrophthalma</i>	—	—	23,0	5,0	—	—	—	ВА
<i>Parapandalus longicauda</i>	11,5	—	15,4	25,0	10,7	7,4	7,4	АА
<i>Alpheus macrocheles</i>	—	—	—	5,0	—	—	—	ЭТЗ
<i>Philocheras prionolepis</i>	—	—	—	—	3,6	—	7,4	ЭТЗ
<i>Parapandalus brevipes</i>	7,4	4,2	—	—	7,1	—	14,6	ЭТЗ
<i>Solenocera africana</i>	25,9	8,3	15,4	35,0	25,0	11,5	40,7	ЭТЗ
<i>Parapenaeus longirostris</i>	37,0	12,5	7,7	25,0	39,3	22,3	—	ВА
<i>Plesionika edwardsii</i>	11,5	—	7,7	10,0	—	—	—	АИТ
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	—	—	—	10,0	3,6	3,7	—	АИТ
<i>Heterocarpus ensifer</i>	11,5	12,5	7,7	15,0	17,9	11,5	18,5	АИТ
<i>Plesionika heterocarpus</i>	14,8	8,3	—	10,0	3,6	3,7	11,5	ВА
<i>Plesionika ensis</i>	3,7	8,3	—	10,0	10,7	11,5	11,5	АИТ
<i>Pasiphaea semispinosa</i>	7,4	4,7	—	5,0	3,6	—	7,4	ЭТЗ
<i>Plesionika williamsi</i>	3,7	8,3	—	—	3,6	3,7	—	АИТ
<i>Plesionika acanthonotus</i>	3,7	—	—	—	—	—	—	АИТ
<i>Plesionika martia</i>	7,4	4,2	—	—	—	—	—	АИТ
<i>Aristeomorpha foliacea</i>	—	—	—	—	3,6	—	—	АИТ
<i>Plesionika giglioli</i>	—	—	—	—	3,6	—	—	АА
<i>Aristeus antennatus</i>	3,7	8,3	—	5,0	7,1	7,4	11,5	АИТ
<i>Pasiphaea cf. affinis</i>	—	—	—	—	3,6	—	—	?
<i>Nematocarcinus africanus</i>	7,4	12,5	—	—	10,7	14,8	14,8	ЭТЗ
<i>Aristeus varidens</i>	3,7	12,5	—	—	3,6	7,4	7,4	ЭТЗ
<i>Aristeopsis edwardsianus</i>	—	4,2	—	—	3,6	11,5	11,5	АИТ
<i>Glyphus marsupialis</i>	—	4,2	—	—	3,6	7,4	3,7	АИТ
<i>Psathyrocaris infirma</i>	7,4	12,5	—	—	3,6	14,8	11,5	АИТ
<i>Plesionika carinata</i>	7,4	12,5	—	—	3,6	11,5	7,4	ЭТЗ
<i>Acanthephyra acanthitelsonis</i>	—	4,2	—	—	3,6	11,5	7,4	АА
<i>Heterocarpus grimaldii</i>	—	4,2	—	—	3,6	14,8	7,4	ВА
<i>Benthesicymus bartletti</i>	—	—	—	—	—	7,4	3,7	АА
<i>Acanthephyra kingsleyi</i>	—	4,2	—	—	—	7,4	7,4	ЭТЗ
<i>Acanthephyra eximia</i>	—	—	—	—	—	7,4	—	АИТ
<i>Hymenopenaeus chacei</i>	—	12,5	—	—	—	3,7	7,4	ЭТЗ
<i>Funchalia danae</i>	—	—	—	—	—	—	7,4	АИТ
<i>Plesionika rossignoli</i>	—	—	—	—	—	—	3,7	ЭТЗ
<i>Notostomus crosnieri</i>	—	—	—	—	—	—	3,7	ЭТЗ
<i>Ephyrina ombango</i>	—	—	—	—	—	—	3,7	АИТ
<i>Parapontophilus gracilis</i>	—	—	—	—	—	3,7	—	АИТ
<i>Metacrangon bellmarleyi</i>	—	—	—	—	—	3,7	3,7	АИТ

Таблица 10

## Общая характеристика распространения креветок в Восточно-Центральной Атлантике

Общие параметры распределения креветок	Участки, ° с. ш.						
	11°	10°	8°	7°	6°	5°	4°
Всего тралений	24	12	19	30	23	22	28
Из них с креветками	17	8	13	15	19	14	18
Частота встречаемости, %	70,8	66,7	68,4	50,0	82,6	63,6	64,3
Всего встречено видов креветок	27	24	13	20	28	27	27
Среднее кол-во видов креветок в 1 улове	4,6	5,7	2,8	3,1	3,5	4,4	3,8
Коэффициент сходства с Марокко	19,6	21,1	?	?	23,6	26,4	19,6
Коэффициент сходства с Сев. Сахарой	20,0	31,1	?	?	22,8	20,0	23,5
Коэффициент сходства с Ю. Сахарой	42,8	43,7	?	?	27,5	35,1	35,1
Коэффициент сходства с Анголой	35,4	46,3	?	?	44,4	54,8	64,1

цен кромки шельфа (15 видов). Его представители, в основном, обитают на глубинах 100–300 м. Лишь часть их (3 вида) выходят за пределы этих глубин, но чаще всего они встречаются именно на кромке шельфа. Руководящими здесь могут считаться *Parapenaeus longirostris* и *Plesionika ensis*. Их ЧВ на этих глубинах максимальна. К второстепенным можно отнести *Solenocera africana* и *Heterocarpus ensifer*. Им сопутствует целая группа видов, ЧВ которых в уловах не превышает 50 %.

Третий таксоцен обитает на верхней части материкового склона (16 видов). Это, в основном, креветки, встречающиеся на глубинах 500 м и глубже. Доминируют здесь *Nematocarcinus africanus*, *Plesionika carinata*, *Psathyrocaris infirma*, и, с оговорками, *Acanthephyra acanthitelsonis*, максимальная ЧВ которой приходится на глубины большие, чем у трех предыдущих видов. Им сопутствуют 4 вида, ЧВ которых лишь немногим уступает перечисленным выше (*Aristeus antennatus*, *A. varidens*, *Heterocarpus grimaldii*, *Acanthephyra kingsleyi*).

Шесть видов было встречено лишь на глубинах около 800 м. Мы полагаем, что это представители таксоцена нижней части склона. Отсутствие тралений на больших глубинах не позволяет нам уверенно сделать вывод об этом.

В и д ы	Стандартные глубины, м							Жизн. форма
	до 30	до 75	100	200	300	500	800	
Philocheras bidens								ЗУ
Philochers sculptus								ЗУ
Processa parva								ЗУ
Alphaeus talismani								ЗУ
Melicertus kerathurus								ЗУ
Parapenaeopsis atlantica								ЗУ
Sicyonia galeata								ЗУ
Metapenaeopsis miersi								ЗУ
Farfantepenaeus notialis								ЗУ
Aegeon cataphractus								ЗУ
Processa macrophthalma								ЗУ
Alpheus macrocheles								ЗУ
Parapandalus longicauda								ЗУ
Plesionika edwardsii								ЭД
Philocheras prionolepis								ЗУ
Plesionika heterocarpus								ЭД
Chlorotocus crassicornis								ЭД
Parapenaeus longirostris								ЗУ
Solenocera africana								ЗУ
Heterocarpus ensifer								П
Pasiphaea semispinosa								БП
Plesionika martia								ЭД
Plesionika ensis								ЭД
Parapandalus brevipes								П
Plesionika acanthonotus								ЭД
Aristeomorpha foliacea								П
Plesionika gigliolii								ЭД
Plesionika williamsi								ЭД
Aristeus antennatus								П
Nematocarcinus africanus								ЭД
Psathyrocaris infirma								ЭД
Plesionika carinata								ЭД
Aristeopsis edwardsianus								П
Acantheephyra pelagica								БП
Pasiphaea multidentata								БП
Aristeus varidens								П
Glyphus marsupialis								БП
Acantheephyra acanthitelsonis								БП
Heterocarpus grimaldii								БП
Benthescymus bartletti								ЭД
Acantheephyra kingsleyi								П
Acantheephyra eximia								БП
Hymenopenaeus chacei								БП
Funchalia danae								ЭД
Plesionika rossignoli								пел. ЭД
Pasiphaea tarda								БП
Notostomus crosnieri								БП
Ephyrina ombangoi								БП
Metacrangon bellmarleyi								ЗУ
Parapontophilus gracilis								ЗУ
Всего тралений	30	49	30	21	14	8	5	
Из них с креветками	24	30	14	14	14	8	5	
Частота встречаемости	80,0	61,2	46,6	66,6	100	100	100	
Среднее количество видов на улов	2,6	1,7	2,1	4,0	4,9	9,7	9,4	■ - 100%
Всего видов на данной глубине	12	14	10	11(16)	15(16)	20	21	

Рис. 17. Батиметрическое распределение креветок Центрально-Восточной Атлантики: 1 — частота встречаемости, равная 100 %

Среди 11 видов шельфового таксоценов (рис. 18) 5 видов (45,5 %) — эндемики тропической Западноафриканской зоогеографической области. На кромке шельфа их число падает до 3 (20 %), достигая 6 (26,1 %) на склоне. Доля восточноатлантических видов с глубиной уменьшается от 18,1 до 8,6 %, а изменение доли амфиатлантических видов с глубиной не имеет определенной тенденции, хотя на склоне их 3 вида, а на шельфе и его кромке — по одному.

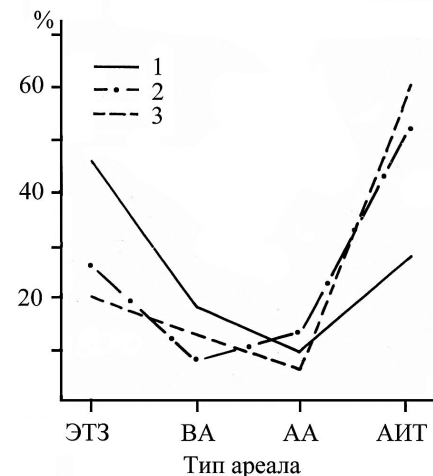


Рис. 18. Зоогеографическая структура таксоценов креветок вод Центрально-Восточной Атлантики: 1 — таксоцен шельфа; 2 — таксоцен кромки шельфа; 3 — таксоцен верхней части склона

Число широко распространенных видов от шельфа к склону возрастает в 4 раза (от 3 на шельфе до 12 — на склоне), а их доля в таксоценов — от 27,3 % до 60 % — на его кромке и 52 % — на склоне.

Следовательно, хотя и с некоторыми отклонениями, с глубиной в таксоценов уменьшается доля эндемиков и возрастает доля широко распространенных видов. На кромке шельфа их доля меньше, чем на шельфе и на склоне.

#### д) Экологическая структура таксоценов

Экологическая структура таксоценов (соотношение жизненных форм) тоже меняется с глубиной. На шельфе из 18 встреченных там видов креветок 15 относились к зарывающимся или живущим в укрытиях (83,3 % — рис. 19). Остальные (16,7 %) пришлись на долю эпибентосных донных видов. На кромке шельфа среди 15 видов полностью преоблада-

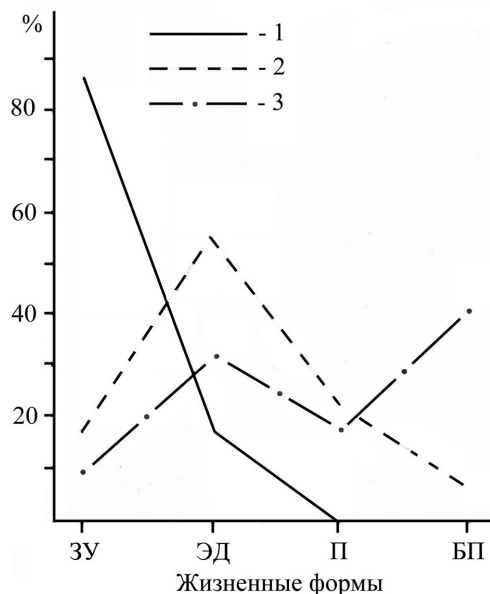


Рис. 19. Экологическая структура таксоценов креветок из вод Центрально-Восточной Атлантики:  
1 — таксоцен шельфа; 2 — таксоцен кромки шельфа;  
3 — таксоцен верхней части склона

ли эпибентосные донные (55,5%), появились придонные виды (22,2%) и один пелагический вид (5,6% — *Pasiphaea semispinosa*, обитающая над глубинами 300–1100 м: Буруковский, 1986, 2000). На склоне доля зарывающихся и живущих в укрытиях в таксоцене по сравнению с шельфом уменьшается в 9 раз (до 9,1%), несколько уменьшается доля эпибентосных донных (31,8%), доля придонных остается примерно той же (18,2%), и резко возрастает доля доминирующих батипелагических видов (40,9%).

Итак, для региона, охватывающего акватории от Гвинеи-Бисау до юга Либерии и заселенного фауной эндемиков тропической Западноафриканской зоогеографической области, характерны следующие особенности:

1. Он лежит вблизи южных пределов фронтальной гидроклиматической зоны. Благодаря этому, а также благодаря смещению на юг Канарского течения в результате похолодания (межгодовая флюктуация положения фронтальной зоны) в водах северной части региона периодически появляются виды, обычные для вод умеренного климата.

2. ЧВ креветок на шельфе и его кромке связана с характером субстрата. Она возрастает на илистых и уменьшается в районах песчаных

и других жестких грунтов. С глубины 300 м ЧВ креветок достигает 100%. Значит, мозаичность распределения креветок исчезает.

3. Все креветочное население в зависимости от его вертикального распределения делится в пределах шельфа, его кромки и верхней части материкового склона на три таксоцены, каждый из которых придерживается определенной структурной зоны вод или отдельного слоя внутри них. Границы вертикального распределения каждого таксоцена определяются границами соответствующих структурных зон или слоев внутри них в данном регионе.

4. Экологическая структура (соотношение жизненных форм) таксоценов меняется в зависимости от глубины их обитания. На шельфе полностью доминируют зарывающиеся креветки, на кромке шельфа — эпибентосные донные, и появляются придонные, а в верхней части склона доминируют батипелагические виды.

5. Широко распространенные виды занимают руководящее положение в таксоценах верхней и нижней части склона. Представители Средиземноморско-Лузитанской зоогеографической области, которые выклинивались в зоне «обеднения-перехода» (см. предыдущие главы), опять появляются в тропическом регионе, но теперь в составе таксоцена верхней части материкового склона и даже кромки шельфа. Правда, их роль в соответствующих таксоценах оказывается второстепенной.

6. С увеличением глубины обитания увеличивается как общее количество видов креветок в каждой глубинной зоне, так и количество руководящих видов таксоцена, и среднее количество видов креветок в одном улове.

7. Доля эндемиков зоогеографической области в таксоценах больших глубин ниже, чем на шельфе, а широко распространенных видов — выше.

## 6. Распространение креветок в Юго-Восточной Атлантике

### а) Общая характеристика

Регион, названный Юго-Восточной Атлантикой, простирается от Габона (экватор) до Намибии (примерно 17° ю. ш.) и, следовательно, целиком лежит в экваториальной и тропической зонах.

Шельф этого протяженного региона можно разделить на участки с внешней границей, располагающейся примерно на глубинах 100–110 и 200–210 м. Первые характерны для малоактивных в тектоническом отношении платформенных областей, вторые — для районов горных со-

оружений герцинского и альпийского орогенеза (Авилов, 1965). С этой точки регион подразделяется на четыре района. Самая северная — прилегающая к вулкану Камерун — характерная зона тектонических разломов (Лушин, 1965). Здесь, около острова Биоко (бывший Фернандо-По и Масиас-Нгема-Бийого), материковая отмель очень узкая, полностью исчезающая у отдельных мысов (Авилов, 1965).

Далее к югу до устья реки Заир (бывший Конго) ширина шельфа не превышает 30–35 миль. Сам шельф довольно выровненный. Только в районе мыса Лопес и южнее его поверхность шельфа осложнена многочисленными грядами и буграми, представляющими собой выходы коренных пород.

Устье Заира совпадает с тектоническим разломом, врезающимся в шельф на глубину 700 м и продолжающимся до материкового склона (Литвин, Руденко, 1973). Шельф в окрестностях устья расширяется до 45 миль, образуя огромный конус выноса. От устья Заира к югу шельф постепенно сужается, а его кромка смещается на глубины примерно 200 м. У Луанды ширина шельфа сужается до 3 миль, а затем вновь расширяется до 10–15 миль, чтобы на участке 16° ю. ш. полностью исчезнуть. Здесь береговой откос сразу переходит в материковый склон с крутизной до 10° по сравнению с 2–3° в остальной части района (Авилов, 1965; Лушин, 1965; Литвин, Руденко, 1973; Шепард, 1976). Поэтому именно 12° ю. ш. служит фактической южной границей данного региона, и, в результате, он практически симметричен Центрально-Восточной Атлантике относительно экватора.

К северу от устья Заира осадки у берегов грубые, песчаные, переходящие у края шельфа в песчаные илы, а на глубинах около 500 м — в илы. Южнее каньона Заира полоса песчаных грунтов тянется между 100 и 200-метровыми изобатами. Для нее характерны выходы коренных пород и сидящие на них колонии кораллов (Литвин, Руденко, 1973).

Но наиболее характерно для данного района то, что через устье Заира в огромных количествах выносятся продукты денудации. Они прослеживаются на расстоянии 100–200 км от его устья, обуславливая широкое развитие терригенных осадков (Авилов, Гершанович, 1967). Поэтому хорошо заметен постепенный переход от более грубых грунтов возле берега к илам на больших глубинах. Материковый склон покрыт, в основном, тонкими пелитовыми илами (Емельянов с соавт., 1975). Кроме того, и на шельфе пятна илистых грунтов расположены среди песков к северу от мысов (Лушин, 1965).

Особенности гидрологии этого региона определяются тем, что севернее мыса Лопес он омывается экваториальной поверхностной водой с температурой 24–29 °С, а к югу от него — Бенгельской поверхностной водой с зимними температурами 14–23 °С, и летними — 14–28 °С (Муромцев, 1963). В результате их взаимодействия образуется фронтальная

зона, располагающаяся в зимнее (южного полушария) время у мыса Лопес (Габон), а в летнее — у Кабу-Фриу (Ангола) (Чернявский, 1973; Berrit, 1973; Berrit, Dias, 1977). Здесь наблюдается вся совокупность явлений, отмеченных для предыдущего региона, но проходящих в противофазе. Большой теплый сезон начинается с конца января — начала февраля и тянется до конца апреля — начала мая. Его сменяет большой холодный сезон, который длится до конца октября — начала ноября. Затем следует малый теплый (октябрь–ноябрь — ноябрь–январь) и малый холодный (январь–февраль) сезоны (Berrit, Dias, 1977).

В большой теплый период от экватора до 9° ю. ш. на шельфе наблюдается подток вод северо-западного направления, а глубже 30–40 м — течение обратного направления (Круглов, 1976а). Генезис подповерхностного потока неясен. Ангольское течение, которое оказывает большое влияние на состав фауны между 16 и 22° ю. ш., начинает воздействовать на воды шельфа лишь с 11–13° ю. ш. (Кудерский, Строгалева, 1973). По Дубравину (1976, 1977) от экватора примерно до 10° ю. ш. подповерхностный поток южного направления представляет собой ветвь течения Ломоносова, переходящую в Ангольское течение. К северу от фронтальной зоны у мыса Лопес шельф омывается ветвью Гвинейского течения.

Вертикальная структура вод характеризуется тем, что нижняя граница поверхностного слоя поверхностной структурной зоны находится на глубине 80–100 м, верхняя граница промежуточной структурной зоны — на глубине 300–330 м, а граница между последней и глубинной зоной — на глубине 1100 м (Степанов, 1974; Хлыстов, 1976).

Можно заключить, что для данного региона характерно обилие илистых грунтов терригенного происхождения в верхней части шельфа и на материковом склоне, разделенных полосой более жестких грунтов, и то, что она целиком лежит в зоне, названной Берри (Berrit, 1973) «зоной чередования», то есть зоной, в пределах которой перемещается межтропический гидроклиматический фронт.

### *б) Видовой состав и батиметрическое распределение креветок*

Юго-Восточная Атлантика к началу 80-х годов прошлого века, вероятно, была наиболее изученным в отношении фауны креветок регионом (Odner, 1923; Holthuis, 1951, 1952; Crosnier, 1965, 1967, 1969, 1970, 1972; Crosnier, Forest, 1964, 1965, 1966, 1969, 1969a, 1973; Ribeiro, 1970; Буруковский, 1978, 1978a, 1980b, 1989; Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, Роменский, 1976, 1979). Появившиеся позднее публикации уже имели лишь промысловый или промыслово-биологический характер.

Общее количество видов креветок, отмеченных в данном регионе всеми перечисленными выше авторами, около 50. Нами во время работ 1975–1976 гг. было встречено 36 видов креветок, относящихся к 22 родам 9 семейств. ЧВ креветок здесь довольно высока: 87,5%. На многих участках креветки, независимо от глубины, встречались во всех уловах. Некоторое снижение частоты встречаемости на глубинах 50–200 м (рис. 20) объясняется, как в и других регионах, наличием здесь более жестких грунтов.

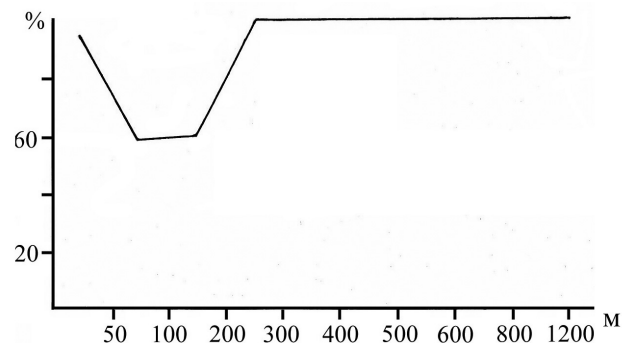


Рис. 20. Батиметрическое распределение частоты встречаемости креветок в Юго-Восточной Атлантике

10 видов креветок (27,7%) — эндемики Тропической западноафриканской зоогеографической области. Это позволяет отнести данный регион именно к ней. Здесь отсутствует клина в распределении видов с севера на юг. Некоторая мозаичность в распределении ряда видов наблюдается лишь на шельфе и прежде всего на его кромке. С глубины 360–380 м на всем протяжении от Габона до 12° ю. ш. обитает практически однородная фауна креветок. Ее можно подразделить на четыре таксоцены соответственно частоте встречаемости входящих в них креветок в уловах с разных глубин (рис. 21).

В первый входят виды, обитающие на наименьших исследованных нами глубинах до 70–100 м. Во вторую — креветки, живущие, в основном, на глубинах 100–380 м; отдельные виды могут изредка попадаться и на меньших глубинах. В состав третьей группы входят виды, встречающиеся на глубинах от 360–380 до 800–1100 м. Четвертую группу составляют креветки, попадающие в уловах, начиная с глубин 600–800; нижние пределы распространения некоторых видов, судя по литературным данным (например, Crosnier, Forest, 1973), — почти абиссальные глубины. Эта группа выделяется нами условно, так как наиболее доступные нам глубины не превышали 1160 м.

В И Д Ы	ГЛУБИНА, м									Тип ареала	Жизненная форма
	20-50	50-100	100-200	200-300	300-400	400-500	500-600	600-800	800-1200		
<i>Melicertus kerathurus</i>	■									ВА	ЗУ
<i>Farfantepenaeus notialis</i>	■	■								АА	ЗУ
<i>Parapenaopsis atlantica</i>	■									АИТ	ЗУ
<i>Metapenaopsis miersi</i>	■									ЭТЗ	ЗУ
<i>Solenocera africana</i>		■	■	■	■	■				АИТ	ЗУ
<i>Parapenaeus longirostris</i>		■	■	■	■	■				ВА	ЗУ
<i>Plesionika heterocarpus</i>			■	■	■	■				ВА	ЭД
<i>Plesionika acanthonotus</i>			■	■	■	■				АИТ	ЭД
<i>Plesionika ensis</i>			■	■	■	■				АИТ	ЭД
<i>Plesionika martia</i>			■	■	■	■				АИТ	ЭД
<i>Plesionika edwardsii</i>			■	■	■	■				АА	ЭД
<i>Chlorotocus crassicornis</i>			■	■	■	■				АИТ	ЭД
<i>Parapandalus longicauda</i>		■	■							АА	ЭД
<i>Aristeus antennatus</i>					■					АИТ	П
<i>Plesionika carinata</i>				■	■	■	■	■		ЭТЗ	П
<i>Aristeus varidans</i>				■	■	■	■	■	■	ЭТЗ	П
<i>Aristeopsis edwardsianus</i>				■	■	■	■	■	■	АИТ	П
<i>Nematocarcinus africanus</i>				■	■	■	■	■	■	ЭТЗ	ЭД
<i>Glyphus marsupialis</i>						■	■	■	■	АИТ	П
<i>Psathyrocaris infirma</i>						■	■	■	■	АИТ	П
<i>Hymenopenaeus chacei</i>						■	■	■	■	ЭТЗ	ЭД
<i>Plesionika holthuisi</i>						■	■	■	■	АА	ЭД
<i>Parapandalus brevipes</i>					■	■	■	■	■	ЭТЗ	П
<i>Psathyrocaris fragilis</i>							■	■	■	АИТ	П
<i>Acanthephyra acanthitelsonis</i>							■	■	■	АА	БП
<i>Acanthephyra kingsleyi</i>							■	■	■	ЭТЗ	БП
<i>Acanthephyra eximia</i>								■	■	АИТ	БП
<i>Heterocarpus grimaldii</i>								■	■	ВА	ЭД
<i>Pasiphaea tarda</i>								■	■	АА	БП
<i>Pasiphaea ecarina</i>								■	■	ЭТЗ	БП
<i>Parapasiphae sulcatifrons</i>									■	АИТ	БП
<i>Benthescymus bartletti</i>								■	■	АИТ	БП
<i>Plesionika rossignoli</i>									■	ЭТЗ	П
<i>Eupasiphae serrata</i>									■	АИТ	БП
<i>Notostomus crosnieri</i>									■	АИТ	БП
<i>Ephyrina ombango</i>									■	АИТ	БП
Количество тралений	21	6	15	31	15	27	30	12	11		
Количество видов	6	4	6	9	13	12	14	17	15		■ - 1
Количество видов в 1 улове	1,5	1,6	2,0	2,7	5,1	5,8	6,7	7,8	6,3		

Рис. 21. Батиметрическое распределение креветок в Юго-Восточной Атлантике: 1 — частота встречаемости, равная 100%

Первая группа — типично шельфовая, или сублиторальная; вторая включает обитателей внешней части шельфа и его кромки; третья — обитателей верхней части материкового склона, почти до его середины. Креветки четвертой группы — обитатели нижней части склона.

Границы распределения этих батиметрических групп совпадают с положением в данном регионе границ между структурными зонами вод или отдельными слоями внутри них (Степанов, 1974; Хлыстов, 1976). Креветки самой мелководной группы обитают в пределах поверхностного и переходного слоев поверхностной структурной зоны, не опускаясь ниже переходного слоя, находящегося в данном регионе на глубине 80–100 м. Креветки второй группы населяют воды от нижней границы поверхностной структурной зоны до нижней границы пограничного слоя между поверхностной и промежуточной зонами. Третья группа заселяет промежуточную структурную зону, нижняя граница которой на широте Конго и Анголы находится на глубине 1100 м (Степанов, 1974). Четвертая группа — обитатели вод глубинной структурной зоны.

Среди шельфовых креветок доминирует *Farfantepenaeus notialis*, который, в пределах собственных ему глубин, встречается в 74 %, а на глубине до 50 м — в 95 % уловов. Ни один из прочих видов этого таксоцена не идет с ним в сравнение по частоте встречаемости, из-за чего мы их считаем лишь сопутствующими видами.

Руководящий вид таксоцена кромки шельфа *Parapenaeus longirostris*, в своей глубинной зоне попадающий в 90 % уловов. *Solenocera africana* в том же диапазоне глубин встречена в 72 % уловов и может считаться характерным для этого таксоцена видом. Затем следуют два вида из рода *Plesionika*: *P. carinata*, *P. martia* (соответственно 39 и 33 %) — сопутствующие виды.

В верхней части склона роли руководящих видов играют *Aristeus varidens* (ЧВ 89 %), за ним следуют *Nematocarcinus africanus* (72 %), *Plesionika carinata* (74 %). Еще шесть видов: *Aristeopsis edwardsiana* (67 %), *Hymenopenaeus chacei* (61 %), *Psathyrocaris infirma* (51 %), *Glyphus marsupialis* (51 %), *Acanthephyra acanthitelsonis* (44 %) и *A. kingsleyi* (53 %) можно считать сопутствующими.

Креветки нижней части склона не поддаются оценке с этих позиций, так как мы лишь слегка задели верхнюю часть вертикального диапазона их распространения. Несколько выделяется среди них *Benthescymus bartletti* с частотой встречаемости 67 %.

### в) Зоогеографическая характеристика

По зоогеографической характеристике таксоцены (рис. 22) заметно отличаются между собой. В таксоцене шельфа полностью доминируют эндемики Тропической западноафриканской зоогеографической области, составляющие около 60 % видового состава таксоцена. На кромке шельфа эндемики отсутствуют полностью. Большая часть видов — амфиатлантические и абсолютно доминирующие широко распространен-

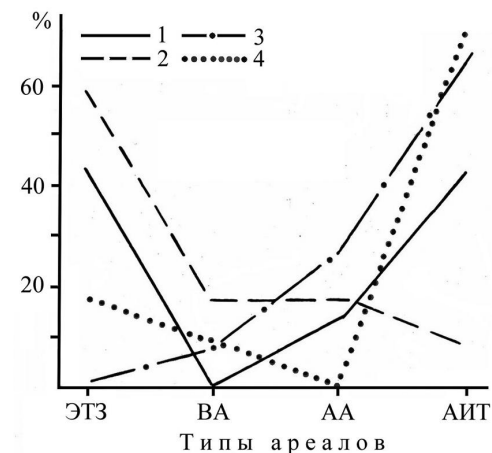


Рис. 22. Зоогеографическая структура таксоценов креветок вод

Юго-Восточной Атлантики:

1 — таксоцен шельфа; 2 — таксоцен кромки шельфа; 3 — таксоцен верхней части склона; 4 — таксоцен нижней части склона

ные виды. В верхней части материкового склона эндемики имеются, зато исчезают восточно-атлантические виды.

В предыдущем разделе мы отмечали относительную бедность эндемиками этой глубинной зоны в Центрально-Восточной Атлантике. Складывается впечатление, что большая часть креветок, обитающих на глубинах 100–300 м, обосновалась здесь значительно позже, чем более мелководные и более глубоководные виды, как бы втиснувшись между этими двумя группами. В остальном наблюдаются примерно те же соотношения между эндемиками и широко распространенными видами, что и в предыдущих регионах: доля эндемиков выше в таксоцене шельфа, а широко распространенные виды креветок, напротив, на материковом склоне.

### г) Экологическая структура таксоценов

Экологическая структура таксоценов выглядит следующим образом (рис. 23).

На шельфе абсолютно доминируют зарывающиеся и живущие в укрытиях креветки, составляющие (по нашим данным) 100 % в уловах. На кромке шельфа на первое место выходят эпибентосные виды (70 %). На верхней части склона их эстафету перенимают придонные (43,7 %



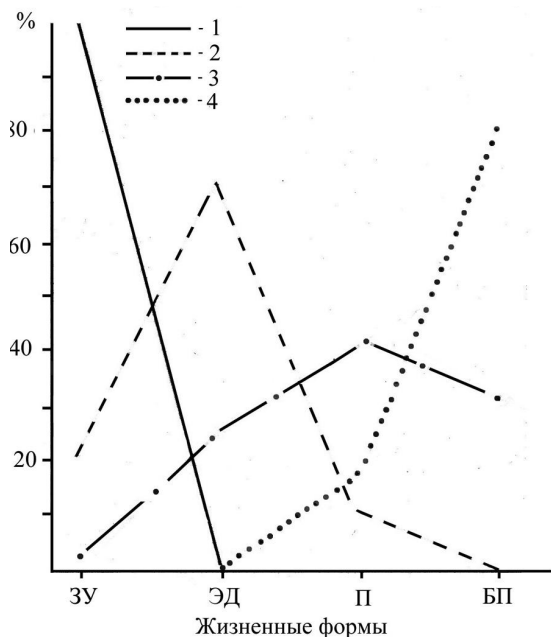


Рис. 23. Экологическая структура таксоценов креветок из вод Юго-Восточной Атлантики:

1 — таксоцен шельфа; 2 — таксоцен кромки шельфа; 3 — таксоцен верхней части склона; 4 — таксоцен нижней части склона

от всех видов). Среди представителей нижней части склона, которых было всего шесть видов, 5 (82,3%) — батипелагические креветки.

Итак, для данного региона характерно:

1. Высокая средняя ЧВ креветок в уловах по сравнению с другими регионами (исключая их отдельные участки — см. выше), что связано с очень сильным развитием илистых грунтов терригенного происхождения. Уменьшение частоты встречаемости креветок наблюдается на участках локализации более жестких грунтов.

2. Район заселен фауной креветок, в которой относительно высокая доля эндемиков тропической западноафриканской зоогеографической области; на кромке шельфа они отсутствуют, что позволяет предположить ее более позднее заселение по сравнению с меньшими и большими глубинами.

3. Все население креветок, в зависимости от вертикального распределения, может быть подразделено на четыре таксоценона, каждый из них связан с определенной структурной зоной вод или слоями внутри них, и границы их вертикального распределения каждого таксоценона опреде-

лены границами этих структурных зон или слоев внутри них в данном регионе.

4. На шельфе доля эндемиков региона выше, чем в таксоценонах, обитающих глубже, а доля широко распространенных видов, напротив, возрастает с увеличением глубины.

5. Так же, как и в предыдущем регионе, на шельфе доминируют зарывающиеся формы, на его кромке — эпибентосные. На верхней части склона их сменяют придонные и батипелагические креветки. Последние полностью доминируют среди обитателей нижней части склона.

## 7. Распространение креветок у берегов Южной Африки

### а) Общая характеристика региона

Южная Африка в нашем понимании — это регион, простирающийся от широты устья реки Кунене (примерно 17° ю. ш.) до южной оконечности континента. В пределах этого региона сменяют друг друга тропическая и субтропическая климатические зоны. Они характеризуются аридным климатом (Физико-географический атлас мира, 1964) с чрезвычайно устойчивой в пространстве и времени системой ветров — юго-восточными пассатами.

Как указывалось выше, близ 16° ю. ш. шельф практически отсутствует. Южнее устья Кунене он вновь появляется и начинает расширяться к югу, достигая в районе Уолфиш-Бэя ширины 70 миль. Далее он снова сужается и около Людерица составляет лишь 15 миль. Южнее материковая отмель вновь начинает расширяться и на 29° ю. ш. достигает около 100 миль, вновь сужаясь к южной оконечности континента (Авилов, 1965).

Внешний край материковой отмели располагается на глубинах 100–110 м. Поверхность шельфа преимущественно выровненная. Лишь на 20° ю. ш., на траверзе начала подводного Китового хребта, на покрытой песчаными грунтами поверхности шельфа встречаются выходы коренных пород в виде острых скал и гряд. Уклон материкового склона до Китового хребта не более 1°, но южнее крутизна возрастает, не превышая, впрочем, 2–3° (Литвин, Руденко, 1973).

По способу осадкообразования шельф этой типично аридной зоны представляет собой сочетание аридного типа осадков в виде обломочных материалов и очень высокой биологической продуктивности среды отложения осадков гумидного типа (Сенин, 1974).

Терригенные осадки в виде песков и алевритов располагаются лишь на узком участке шельфа (до глубин 100–150 м) у устьев рек Оранжевой и Кунене. Глубже лежат фораминиферные мелкие пески и крупные алевриты. Они распространены на широкой внешней части (глубже 100–150 м) шельфа. В районе залива Уолфиш-Бэй на глубинах до 100–140 м распространены кремневые диатомовые илы темно-зеленого цвета с запахом сероводорода. Они образуются благодаря высокой продуктивности диатомового фитопланктона, слабым темпам поступления терригенного материала и особенностям динамики вод в этом районе (Сенин, 1974; Шепард, 1976).

Акватория региона целиком занята бенгельской поверхностной водой (Муромцев, 1963). В ее пределах развивается крупномасштабная циклоническая циркуляция, северную периферию которой образует Южное Экваториальное противотечение, на востоке переходящее в Ангольское течение, которое движется к югу вдоль берега до 16° ю. ш. (Морошкин с соавт., 1970; Бубнов с соавт., 1973). Южная периферия образована основной струей Бенгельского течения (Бубнов с соавт., 1973). Именно этим холодным течением определяется здесь гидрологическая обстановка (Shannon, 1972). Оно следует вдоль юго-западного побережья Африки на север от 34–35° до 15° ю. ш. на расстоянии примерно 100 миль от берега. Основное влияние на гидрологическую ситуацию в придонных слоях воды от нижней части шельфа и глубже оказывает не само течение, а вызываемый им апвеллинг. В зависимости от его годовой динамики вся система Бенгельского течения делится на две части: к северу от 29° ю. ш. апвеллинг достигает максимума в декабре–феврале (то есть летом южного полушария) и минимума — в июне–августе (то есть зимой). В результате этого в районе бухты Салданья, например, температура воды на шельфе в течение всего года не превышает 9–1 °С (Ekman, 1953), и подобное явление характерно для всего данного района (табл. 11: по Джонсону, 1974). Между 34 и 23° ю. ш. течение движется

Таблица 11

Распределение воды в придонных слоях у берегов Южной Африки (летний период, по Джонсону, 1974)

Глубина, м	Температуры воды, °С		
	17° ю. ш.	27° ю. ш.	34° ю. ш.
100	14	Между 10 и 12	Между 8 и 10
200	12	Между 10 и 12	Между 10 и 12
300	10	10	Между 5 и 8
300	Между 5 и 10	Между 5 и 10	Между 5 и 8

вдоль изобат и севернее отходит от побережья (Shannon, 1972). Влияние апвеллинга ограничено глубинами 300–350 м (Латун, 1962). Время от времени теплая субтропическая поверхностная вода Ангольского течения достигает залива Уолфиш-Бэй (23° ю. ш.). Его глубинное продолжение (на глубинах 100–200 м) заметно до 22° ю. ш. Влияние этих вод особенно хорошо прослеживается в летнее–осенний период, в периоды длительного маловетрия и штилевой погоды (Комаров, Кудерский, 1963; Кудерский, 1964; Кудерский, Строгалев, 1973).

На мелководье самых южных районов гидрологическая ситуация может определяться проникновением небольшой ветви теплого течения мыса Игольный (Дарбишир, 1974), с чем, правда, не согласен Корзун (1973). С другой стороны, Да Франка (Da Franca, 1968) сообщает, что прибрежная часть Бенгельского течения омывает побережья Африки между 25° ю. ш. и экватором. Вероятно, он имеет в виду его сезонную динамику в связи с перемещением фронтальной зоны (Verrit, 1973).

Можно заключить, что в целом для региона характерны грунты с очень слабым развитием терригенных илов, и, напротив, с преобладанием мелких песков с крупными алевритами. Особенности гидрологического режима позволяют разделить район на три части: северную (от 17 до 22–23° ю. ш.), подверженную влиянию теплого сезонно действующего Ангольского течения; среднюю (22–23–28–29° ю. ш.), для которой характерно наличие круглогодичного апвеллинга; южную (28–29° ю. ш. и южнее), где в результате летнего апвеллинга нивелируются сезонные колебания температур, приближаясь в субтропической зоне, к которой относится южный район, к уровню зоны с умеренным климатом (Степанов, 1974).

### б) Видовой состав

До 80-х годов прошлого века фауна креветок Южной Африки была изучена очень поверхностно. Имелись лишь отрывочные данные относительно отдельных находок небольшого количества видов (Lebour, 1954; Crosnier, Forest, 1973), встречаемости нескольких типично южноафриканских видов в районах заливов Уолфиш-Бэй и Людериц-Бэй (Barnard, 1950) и в самой южной части западного побережья Африки (Grindley, Penrith, 1965), а также описание двух новых видов пелагических креветок (Буруковский, 1976; Буруковский, Роменский, 1980). Ничего нового к этому не добавила работа Кенсли (Kensley, 1981).

Но в середине 1970-х годов началось серьезное исследование креветок из вод Намибии. Летом южного полушария 1976 г. в рейсе БМРТ «Гижига» (05.12.75–16.01.1976 г., 17°00'–34°00' ю. ш.) моим многолетним соратником по исследованию креветок западноафриканских вод

Л. Л. Роменским были собраны пробы креветок из 147 тралений, выполненных на глубинах 100–1260 м, а еще через 10 лет, в тот же сезон, пусть из более узкого диапазона глубин, еще 98 проб (табл. 2, Буруковский, Роменский, 1985, 1989). Тогда же мне передали для обработки материалы пелагических сборов из рейсов НИС «Профессор Штокман» и НИС «Академик Курчатов» (табл. 2, Буруковский, 1992, 2011). И практически одновременно с нами (1979–1989 гг.), исследования десятиногих раков вод Намибии производил Макферсон (Macpherson, 1983, 1984, 1988, 1990, 1991). В первые четырех его работах были затронуты фаунистические и таксономические проблемы. Целями последней стали: 1) анализ видовой и пространственной структур сообществ пелагических и донных десятиногих раков и 2) анализ взаимосвязей между распространением видов и их группировок, а также особенностями гидрологии региона.

Объектами исследования Макферсона стали 97 видов декапод, обнаруженных в водах Намибии. Это распространение между изобатами 100 и 1000 м крабов, неполнохвостых раков, лангустов, омаров, и, конечно же, креветок. В качестве исходных материалов для анализа использованы лишь глубины обитания (с точностью до 100 м) и диапазон широтного распределения, безотносительно к частоте встречаемости, биомассе или численности встреченных видов. Этот генерализованный подход в качестве результатов исследования позволил сделать целый ряд интересных, но достаточно общих выводов.

Были обнаружены две пелагические группировки (таксоцены в нашем понимании) креветок: прибрежная («inshore association») и океаническая («offshore association», локализованной на расстоянии примерно 70 миль (113 км) от берега), (Macpherson, 1991). Примерно к таким же выводам независимо от него пришли и мы (Буруковский, 2011, а также см. ниже).

Группировки донных видов по Макферсону (1991) оказались ограничены главным образом глубиной распространения. Граница между ними проходит по глубине 400 м. Это сообщества (у Макферсона «communities») шельфовых и склоново-батиальных видов. Широтные связи между видами оказались зависимыми от Бенгельского апвеллинга и особенностей циркуляции вод в регионе.

Поскольку главное направление многолетних исследований Макферсона — систематика десятиногих раков семейства Galatheidae (инфраотряд Anomura) из разных районов Мирового океана, а креветок он изучал только из вод Намибии, он поневоле прошел мимо многих специфических особенностей их фауны, которые будут описаны ниже. Однако благодаря ему степень изученности этой фауны сравнялась с таковой других регионов западноафриканских вод.

Из 97 видов декапод 56 видов составили креветки, из которых 10 видов (два вида из рода *Gennadas* из семейства Benthesicymidae) в донных

тралах нам не встречались, а восемь видов из семейства Sergestidae мы исключили из анализа по причинам, которые были изложены выше. Из оставшихся 41 одного вида общими для нашего списка видов (24 вида креветок) и списка видов Макферсона оказались 17. Пять видов креветок из нашего списка видов не были встречены Макферсоном, а нами из его списка не были отмечены 22 вида.

Такая разница объясняется, прежде всего, тем, что наш материал по креветкам Намибии был собран из 257 уловов, собранных в летнее время Южного полушария, и в основном — в нижней части шельфа и на его кромке (табл. 12). Материалы Макферсона были собраны в течение 10 лет (1979–1989 гг.), из 536 тралений между изобатами 100–1000 м в семи специальных рейсах, выполненных практически в течение круглого года. Как уже было продемонстрировано во всех вышеописанных регионах, распределение креветок мозаично. Это и отражается на полноте видовых списков. Чем больше тралений, тем больше вероятность попадания в списки редких и труднодоступных для облова представителей фауны креветок. Тем более это присуще пограничным регионам, к каковым относятся Западная Сахара и (забегая вперед) Намибия. Несмотря на это, даже меньший объем материала позволил нам обнаружить ряд закономерностей в распределении креветок, которые Макферсоном (1991) были упущены.

Поскольку в водах Намибии, в отличие от прочих регионов Западной Африки, во время двух специальных экспедиций был собран материал по пелагическим креветкам, наше описание креветок этого региона разделено на два подраздела.

#### Креветки донно-придонного комплекса

В 1975 г. в водах Намибии нами было встречено 24 вида креветок, относящихся к этому комплексу (табл. 12). По сравнению с фауной сопредельного с Намибией региона Западноафриканской тропической зоогеографической области (воды Анголы), собранной аналогичным образом (Буруковский, 1978), количество видов меньше на треть, а с южноафриканской фауной — вдвое (верхнешельфовые виды этой фауны, находящиеся в экономической зоне Намибии и ЮАР, нами исключены из-за их недоступности для наших исследований; Barnard, 1950; Kensley, 1981). В данном случае это не говорит однозначно о выпадении этих видов из креветочной фауны (против этого свидетельствуют результаты цитированной выше работы Макферсона), а заставляет предположить, что второ- и третьестепенные виды из вод Анголы в водах Намибии стали просто редкими или образуют рассеянные поселения, из-за чего их ЧВ уменьшилась. И это подтверждается общим уменьшением частоты встречаемости креветок в уловах как в целом, так и в отдельных подрайонах Намибии.

Таблица 12

**Видовой состав, распределение и частота встречаемости креветок в водах Южной Африки в 1975 г.**

Виды	Частота встречаемости, %			Типы ареала
	16–22° ю. ш.	22–28° ю. ш.	28–34° ю. ш.	
<i>Parapenaeus longirostris</i>	9,6			ВА
<i>Aristeus varidens</i>	11,5			ЭТЗ
<i>Nematocarcinus africanus</i>	5,8			ЭТЗ
<i>Plesionika heterocarpus</i>	7,7			ВА
<i>Notostomus crosnieri</i>	1,9			ЭТЗ
<i>Glyphus marsupialis</i>	1,9			АИТ
<i>Heterocarpus laevigatus</i>	1,9			АИТ
<i>Aristeopsis edwardsianus</i>	1,9			АИТ
<i>Plesionika carinata</i>	3,8	7,3		ЭТЗ
<i>Plesionika acanthonotus</i>	3,8	9,7		АИТ
<i>Pasiphaea semispinosa</i>	1,9	2,4		ЭТЗ
<i>Acanthephyra pelagica</i>	3,8	2,4	5,6	АИТ
<i>Funchalia woodwardi</i>		7,3	39,0	АИТ
<i>Merhippolyte agulhasensis</i>		9,7	7,4	АИТ
<i>Haliporoides thriarthrus</i>			5,6	ЮА
<i>Aristeomorpha foliacea</i>			5,6	АИТ
<i>Acanthephyra eximia</i>			3,7	АИТ
<i>Pasiphaea grandicula</i>			11,2	Нот
<i>Pasiphaea tarda</i>			3,7	АИТ
<i>Pasiphaea diafana</i>			5,6	ЮА
<i>Nematocarcinus sigmoides</i>			7,4	ЮА
<i>Plesionika martia</i>			29,5	АИТ
<i>Austropenaeus nitidus</i>			7,4	АИТ
<i>Parapontophilus gracilis</i>			3,7	АИТ
Общее число тралений	52	41	54	
Число ловов с креветками	17	13	28	
Среднее число видов в улове	0,55	0,4	1,02	
Частота встречаемости, %	32,6	31,6	50,9	

В 1986 г. сборы материалов по креветкам донно-придонного комплекса проводились тоже в летнее время Южного полушария, но лишь на кромке шельфа (глубины 124–490 м — табл. 14; Буруковский, Роменский, 1989). На этих глубинах разреженность распределения креветок и обеднение их фауны по сравнению с соседним регионом выражено еще контрастней.

Здесь в 98 ловах встречено всего 11 видов креветок, из которых *Oplophorus novaezealandiae* (мезопелагический вид) и *Psathyrocaris infirma* (батидальный придонный вид) попались единожды на самых больших глубинах (400–500 м: табл. 16). Правда, появилась *Solenocera africana*, не попадавшаяся в уловах 10 лет назад, что тоже говорит о разреженности поселений этого вида в водах Намибии.

Благодаря тому что тралениями была покрыта более узкая полоса дна, нежели за 10 лет до этого, мы смогли разделить регион на одноградусные отрезки (табл. 14), на каждый из которых приходилось от 11 до 22 тралений. Это вполне достаточное количество для того, чтобы можно было считать полученные результаты по каждому участку сравнимыми друг с другом. Оказалось, что количество видов креветок уменьшается с севера на юг, резко падая (от 5–7 до 2) на участке 23–24° ю. ш. Аналогично уменьшается и общая ЧВ: от 69,2% на границе с Анголой до 6,7%, то есть на порядок, на участке 23–24° ю. ш. Правда, южнее ЧВ креветок возрастает на фоне уменьшения количества видов в уловах за счет того, что на участке на 25–26° ю. ш. обнаружены одновидовые поселения *Plesionika acanthonotus*, довольно обычного средиземноморского и восточно-атлантического вида. Ранее подобные поселения этого вида не были встречены.

Еще одним штрихом к этой картине можно считать следующее.

В процессе обработки материалов по креветкам Намибии 1975 г. мы обнаружили, что некоторые виды (табл. 13) были встречены значительно

Таблица 13

**Южные пределы нахождения некоторых видов креветок в водах Южной Африки**

Виды	Crosnier, Forest, 1973		Буруковский, Роменский, 1985		Буруковский, Роменский, 1989		Macpherson, 1991	
	Ю. ш.	Глубина, м	Ю. ш.	Глубина, м	Ю. ш.	Глубина, м	Ю. ш.	Глубина, м
<i>Plesionika heterocarpus</i>	17°06'	400	18°24'	189–190	18°45'	250	22°	200–300
<i>Parapenaeus longirostris</i>	17°56'	165	18°28'	150–157	18°45'	250	17°	100–300
<i>Nematocarcinus africanus</i>	17°23'	600–700	20°30'	514	18°49'	430–440	—	—
<i>Aristeus varidens</i>	18°06'	350–600	21°13'	490–492	22°53'	425–429	24°	300–700
<i>Plesionika carinata</i>	17°23'	—	25°49'	420–418	24°33'	395–400	29°	>300

Таблица 14

Видовой состав, распределение и частота встречаемости  
креветок на кромке шельфа Южной Африки в 1986 г.

Виды	Частота встречаемости, %					
	17–18° ю. ш.	19–20° ю. ш.	21–22° ю. ш.	23–24° ю. ш.	25–26° ю. ш.	27–28° ю. ш.
<i>Parapenaeus longirostris</i>	38,5	—	—	—	—	—
<i>Nematocarcinus africanus</i>	15,4	—	—	—	—	—
<i>Plesionika heterocarpus</i>	7,7	—	—	—	—	—
<i>Aristeus varidens</i>	7,7	10,5	11,1	—	—	—
<i>Plesionika carinata</i>	15,4	15,8	11,1	6,7	—	—
<i>Pasiphaea semispinosa</i>	23,1	26,3	5,5	—	9,1	—
<i>Oplophorus novaezealandiae</i>	—	5,3	—	—	—	—
<i>Psathyrocaris infirma</i>	—	5,3	—	—	—	—
<i>Solenocera africana</i>	—	10,5	5,5	—	—	—
<i>Plesionika acanthonotus</i>	—	15,8	5,5	—	13,6	—
<i>Merhippolyte agulhasensis</i>	—	—	—	6,7	9,1	18,2
Число видов	6	7	5	2	3	1
Число ловов с креветками	9	9	9	1	6	2
Общее число ловов	13	19	18	15	22	11
Частота встречаемости, %	69,2	47,4	16,7	6,7	27,3	18,2
Среднее число видов в улове	0,7	0,8	1,7	2,0	0,6	0,5

южнее известных ранее самых южных их находок, указанных Кронье и Форе в наиболее полной сводке до нашего времени по креветкам западноафриканских вод (Crosnier, Forest, 1973). Они, кстати, практически совпадали с южной границей Западноафриканской Тропической зоогеографической области (Briggs, 1974). Через 10 лет и в наших сборах, и в сборах Макферсона (Буруковский, Роменский, 1989; Macpherson, 1991) эти же виды были встречены в других местах и на других глубинах. Нам кажется, что это еще одно подтверждение разреженности и мозаичности распределения данных видов, которые в водах Анголы входят в число обычных и даже массовых.

Следовательно, можно считать доказанным, что для вод Намибии характерно обеднение фауны креветок и качественно, и количественно. Это обеднение выглядит контрастно: севернее реки Кунене креветки попадают почти в каждом трале (встречаемость 87,5% — см. выше).

В водах Намибии (учитывая весь диапазон глубин: табл. 12) эта величина в среднем не превышает 40%. Севернее 22° ю. ш. она не более 33%, повышаясь южнее на участке 28° ю. ш. почти до 51% (табл. 12).

В 1975 г. ЧВ креветок в водах Намибии увеличивается с увеличением глубины (рис. 24), достигая 100% на глубине 500 м, а не 300, как в более северных районах. Более того, в нижней части шельфа, на его кромке и в самой верхней части материкового склона она очень сильно меняется вдоль изобат с севера на юг. В самой северной части региона креветки встречаются на всех глубинах, хотя на меньших глубинах и редко. В средней части региона (22–28° ю. ш.) креветки начинают попадаться лишь с 200 м и глубже, а южнее 28° ю. ш. — лишь глубже 300 м (рис. 24, 2–4).

В 1986 г. (табл. 16) на глубинах менее 150 м креветки не были встречены ни в одном из тралений. Их наибольшее количество было обнаружено на глубинах 150–200 м (28 тралений), но лишь в двух из них встречены креветки единственного вида (*Parapenaeus longirostris*). С глубиной ЧВ креветок в уловах и количество их видов, обитающих в каждой глубинной зоне, увеличивается (соответственно от 7,1 до 68,2% и от 1 до 8 видов на глубинах от 150–200 до 400–500 м). Это подчеркивается тем, что на глубинах до 350 м постоянно встречаются их одновидовые поселения.

Напрашивается аналогия с регионом Западной Сахары: образуется «бескреветочная зона» в виде расширяющегося на юг треугольника,

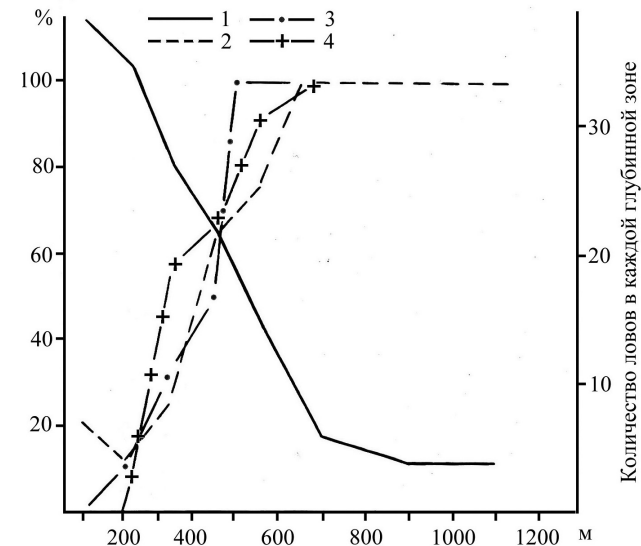


Рис. 24. Общая характеристика распределения креветок в водах Южной Африки: 1 — количество ловов в каждой глубинной зоне; 2–4 — частота встречаемости креветок, соответственно на северном (16°–22° ю. ш.), промежуточном (22°–28° ю. ш.) и южном (28°–34° ю. ш.) участках

Таблица 15

Батиметрическое распределение креветок в водах Южной Африки в 1986 году  
(частота встречаемости, %)

Виды	Глубины, м							
	100–200	200–300	300–400	400–500	500–600	600–800	800–1000	1000–1200
<i>Северный участок</i>								
<i>Parapenaeus longirostris</i>	7,9	5,7						
<i>Plesionika heterocarpus</i>	5,3	5,7						
<i>Plesionika acanthonotus</i>		2,8	18,6					
<i>Pasiphaea semispinosa</i>			3,7					
<i>Plesionika carinata</i>				18,2	6,7			
<i>Aristeus varidens</i>				13,6	20,0			
<i>Nematocarcinus africanus</i>				4,5	13,2			
<i>Aristeopsis edwardsianus</i>				4,5				
<i>Glyphus marsupialis</i>						16,7		
<i>Heterocarpus laevigatus</i>						16,7		
<i>Notostomus crosnieri</i>								25,0
<i>Южный участок</i>								
<i>Merhippolyte agulhasensis</i>			3,7	27,2				
<i>Haliporoides thriarthrus</i>				13,6				
<i>Aristeomorpha foliacea</i>				4,5				
<i>Funchalia woodwardi</i>			7,50	18,2	66,5	50,0	75,0	50,0
<i>Plesionika martia</i>				18,2	60,0	50,0		
<i>Pasiphaea grandicula</i>					26,7	16,7		
<i>Pasiphaea tarda</i>					13,2	16,7		
<i>Acanthephyra pelagica</i>						8,3	25,0	25,0
<i>Astropenaeus nitidus</i>				4,5		16,7	50,0	50,0
<i>Pasiphaea diaphana</i>						16,7		
<i>Nematocarcinus sigmoides</i>						33,3		50,0
<i>Parapontophilus gracilis</i>					6,7	16,7	25,0	25,0
<i>Acanthephyra eximia</i>								

Таблица 16

Батиметрическое распределение креветок на кромке шельфа Южной Африки  
в 1986 году (частота встречаемости, %)

Виды	Глубина, м					
	150–200	200–250	250–300	300–350	350–400	400–500
<i>Parapenaeus longirostris</i>	7,1	22,2	5,6	—	—	—
<i>Plesionika heterocarpus</i>	—	11,1	—	—	—	—
<i>Solenocera africana</i>	—	—	5,6	14,3	—	—
<i>Pasiphaea semispinosa</i>	—	—	5,6	50,0	20,0	7,7
<i>Plesionika acanthonotus</i>	—	—	5,6	21,4	30,0	7,7
<i>Merhippolyte agulhasensis</i>	—	—	—	7,1	30,0	7,7
<i>Plesionika carinata</i>	—	—	—	—	10,0	53,7
<i>Aristeus varidens</i>	—	—	—	—	—	38,4
<i>Nematocarcinus africanus</i>	—	—	—	—	—	15,4
<i>Opolophorus novaezealandiae</i>	—	—	—	—	—	7,7
<i>Psathyrocaris infirma</i>	—	—	—	—	—	7,7
Число ловов с креветками	2	2	4	7	6	9
Общее число ловов	28	9	18	14	10	13
Частота встречаемости	7,1	22,2	22,2	50,0	60,0	68,2
Количество видов креветок	1	2	4	4	4	8

одна сторона которого совпадает с изобатой 100 м, а вторая — на севере — с изобатой 200 м, а еще южнее — 300 м. Совпадают и координаты, ограничивающие эту зону с севера и юга.

Пелагический комплекс креветок

Фауна креветок, собранных в пелагиали западноафриканских вод, изучена не хуже, чем креветок донно-придонного комплекса. После появления ревизий креветок семейства Sergestidae (Vereshchaka, 2000, 2010; Judkins, Kensley, 2008) об этом можно говорить с полным основанием. Однако их исследование производилось, как правило, по материалам из приловов донных или разноглубинных рыболовных тралов, что исключило использование количественных методов. Кроме того,

Видовой состав и географическое распространение пелагических креветок в водах Намибии (по районам и в целом)

	Районы						Общее распространение 17–25°59' ю. ш.	
	Северный 17–19°59' ю. ш.		Центральный 20–22°59' ю. ш.		Южный 23–25°59' ю. ш.			
	ЧВ%	БМК%	ЧВ%	БМК%	ЧВ%	БМК%	ЧВ%	БМК%
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Parapandalus longicauda</i>	7,7	+	—	—	—	—	1,9	+
<i>Plesionika carinata</i>	53,8	2,6	16,7	0,5	—	—	19,2	0,9
<i>Systellaspis debilis</i>	38,5	0,2	5,5	+	—	—	11,5	+
<i>Acanthephyra kingsleyi</i>	23,1	2,7	5,5	0,3	—	—	7,7	+
<i>Sergia tenuiremis</i>	7,7	0,2	1,1	+	—	—	5,8	0,1
<i>Pasiphaea semispinosa</i>	84,6	32,2	11,1	13,0	19,0	15,8	31,7	16,4
<i>Oplophorus novaezealandiae</i>	69,2	15,9	88,9	61,1	80,9	26,1	80,8	38,2
<i>Gennadas brevirostris</i>	53,8	4,8	72,9	2,9	52,4	6,0	59,6	5,0
<i>Robustosergia extenuata</i>	62,5	22,2	3,3	3,4	4,8	0,1	46,1	6,9
<i>Parasergestes diapontius</i>	69,2	4,7	72,2	2,9	52,4	8,4	63,5	6,4
<i>Eusergestes arcticus</i>	46,1	12,0	61,1	1,7	61,9	17,0	57,7	8,9
<i>A pelagica</i>	23,1	0,2	33,3	0,6	14,3	1,0	23,1	0,8
<i>Gennadas talismani</i>	15,4	1,0	16,7	0,1	9,5	+	13,5	0,6
<i>A. acanthitelsonis</i>	15,4	0,4	44,4	7,3	28,6	7,2	30,8	6,6
<i>Sergia laminate</i>	7,7	0,4	16,7	0,3	14,3	0,8	13,5	0,6
<i>G. scuttatus</i>	7,7	+	5,5	+	14,3	0,2	9,6	+
<i>Deosergestes corniculum</i>	—	—	5,5	+	—	—	1,9	+
<i>Robustosergia regalis</i>	—	—	5,5	0,2	—	—	1,9	+
<i>Phorcosergia grandis</i>	—	—	33,3	3,2	19,0	1,5	19,2	1,7
<i>Sergestes atlanticus</i>	—	—	11,1	0,1	4,8	0,3	5,8	0,1
<i>Notostomus crosnieri</i>	—	—	33,3	0,7	9,5	0,6	15,4	0,4

в таких уловах обычно преобладали крупные особи крупных видов, если в кутке тралов отсутствовали мелкаячейные вставки. Именно поэтому в предыдущих главах мы избегаем использовать имеющиеся данные по пелагическим креветкам, поскольку обычно нам было неизвестно, где они пойманы: в толще или в придонных слоях воды.

Исключением оказались креветки Намибии. В сентябре-октябре 1985 г. и в апреле 1986 г. (весной и осенью Южного полушария) в сроки, приуроченные ко времени, соответственно, активного и пассивного апвеллингов, были собраны креветки к северу от 26°30' ю. ш. над глубинами 50 и 1000–4000 м. Правда, были обловлены лишь четыре горизонта между поверхностью и 200 м. Эти материалы были обработаны Макферсоном (Macpherson, 1991).

Материалы, переданные на обработку нам, были собраны осенью-зимой (апрель–начало июня) 1985 г. между 19° и 25° ю. ш. и летом (январь) 1986 г. (17°30'–25°17' ю. ш.). В первом рейсе выполнено 33 лова над глубинами 260–3600 м по горизонтам 50, 100, 200, 300, 500 и 750 м, во втором — 19 ловов над глубинами 340–2330 м по горизонтам 50, 100, 200, 500 и 750 м. Валидность определений креветок из семейства Sergestidae из вод Намибии верифицировал А. Л. Верещака, автор мировой ревизии этой группы креветок (Vereshchaka, 2000, 2010; Vereshchaka et al., 2014).

В статье Макферсона, в разделе, посвященном пелагическим декаподам, среди которых, конечно, преобладали креветки, даже не указано, сколько их было видов и какие это были виды конкретно. Из общего списка видового состава совершенно непонятно, какие из перечисленных видов пойманы в верхнем 200-метровом слое. Можно предположить, что это не более 14 видов (2 — из Oplophoridae и Acanthephyridae, 1 — Pasiphaeidae, 2 — Benthesicymidae, 8 — Sergestidae и 1 — Luciferidae). Кроме того, Макферсона интересовали только топические особенности их распределения и связь их с апвеллингом. Несмотря на это, в том, что касается этих последних, наши выводы в общих чертах совпадают.

В отличие от Макферсона, мы использовали простейшие методы количественных оценок распределения креветок. Скорость траления в обоих рейсах составляла три узла. Продолжительность тралений — 0,5–1,3 ч, поэтому для получения сравнимых данных по численности и биомассе креветок (БМК) мы пересчитывали их уловы (в экземплярах и граммах) на продолжительность лова 1 ч с помощью составления обычной пропорции. Эти величины мы считали удельной численностью креветок. Частоту встречаемости (ЧВ) каждого вида рассчитывали как долю (%) встреч от общего количества ловов.

Для удобства хронологического анализа мы разделили район исследования на три одинаковых по протяженности участка (табл. 17), равных 3° широты, т. е. 180 морским милям. За северную границу исследуемого

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Funchalia woodwardi</i>	—	—	5,5	0,6	2,8	12,6	11,5	3,3
<i>Stylopandalus richardi</i>	—	—	5,5	0,1	95	0,2	5,8	0,1
<i>Oplophorus spinosus</i>	—	—	—	—	23,8	2,7	9,6	1,5
<i>Deosergestes henseni</i>	—	—	—	—	4,8	0,3	1,9	0,1
<i>Gennadas gilchristi</i>	—	—	—	—	4,8	+	1,9	+
<i>G. propinquus</i>	—	—	—	—	4,8	+	1,9	+
<i>Plesionika acanthonotus</i>	—	—	—	—	48	0,2	1,9	+
<i>P. heterocarpus</i>	—	—	—	—	4,8	+	1,9	+
Количество ловов	13		18		21		52	
Из них осенью 1985 г.	7		9		17		33	
летом 1986 г.	6		9		4		19	
Количество видов	16		22		22		29	
Среднее количество видов в лове	6,5		4,9		4,8			
Коэффициент Жаккара	65,2		57,1		39,3			

Примечание: ЧВ — частота встречаемости в уловах,%; БМК — доля (%) в биомассе креветок; плюс (+) — сотые доли процента.

района мы приняли 17° ю. ш., так как это граница между Западноафриканской тропической зоогеографической областью и Намибией.

В водах Намибии над глубинами 260–3600 м обнаружено 29 видов креветок, относящихся к 12 родам из 5 семейств. По количеству видов доминируют семейства Sergestidae (10 видов из 7 родов), Oplophoridae (2 вида одного рода), Acanthephyridae (4 вида из 2 родов) и Benthescymidae (5 видов из рода *Gennadas*). Все эти виды, в зависимости от их ЧВ, можно подразделить на несколько групп (табл. 17). В первую мы включаем те из них, для которых ЧВ составляет более 40%. Это пять видов: *Oplophorus novaezealandiae*, отмеченный почти в каждом улове (ЧВ 80,8%) и встреченные примерно в каждом втором улове *Parasergestes diapontius* (63,5%), *Gennadas brevirostris* (59,6%), *Eusergestes arcticus* (57,7%), *Robustosergia extenuata* (42,3%). Эти виды могут быть названы фонообразующими.

Креветки второй группы составляют 20–40%. Это *Pasiphaea semispinosa* (32,7%), *Acanthephyra acanthitelsonis* (30,8%), *A. pelagica* (23,1%), *Plesionika carinata* (19,2%) и *Phorcosergia grandis* (19,2%). Их можно считать второстепенными или характерными для пелагиали этого региона.

Именно креветки этих двух групп создают своеобразие облика фауны пелагических креветок Намибии. Далее следует большая группа креветок, встречающихся значительно реже (восемь видов), но не единоразу. И, наконец, шесть видов попались в уловах лишь по одному разу, в том числе ювенильные особи эпибентосных видов *Plesionika heterocarpus* и *P. acanthonotus*, для которых пелагиаль Намибии, вероятно, представляет собой зону экспатриации.

По своей доле в биомассе креветок (БМК) резко выделяются два вида (табл. 17): *Oplophorus novaezealandiae* (38,2% БМК) и *Pasiphaea semispinosa* (16,4%). Следовательно, они составляют более половины всей БМК и именно их следует считать доминирующими в фауне пелагических креветок Намибии. Доля каждого из остальных 27 видов не превышает 9% БМК. Исключение составляет *Funchalia woodwardi*, образующая мощные скопления (Miller et al., 1983; Друтман, 1992; Роменский с соавт., 2007), но на его встречаемости, видимо, сказывается то, что этот вид ночью держится у поверхности, а днем непосредственно у дна, питаясь донными полихетами (Буруковский, Роменский, 1991).

С севера на юг креветки распределены неравномерно (см. табл. 17). Можно выделить виды, не найденные южнее 20° ю. ш. и попадающиеся только южнее 20° ю. ш., а также виды, встречающиеся повсеместно в исследованном районе. В последнюю группу входят все фонообразующие и характерные виды. Их 10, и они составляют половину всех видов, встреченных более одного раза.

Сходство между северным и центральным, а также между центральным и южным районами довольно высокое (коэффициент Жаккара 66,7 и 57,1% соответственно), а между северным и южными заметно ниже (39,3%). Это говорит о смене, хоть и довольно плавной, видового состава с севера на юг.

#### Сезонная изменчивость видового состава

Материалы собраны в осенний период 1985 г. и летний — 1986 г. Это позволяет охарактеризовать сезонные изменения в распространении креветок. Различия наблюдаются уже в количестве видов. Осенью встречены 26, а летом — 21 вид. «Выпало» восемь, но вместо них появилось три вида, не встречавшихся осенью. Все эти виды не входили в число фонообразующих. Сравнение суммарных для всего региона ЧВ и доли отдельных видов в БМК от сезона к сезону показывает, что их колебания незначительны для фонообразующих и характерных видов. Особенно это показательно для двух доминирующих видов, ЧВ которых от осени к лету меняется на 10–12% (у *Pasiphaea semispinosa*, соответственно, 30,3 и 42,1%, а у *Oplophorus novaezealandiae* — 84,8 и 73,7%), а доля в БМК практически не изменилась (0,3–1,5%) (см. табл. 16).



Зато заметно меняется распределение креветок. Особенно хорошо это выражено у фонообразующих и характерных видов. В летний период подавляющее их большинство чаще встречается в северной части региона. В осенний период ЧВ всех видов, за исключением *P. semispinosa*, в северном районе резко уменьшается, возрастая в центральной части исследованного региона. Для *P. semispinosa* наблюдается обратная картина. Еще резче это выражено в изменении доли отдельных видов в БМК района (рис. 25). Исключение здесь составляет уже *O. novaezealandiae*,

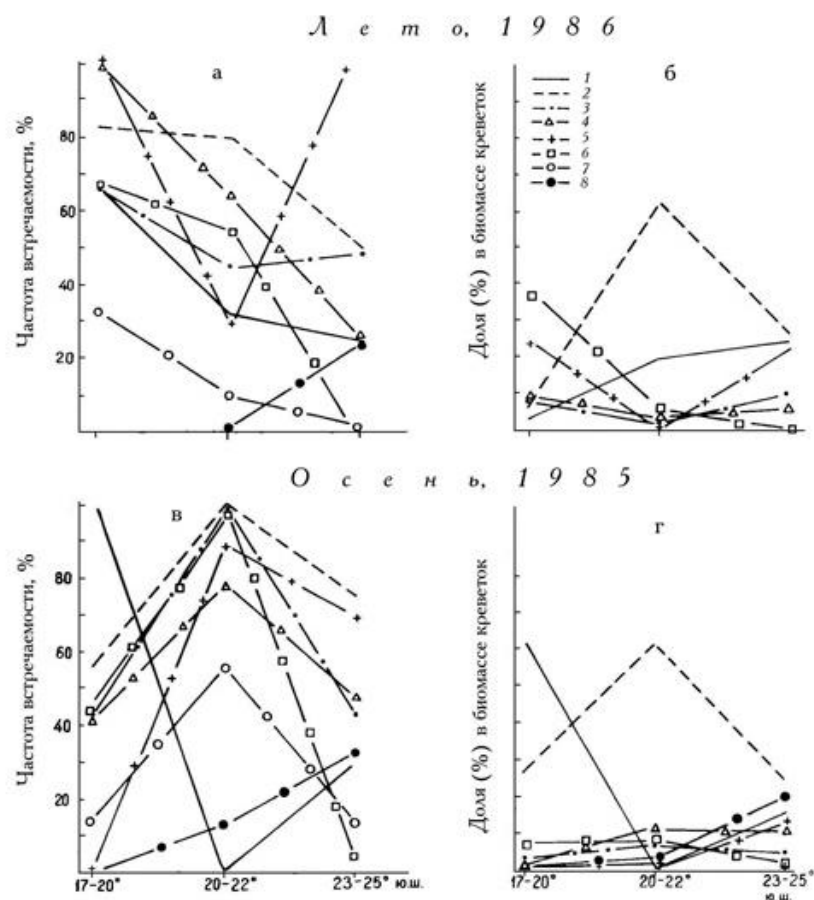


Рис. 25. Сезонная изменчивость в распределении основных видов пелагических креветок Намибии:

- 1 — *Pasiphaea semispinosa*; 2 — *Oplophorus novaezealandiae*; 3 — *Gennadas brevirostris*;  
 4 — *Parasergestes diapontius*; 5 — *Eusergestes arcticus*; 6 — *Robustosergia extenuata*;  
 7 — *Acanthephyra pelagica*; 8 — *Funchalia woodwardi*

который и летом и зимой постоянно доминирует в центральной части района, составляя там около 60 % от БМК всех видов креветок (см. рис. 25).

Можно полагать, что фауна пелагических креветок Намибии носит смешанный характер, складываясь из элементов разного происхождения.

Это подтверждается при рассмотрении того, как меняется состав креветок в зависимости от расстояния от берега (рис. 26). Обнаруживается, что фауна пелагических креветок подразделяется на две основные группы независимо от сезона года. Ядро каждой из них составляет один из доминирующих видов.

В первой, которую можно условно назвать прибрежной, над глубинами 260—400 м (над меньшими глубинами пелагические креветки вообще не встречались) абсолютно доминирует *P. semispinosa* (см. рис. 26), составляя здесь 78,7—90,9 % от БМК. Уже над верхней частью материкового склона роль *P. semispinosa* резко уменьшается.

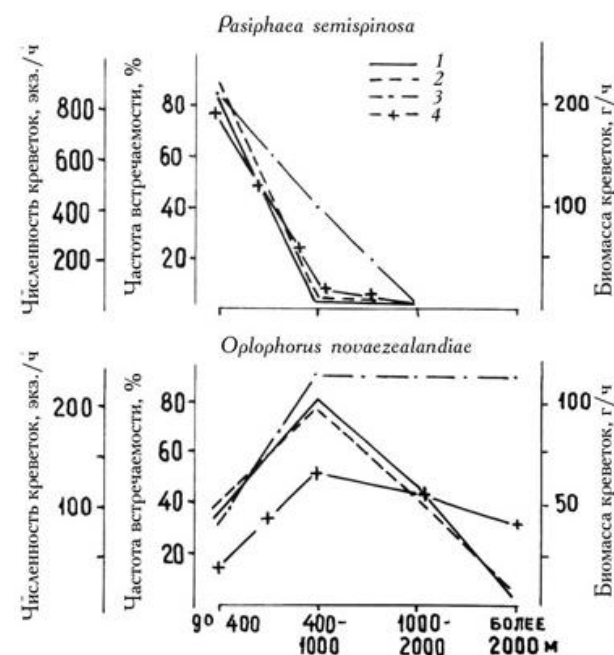


Рис. 26. Горизонтальное распределение доминирующих видов креветок (чем больше глубина, над которой велись траления, тем дальше данный лов удален от берега):

- 1 — численность (экз./ч лова); 2 — биомасса (г/ч лова); 3 — частота встречаемости, %; 4 — доля от суммарной биомассы таксоцена креветок, %

Напротив, именно над глубинами 400–1000 м преобладает *O. novaezealandiae* (см. рис. 26), составляющий над глубинами 400–2000 м 45–53% от БМК. И лишь летом над глубинами резко возросла доля в БМК *Sergia extenuata*.

Это позволяет констатировать, что в водах Намибии существуют два таксоцена креветок: «прибрежный», ограниченный водами над кромкой шельфа, и «океанический», связанный с водами над материковым склоном. Первый тяготеет к северной части Намибии (доминирование *P. semispinosa* по ее доле БМК, и по ЧВ особенно сильно выражены в районе 17–20° ю. ш.), а второй — к ее центральному и южному районам.

В пределах своего таксоцена *P. semispinosa* доминирует на всех горизонтах до 200 м, но, главным образом, на горизонте 200 м, где она составляет 100% уловов всех креветок.

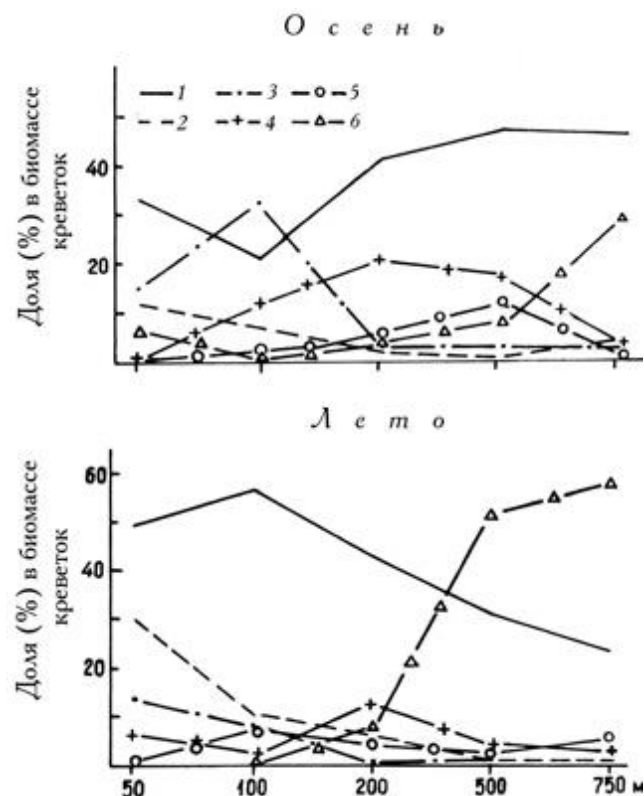


Рис. 27. Вертикальное распределение пелагических креветок «океанического» таксоцена Намибии (% от биомассы креветок таксоцена):

- 1 — *Oplophorus novaezealandiae*; 2 — *Gennadas brevirostris*; 3 — *Parasergestes diapontius*; 4 — *Eusergestes arcticus*; 5 — *Robustosergia extenuata*; 6 — *Acanthephyra acanthitelsonis*

Батиметрическая структура второго таксоцена сложнее, так как сложнее и состав его самого (рис. 27). В летний период доминирующий вид *O. novaezealandiae* преобладает на горизонтах 200, 500, 750 м, а в осенний — на горизонтах 50, 100 и 200 м. На горизонте 200 м его доля в БМК остается примерно на одном уровне. На больших глубинах (горизонты 500, 750 м) на первое место выходит *Acanthephyra acanthitelsonis*. Видимо, для *O. novaezealandiae* осень — период пополнения популяции молодью, которая тяготеет к 50-метровому поверхностному слою (Bugukovsky, 1994).

Из других черт, характерных для этих таксоценов, можно отметить, что «прибрежный» таксоцен представлен фактически одной *P. semispinosa*, так как все прочие виды значительно чаще встречаются над материковым склоном, входя в состав «океанического» таксоцена. По мере удаления от берега закономерно увеличивается общее количество видов креветок (8 над глубиной менее 400 м, 16–400 — 1000 м, 21–100 — 2000 м и 24 — над глубинами более 2000 м). Возрастает и среднее количество видов в одном улове — от 2–3 над кромкой шельфа и до 6–7 над глубинами более 1000 м.

## в) Зоогеографическая характеристика

### Донно-придонный комплекс

Все креветки региона могут быть подразделены на три группы (см. табл. 17).

Креветки первой группы обитают в северной зоне (16–22° ю. ш.). Здесь среди прочих были встречены два вида, тип ареала которых мы называем «восточноатлантическим» (*Parapenaeus longirostris* и *Plesionika heterocarpus*) и четыре вида — эндемики Западноафриканской тропической зоогеографической области (*Aristeus varidens*, *Nematocarcinus africanus*, *Plesionika carinata* и *Pasiphaea semispinosa*). Поскольку в этой зоне, кроме перечисленных выше и шести широко распространенных видов (см. табл. 17) не отмечено ни одного южноафриканского вида, можно ее отнести к южной периферии Западноафриканской тропической зоогеографической области (правда, Макферсоном из этого района описано два новых вида: *Processa namibiensis* Macpherson, 1983 (из желудка *Merluccius capensis*, 17°44' ю. ш., 11°34' в. д., глубина 70 м) и *Periclimenes andresi* Macpherson, 1988 (17°15' ю. ш., 11°27' в. д., глубина 185 м) (Macpherson, 1983, 1988), но они известны лишь по единственной находке каждый, и не исключено, что это тоже южно-тропические виды). Однако степень сходства фауны креветок этого участка с таковой Анголы очень невелика (коэффициент Жаккара 26,3). Хотя в данном

случае эта оценка мало применима из-за большой разницы в количестве видов между сравниваемыми районами.

Из двух видов, не встречавшихся в водах Анголы, *Heterocarpus laevigatus* — широко распространенный вид, известный, кроме Атлантического океана, в Индо-Вестпацифике от Южной Африки до Гавайских островов (Crosnier, Forest, 1973; Chase, 1985). В западноафриканских водах он был встречен вблизи северных границ Западноафриканской тропической зоогеографической области (Crosnier, Forest, 1973). Находка его вблизи южных границ этой области, поэтому, вполне естественна. Второй вид — *Acanthephyra pelagica* — широко распространенный вид, с антибореальным ареалом в Атлантическом океане, встречен на самом юге северного участка. До наших работ с Макферсоном (Буруковский, Роменский, 1985; Macpherson, 1991) считалось, что в южном полушарии он встречается лишь южнее 24° ю. ш. (Crosnier, Forest, 1973).

Вторая зона — промежуточная (22–28° ю. ш.). В ее пределах было встречено всего лишь шесть видов креветок. Вместе с двумя эндемиками тропической области и тремя широко распространенными видами здесь регулярно встречается южно-африканский *Merhippolyte agulhasensis* (Barnard, 1950; Macpherson, 1988). Эту зону можно с полным правом считать зоной обеднения-перехода.

В южной зоне (28–34° ю. ш.) общими с тропиками остались лишь широко распространенные виды: *Acanthephyra eximia*, *Pasiphaea tarda*, *Plesionika martia*. Ни один из них, правда, не попался в северной зоне этого региона.

Рядом с этими видами, доминирующими в южной зоне, встречаются *Haliporoides thriarthrus* — эндемик Южноафриканской провинции Индо-Вестпацифической тропической зоогеографической области, *Pasiphaea diafana* и *Nematocarcinus sigmoides*, которые тоже могут быть отнесены к эндемикам упомянутой выше провинции Намаква или Холодная Умеренная Западного побережья — *Namaqua or Cold Temperate West Coast*, как называл Кенсли (Kensley, 1981) весь регион от устья Кунене до мыса Добрая Надежды. Кенсли использовал для обоснования своей точки зрения материалы по распространению и других таксономических групп десятиногих раков, а также амфипод. Если сюда отнести упомянутых выше *Processa namibiensis* и *Periclimenes andresi*, то формально можно считать предложение Кенсли вполне оправданным (вопреки нашему прошлому мнению: Буруковский, Роменский, 1989).

Очень характерно появление в южной части региона таких обитателей умеренных вод, как антибореальные *Acanthephyra pelagica* и *Funchalia woodwardi* (Буруковский, Роменский, 1991; Буруковский, Андреева, 2010) и нотальной *Pasiphaea grandicula* (Буруковский, 1976).

В качестве заключительной «реплики» к данному разделу хотим вернуться к табл. 13, которая не только подтверждает наличие мозаичности

и разреженности распространения креветок в водах южного региона, но и уточняет южные границы их ареалов. Более глубоководные виды — типичные обитатели верхней части материкового склона (*Aristeus varidens* и *Nematocarcinus africanus*, *Plesionika carinata*), продвинуты на юг значительно дальше, чем виды кромки шельфа, и эта же самая особенность характерна для них на севере, где у берегов Западной Сахары они проникают на север дальше остальных видов.

Но в целом, как и район Западной Сахары, южный регион несет все черты зоны «обеднения-перехода» между двумя зоогеографическими областями (Дарлингтон, 1966).

### Пелагический комплекс

Судя по литературным данным (Macpherson, 1983, 1988; Vereshchaka, 2000; Kensley, 2006), встреченные нами креветки далеко не исчерпывают фауну пелагиали Намибии, но это не мешает нам сделать попытку ее зоогеографического анализа.

Несмотря на то, что креветки были собраны пелагическими орудиями лова, среди них встречены как типично пелагические виды (подавляющее большинство): *Sergestes sensu lato* spp., *Sergia sensu lato* spp., *Gennadas* spp., Oplophoridae, Acanthephyridae, *Stylopandalus richardi*, так и эпибентосные, и придонные виды (*Pasiphaea semispinosa*, *Plesionika* spp., *Parapandalus longicauda*). Распространение креветок из второй группы хорошо соответствует типам ареалов, выделенным нами при районировании западноафриканских вод на примере донных креветок (Буруковский, 1998). У других же видов оно не укладывается в эти рамки, но хорошо соответствует типам ареалов, предложенным Несисом (1985) для океанических головоногих моллюсков.

С учетом этого можно выделить следующие типы ареалов для креветок пелагиали Намибии:

1. Эндемики Западноафриканской Тропической зоогеографической области. Это виды, обитающие преимущественно в районе от Рас-Нуадибу (21°30' с. ш.) до устья Кунене (17° ю. ш.). В водах Намибии они встречаются до 22–25° ю. ш. и лишь *Pasiphaea semispinosa* заходит значительно дальше на юг: до 28° ю. ш. по нашим данным (Буруковский, Роменский, 1985), и даже еще южнее 33° ю. ш. (Gibbons et al., 1994). Сюда входят три вида: *P. semispinosa*, *Acanthephyra kingsleyi*, *Plesionika carinata*.

2. Восточноатлантические виды. Креветки, обитающие в Средиземноморско-Лузитанской и Западноафриканской Тропической зоогеографических областях. На воды Намибии приходится южная граница их ареала (Буруковский, Роменский, 1985, 1989). Это два вида: *Plesionika heterocarpus*, *P. acanthonotus*.

3. Эндемики южно-африканской провинции Индо-Вестпацифической зоогеографической области. С той или иной долей уверенности сюда можно отнести лишь *G. gilchristi* (судя по данным Barnard, 1950; Crosnier, Forest, 1973).

4. Тропические атлантические виды. Сюда мы относим один вид: *Robustosergia extenuata* (Vereshchaka, 2000).

5. Виды с широко тропическими ареалами. Самая большая группа, в которую входят 18 видов. Это в основном *Sergia sensu lato* spp., *Sergestes sensu lato* spp. и *Gennadas* spp.

6. Тропическо-бореально-нотальные виды — *Systellaspis debilis* и при-мыкающая к ней *Acanthephyra pelagica*, отличающаяся от предыдущего тем, что не встречается в экваториальных водах.

7. Циркумнотальные виды — *Funchalia woodwardi* и *Oplophorus novaezealandiae* (у первого вида в Атлантическом океане ареал бицентральный).

Из 29 видов креветок, встреченных в пелагиали Намибии между 17 и 25° ю. ш., 25, т. е. 83,3%, обычны для тропиков и субтропиков. Три из них — эндемики Западноафриканской Тропической зоогеографической области, так как заселяют ее от 21–16° с. ш. до 17° ю. ш. и южнее. Это позволяет считать Намибию южной периферией этой области, по крайней мере, для видов, обитающих над кромкой шельфа и батиейю.

Два циркумнотальных вида, один из которых относится к доминирующим видам данного региона среди пелагических креветок, обитающих над кромкой шельфа и материковым склоном Намибии, создают впечатление смешения трех разнородных географических элементов. Возможно, это характерно для переходных участков между южной субтропической и нотальной зонами (Несис, 1985).

Но на самом деле здесь обнаруживается более сложная картина. Собственно смешение наблюдается на уровне фонообразующих видов, которые в той или иной степени заселяют весь этот регион над глубинами 260–3600 м на глубинах 50–750 м.

На этом фоне выделяется тропическая по происхождению *Pasiphaea semispinosa*, концентрации которой в виде узкой ленточки располагаются над кромкой шельфа, и циркумнотальный *Oplophorus novaezealandiae*, скопления которого тянутся параллельно первым, но мористее, над материковым склоном в северной части района. Пространственно они разобщены. Примерно до 20° ю. ш. *P. semispinosa* составляет до 100%, а южнее — 0,5–1% уловов. Там, где доля этого вида в БМК возрастает до 70%, из уловов исчезает *O. novaezealandiae*.

Бенгельское течение располагается на расстоянии около 100 миль от берега, ширина шельфа Намибии варьирует от 70 миль на севере до 15 миль в районе Людерица и опять увеличивается, достигая на юге района почти 100 миль (Авилов, 1965). Нижняя граница течения находится

на глубинах 100–110 м (Литвин, Руденко, 1973). В результате этого «прибрежный» таксоцен, представленный *P. semispinosa*, обитает в толще воды между кромкой шельфа и зоной воздействия апвеллинга, достигающей глубин 300–500 м (Латун, 1962), и восточной границей Бенгельского течения. Тропический по происхождению вид, *P. semispinosa*, приносится сюда Ангольским течением в периоды его усиления (Буруковский, 2000). Гидрологическая обстановка в данном регионе способствует завершению эмбрионального развития яиц, уже отложенных креветкой на плеоподы, но не создает условий для развития гонад. Это позволяет предположить, что воды Намибии служат для *P. semispinosa* зоной экспатриации, аналогичной Баренцеву морю для креветки *Pandalus borealis* (Брызгин, 1982).

«Океанический» таксоцен во главе с *O. novaezealandiae* связан с самим Бенгельским течением, которое приносит этот вид из Нотальной зоны, служащей для циркумнотального вида *O. novaezealandiae* основной ареала. В отличие от предыдущего вида, *O. novaezealandiae* в водах Бенгельского течения находит вполне благоприятные условия для полной реализации своего жизненного цикла (Burukovsky, 1994).

#### г) Батиметрическое распределение

В северной зоне батиметрическое распределение креветок сохраняет все особенности, характерные для района Анголы (табл. 14, рис. 21, Буруковский, 1978а). Несмотря на общее уменьшение числа видов и частоты встречаемости каждого вида по сравнению с водами Анголы, здесь тоже присутствуют таксоцены кромки шельфа и верхней части материкового склона (таксоцены собственно шельфа оказались для нас недоступными, а материал по креветкам нижней части склона слишком невелик, чтобы делать сколько-нибудь уверенные выводы). Они состоят из видов, которые были руководящими, характерными или сопутствующими в соответствующих таксоценах креветок Юго-Восточной Атлантики, и такую же роль они играют в водах Намибии (см. табл. 15), если ориентироваться на их частоту встречаемости.

Единственный вид, о котором можно сказать, что он «чувствует себя лучше», чем в других регионах западноафриканских вод, это *Plesionika acanthonotus*. Если на всем протяжении от Марокко до южной Анголы он встречался нам единичными экземплярами: не более десятка экземпляров за 0,5–1 час траления, и всегда совместно с другими видами креветок, то южнее 17° ю. ш. этот вид попадает в уловы сотнями, а иногда и тысячами экземпляров, и, как правило, единственным видом в улове.

Налицо параллель с аналогичными поимками другого представителя этого рода. *Plesionika heterocarpus* в прибрежных водах Западной Сахары (см. ниже) тоже дает вспышку численности, образует одновидовые

поселения. Нечто подобное демонстрирует южноафриканский вид *Merhippolyte agulhasensis*, который тоже встречается поодиночке (за исключением одного случая в собственно переходной зоне).

Исследование более дробного батиметрического распределения креветок на кромке шельфа по материалам 1986 г. (Буруковский, Роменский, 1989; табл. 16) хорошо подтверждает написанное выше. Можно лишь добавить, что уловы, в которых в течение получаса-часа траления был найден единственный вид, в пределах кромки шельфа были характерны не только для упомянутых выше видов, но и для *Parapenaeus longirostris*.

В южной зоне бросается в глаза отсутствие в уловах креветок из таксоцены кромки шельфа. Среди креветок материкового склона по частоте встречаемости и по значению в уловах руководящим видом становится *Funchalia woodwardi*, которая на глубинах 500–900 м попадает в каждом улове. Но глубины максимальной частоты встречаемости и наибольшего значения этого вида в уловах не совпадают. Чаще всего *F. woodwardi* ловится на глубинах 500 м и более, составляя там до трети биомассы всех креветок таксоцены, тогда как на меньших глубинах, где ЧВ вида составляет 5–10 %, он дает почти 90 % биомассы креветок. Это свидетельствует о сильных изменениях степени агрегированности вида, который образует плотные скопления в приповерхностных слоях воды в зоне обитания океанического таксоцены пелагических креветок (см. выше, а также Буруковский, Роменский, 1991; Буруковский, 2011; Роменский с соавт., 2007). Благодаря этому *F. woodwardi* — связующее звено между дном и эпипелагиалью.

*Plesionika martia*, играющая одну из руководящих ролей в таксоцене материкового склона Марокко (Средиземноморско-Лузитанская зоогеографическая область) и не встречавшаяся там на кромке шельфа (за исключением единственного случая) (Буруковский, 1980а), а в пределах тропической Африки обитающая только на кромке шельфа (Буруковский, 1978а), в Южной Африке опять занимает одно из ведущих мест в таксоцене материкового склона (особенно на глубинах 500–800 м). Причины этого будут обсуждаться ниже.

Итак, для южноафриканских вод в целом характерно:

1. Общая низкая ЧВ креветок, как следствие разреженности их распределения в регионе. Это обусловлено особенностями осадкообразования. А именно, бедностью илистыми грунтами терригенного происхождения и, напротив, широчайшим распространением более жестких, мелкопесчаных грунтов, в том числе и тоже терригенного происхождения.

2. Отдельные виды креветок, имеющих тропическое происхождение, достигают 22° ю. ш., что примерно совпадает с южным пределом проникновения теплых придонных вод с одной стороны, и самым северным пределом воздействия Бенгельского течения на прибрежные районы — с другой.

3. Элементы фауны креветок Южноафриканской провинции Индо-Вестпацифической зоогеографической области («провинция Намак-ва» — по Кенсли, 1981) обитают южнее 22° ю. ш., а в районе от 29° ю. ш. и до южной оконечности Африки существует характерная годовая динамика апвеллинга, усиливающегося летом южного полушария, и ослабевающего зимой. Здесь же появляются виды материкового склона бореальной климатической зоны и нотальные виды.

4. В районе между 22–23° и 28–29° ю. ш. обитает смешанная и очень обедненная фауна креветок. Здесь интенсивность апвеллинга в течение года не меняется. Благодаря этому сформировался типичный район «обеднения-перехода» (Дарлингтон, 1966; Несис, 1980).

5. В районе существует бескреветочная зона, аналогичная таковой у Западной Сахары. В обоих случаях они находятся в участках, подверженных воздействию летних апвеллингов, что и приводит к возникновению в формально тропических и субтропических областях участков, где условия более соответствуют бореальной или нотальной зонам.

В зоне обеднения-перехода, наряду с общим обеднением видовой разнообразия фауны креветок, наблюдается возрастание роли некоторых видов креветок, образующих одновидовые поселения.

## 8. Общие закономерности распространения и распределения креветок в западноафриканских водах

Уже в процессе описания видового состава креветок, изменений его качественных и других характеристик от региона к региону, от участка к участку внутри каждого региона, в зависимости от глубины обитания и состава субстрата, были выявлены некоторые особенности, которые не зависят от таксономического состава уловов и экологии отдельных видов. Эти особенности мы назвали интегральными характеристиками распространения креветок. В их число входят частота встречаемости креветок в уловах; общее количество видов, встреченных в данной глубинной зоне; среднее количество видов в улове; коэффициент видовой разнообразия (по Глиссону). Последняя интегральная характеристика будет подвергнута анализу значительно ниже, в отдельном разделе.

### а) Частота встречаемости креветок в уловах

Общая ЧВ креветок испытывает заметные колебания от региона к региону (от 31,6 % до 100 %), от участка к участку внутри каждого региона,

и по глубинам (табл. 18). Внутри регионов эти колебания могут быть выражены еще сильнее — вплоть до полного отсутствия креветок в уловах.

Таблица 18

**Частота встречаемости креветок в различных районах западноафриканских вод и ее изменения**

Районы	Частота встречаемости, %		
	Общая для региона и отдельных его участков	Шельф (до 100 м)	Кромка шельфа (глубже 300 м) и материковый склон
Марокко	59	42	100
35°15'–34° с. ш.	100	100	100
33°59'–32° с. ш.	78,2	8,0	100
31°59'–28° с. ш.	51,0	0	100
Западная Сахара	68	45	100
23° с. ш.	50	28,5	100
22° с. ш.	62	33,3	100
21° с. ш.	100	100	100
Мавритания	84,8	43	100
20°32'–19° с. ш.	78,6	—	100
18°59'–18° с. ш.	86,9	—	100
17°59'–17° с. ш.	84,6	—	100
16°59'–16° с. ш.	93,5	—	100
ЦВА*	65,8	80	100
12°–11° с. ш.	71,5	64,3	100
09°–07° с. ш.	67,0	65,9	100
07°–04°30 с. ш.	70,5	74	100
ЮВА**	87,5	95	100
Южная Африка	39,4	10,5	100
16°–22° ю. ш.	32,6	21,0	100
22°–28° ю. ш.	31,6	0	100
28°–34° ю. ш.	50,9	0	100

\* Центрально-Восточная Атлантика.

\*\* Юго-Восточная Атлантика.

Эти вариации частоты встречаемости креветок в уловах закономерны и имеют характер клинальной изменчивости двух типов. Первый — изменения частоты встречаемости с глубиной (см. табл. 18). В ее пределах наблюдаются все переходы: от участков, где креветки встречаются во всех уловах, независимо от глубины обитания (север Марокко, район Рас-Нуадибу, северные районы Анголы), до районов, где ЧВ с глубиной испытывает сильные колебания.

Везде, где наблюдаются подобные колебания частоты встречаемости креветок в уловах, они привязаны к различным частям шельфа и его кромки. Но всюду наблюдается ее закономерное возрастание с глубиной от нижней части шельфа и достижение 100 % с глубины 300 м. Все отклонения от такого гладкого хода кривой, наблюдаемые в нижней части шельфа и в его прикромочной части, всегда связаны с характером грунта. В районе Марокко — это выходы скальных пород на среднем участке марокканского шельфа; в районе Мавритании — участки, характеризующиеся каменистыми и крупно-песчаными грунтами, тянущиеся с небольшими перерывами вдоль всего побережья; в районе Либерии — это полоса малопродуктивных жестких грунтов, разделяющих мелководные и склоновые илистые поля; у Анголы, Конго и Габона — аналогичные полосы песчаных грунтов. Одна из причин низкой встречаемости креветок в водах Южной Африки — широчайшее распространение в данном районе именно песчаных грунтов и очень низкая доля илов в терригенном материале берегового стока. Это хорошо подтверждается и повышением общей частоты встречаемости креветок (вне фронтальных зон) там, где имеются в изобилии мягкие илы терригенного происхождения, и стопроцентной частотой встречаемости креветок на материковом склоне, для которого характерны именно илистые грунты.

Следовательно, **характер субстрата — один из важнейших интегральных факторов, определяющих особенности распространения креветок донно-придонного комплекса вообще, вне зависимости от их таксономической принадлежности.** Именно он словно «просвечивает» сквозь изменения частоты встречаемости креветок.

Второй тип клинальной изменчивости частоты встречаемости креветок своим возникновением обязан тому, что большая часть побережья западной Африки практически тянется с севера на юг, за исключением северного побережья Гвинейского залива, которое фактически тянется с запада на восток. Соответственно этому наблюдается закономерное широтное изменение частоты встречаемости креветок в некоторых районах западноафриканских вод (с севера на юг — в северном, и с юга на север — в южном полушариях). Это непосредственно приходится на два конкретных участка шельфа (табл. 18). В результате возникают два участка с очень обедненной фауной креветок или вообще лишенные ее. Обе зоны симметричны относительно экватора (от 34 до 22° с. ш. и от 22

до 34° ю. ш.) и находятся, соответственно, на северной и южной границах между тропической и субтропическими зонами. Их положение совпадает с теми районами функционирования пассатов, где происходит усиление апвеллинга в летнее время. Подъемы холодных глубинных вод в летнее время сужают годовой диапазон колебания температур, нивелируя в этих районах разницу между летними и зимними температурами воды. В результате этого на мелководьях северной и южной границ тропической зоны западноафриканских вод образовались участки с условиями, присущими не для субтропическо-тропического, а умеренного климата.

Это объясняет, почему именно здесь фауна креветок резко обеднена или исчезает вовсе. Действительно, глубоководные креветки, хоть и адаптированы к жизни при относительно низких температурах, но в условиях их относительной стабильности и, как будет показано ниже, подчиняясь их стратификации. Они не могут выйти на шельф и его кромку, если нет ее колебаний или если она сохраняет свою целостность.

Креветки из сопредельных регионов, характерные для этой батиметрической зоны, — типичные представители тропической и субтропической областей. Они приспособлены к жизни только при температурах выше 14–15 °С. Следовательно, источник, откуда могли бы попасть в эти районы виды, аналогичные типичным представителям бореальной зоны, отсутствует. Для южной Африки, например, ближайший район обитания таких видов — южная оконечности Южной Америки, отделенный огромными пространствами океана.

Не случайно, что именно в этих районах находятся границы крупных зоогеографических единиц. Именно здесь происходит резкая смена видового состава и они, по сути, представляют собой типичные зоны «обеднения-перехода» (Дарлингтон, 1966; Несис, 1980), и могут быть специальным зоогеографическим выделом, пограничной зоной зоогеографической области (см. ниже, и Буруковский, 1998).

Интересную параллель с нашими наблюдениями представляет распространение брахиопод, червей сипункулид и каракатиц (Зезина, 1976; Мурина, 1977, 1978; Несис, 1980б), которые очень бедно представлены в северной пограничной зоне и не были встречены на шельфе южной пограничной зоны от Луанды до Людерица. Можно предположить, что это явление типично именно для западного побережья континентов, так как именно здесь развита пассатная деятельность со всеми вытекающими отсюда следствиями.

#### Общее количество видов креветок по глубинам и их среднее количество в улове

Количество видов креветок на разных глубинах колеблется от 2 до 22 видов (рис. 28, А), во всех регионах увеличиваясь с увеличением глубины. Можно выделить два типа изменения количества видов креветок

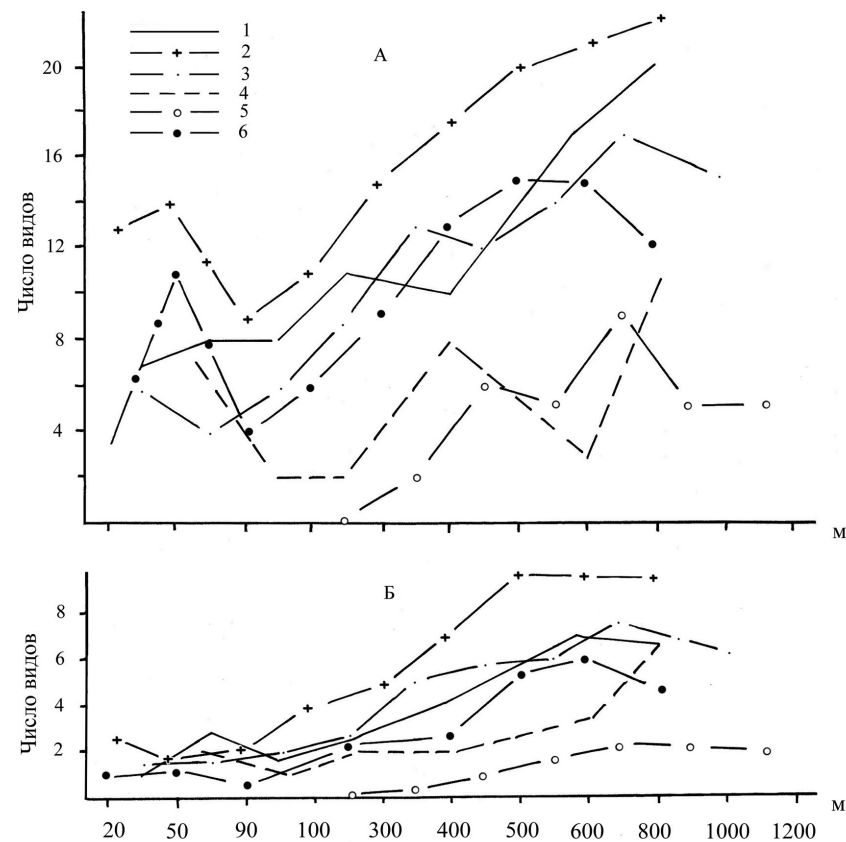


Рис. 28. Изменение количества видов креветок в уловах в зависимости от глубины: А — общее количество видов креветок в данной глубинной зоне; Б — среднее количество видов на улов; 1 — воды Марокко; 2 — Центрально-Восточной Атлантики; 3 — Юго Восточной Атлантики; 4 — воды Южной Сахары (южный участок); 5 — воды Южной Африки; 6 — воды Мавритании

с глубиной. Первый наблюдается в пограничных субрегионах, где диапазон изменений количества видов заметно сужается. Одновременно для него характерны сильные колебания видов от горизонта к горизонту, при общем меньшем количестве видов.

Второй характерен для центральных участков зоогеографических областей. Здесь количество видов с увеличением глубины возрастает очень сильно — в 2,5–3 раза. Несмотря на некоторые вариации, ход кривых во всех этих районах очень сходен. Обращает внимание лишь повышенное, по сравнению с другими районами, количество видов на шельфе Центрально-Восточной Атлантики.

Среднее количество видов креветок в одном улове (рис. 28, Б) в разных районах и на разных глубинах варьирует от одного до 10. Во всех районах, в том числе в Мексиканском заливе (Буруковский, 1981) до глубин 800 м существует общая закономерность: **чем больше глубина, тем больше среднее количество видов креветок в улове**. Резкое увеличение числа видов на шельфе Центрально-Восточной Атлантики не сопровождается увеличением среднего количества видов креветок в улове (сравнить рис. 28, А, Б). Это следствие мозаичности донных отложений на шельфе вообще, и таких районов, как Гвинея-Бисау и Сьерра-Леоне — в особенности. Здесь участки илистых грунтов сменяются песчаными или каменистыми и т. п. Большое количество разных видов распределяются небольшими группами по разным биотопам. Облов разных биотопов с разным видовым составом и дал суммарное увеличение числа видов.

В тех районах, где мы имели возможность собрать креветок с глубин, больших 800 м, среднее количество видов в одном улове на этих глубинах несколько уменьшается. **Максимум числа видов креветок в одном улове приходится на глубины 700–800 м**. Продолжая эту тенденцию, можно прийти к предположению, что на ложе океана креветочные таксоцены должны состоять из одного вида. Это, например, наблюдается в абиссали Курило-Камчатского желоба (Зенкевич и др., 1955).

В противоположность шельфу с его мозаичностью для материкового склона характерна большая однородность условий, в результате чего, например, в районе от Габона до Намибии богатая видами фауна креветок настолько однородна, что возникает представление о некоем вполне определенном ландшафте.

Остается вопрос выяснения причины этого явления, что мы постараемся сделать ниже.

### *б) Зоогеографическое районирование вод Западной Африки по фауне креветок*

Фауна креветок западноафриканских вод была объектом изучения на протяжении почти полутора столетий, особенно пристально — в течение последних примерно 60 лет (хронику исследований — см. выше). Существует, однако, очень мало попыток ее зоогеографического анализа. Это работы Кронье и Форе (Crosnier, Forest, 1973), выполненная по относительно небольшому числу видов глубоководных креветок, и Кенсли (Kensley, 1981), посвященная только амфиподам и высшим декаподам Южной Африки. Наши материалы — результат 30 лет исследований, что позволило собрать обширный фаунистический материал по креветкам западноафриканских вод и заметить некоторые закономерности в расположении зоогеографических границ для

разных батиметрических группировок креветок, а также исследовать особенности их распространения в приграничных районах (Буруковский, 1998). Работа Макферсона (Macpherson, 1991), хоть и называется «Biogeography and community structure of the decapod crustacean fauna off Namibia (Southeast Atlantic)», решает совсем другие проблемы, нежели те, что ставим мы в данном разделе. Наша цель — собственно зоогеографический анализ фауны креветок западноафриканских вод.

Для этого мы использовали два массива материалов, полученных разными методами. Первый массив — литературные данные о находках креветок в западноафриканских водах или сведения об их ареалах. Примерно за 150 лет исследований креветок этого гигантского региона было опубликовано более 200 работ, содержащих сведения о креветках. Упомянем те из них, что имеют наиболее важное значение для наших целей.

Фауна креветок Марокко от 36° с. ш. до 21°40' с. ш. освещена в нескольких работах (Maurin, 1968; Lagardère, 1971; Abbes, Casanova, 1973; Буруковский, 1980, 1982). Видовой состав и распространение креветок от 21°40' до 16° с. ш. частично описаны Maurin, 1968, но главным образом в работе Буруковского и Роменского (1995). Фауна района от 12° до 4°10' с. ш. описана в работах Холтхойса (Holthuis, 1951) и Буруковского (1988, 1989). Фауна креветок Гвинейского залива изучена плохо. Имеются лишь сведения о находках отдельных видов (Forest, 1964; Le Loeuf, Intes, 1968; Crosnier, 1965; Rossignol, 1962, Букатин с соавт., 1982, и ряд других). Монография Кронье и Форе (Crosnier, Forest, 1966) по креветкам семейства Alpheidae посвящена преимущественно описанию островной фауны. Наиболее изучен участок шельфа и материкового склона от экватора до 10–12° ю. ш. (Holthuis, 1951, 1952; Crosnier, 1969, 1972; Crosnier, Forest, 1964, 1965, 1968, 1969, 1973; Ribeiro, 1970; Буруковский, 1978; Буруковский, Роменский, 1979). Отрывочные данные о фауне креветок южнее 17° ю. ш. есть в монографии Барнарда (Barnard, 1950), в нескольких статьях (Lebour, 1954; Grindley, Penrith, 1965; Kensley, 1970), подробной работе Кенсли (Kensley, 1981), статьях Буруковского (1976, 1992; Буруковский, Роменский, 1979, 1980, 1985, 1989) и Макферсона (Macpherson, 1983, 1984, 1988, 1990, 1991).

Анализ перечисленных выше источников позволил установить, что в водах Западной Африки между 36° с. ш. и 35° ю. ш. встречаются 254 вида креветок, относящихся к 26 семействам и 109 родам, но из них 230 видов креветок донно-придонного комплекса, относящихся к 90 родам из 25 семейств. Именно ареалы последних стали основой первого массива данных, использованных нами.

Второй массив — материалы траловых съемок. Данные по их видовому составу были использованы в наших цитированных выше работах, кроме того, анализ количественного распределения креветок, особенно



в переходных зонах, позволил исследовать ряд других аспектов их распространения, практически не затронутых в тех публикациях. В каждом районе съемки выполнялись траления в соответствии с заранее выбранной сеткой по разрезам, расстояние между которыми составляло примерно 30 миль.

Нами использованы три методических подхода. Первый — анализ типов ареалов, характерных для креветок западноафриканских вод (см. ниже). Второй — определение положения границ ареалов видов. Мы исходим из допущения, что положение зоогеографических границ как бы маркируется сгущением границ распространения отдельных видов (Семенов, 1982; Несис, 1982), т. е. увеличением частоты встречаемости границ видовых ареалов на данном участке. Третий состоит в анализе распределения креветок в пограничных районах по материалам траловых съемок от одной точки поймки к другой, что позволяет исследовать аспекты распространения креветок вблизи границ между регионами с шагом в 30 миль, уточнить положение границы ареалов вблизи них и получить представление о форме самих границ регионов. Эти три подхода условно можно обозначить, как макро-, мезо- и микромасштабный анализ распространения креветок.

#### Географическое распространение креветок в западноафриканских водах (макромасштабный подход)

В процессе разделения 230 видов креветок исследуемого региона на группы с одинаковыми типами ареалов (Толмачев, 1962) мы столкнулись с тем, что к ним не применим в полном объеме подход Семенова (1972, 1973), так как количество альфа-регионов становится практически равным количеству видов креветок, встречающихся у Западной Африки. Это неизбежно при использовании сравнительно небольшого количества видов одного таксона. Показался нам неприменимым и другой подход — выделение типов ареалов без учета особенностей распределения креветок за пределами данного региона. Мы сочли необходимым учитывать, распространен ли данный вид за пределами западноафриканских вод, и если да, то как.

В результате выделяемые нами группировки креветок оказываются географическими элементами фауны (Алехин, 1944; К. В. Беклемишев, 1967, 1969; Зезина, 1970; Семенов, 1973). Это позволяет пренебречь проблемами в изученности большого числа видов, известных лишь по небольшому числу находок, и взять за наименьшую единицу районирования зоогеографическую область. В результате были обнаружены четыре группы типов ареалов.

1. Ареалы эндемичных видов данной зоогеографической области: виды, чье распространение не выходит за ее пределы.

2. Ареалы интеррегиональных видов. Эти виды встречаются более, чем в одной зоогеографической области, но в пределах данного океанического побережья.

3. Ареалы трансокеанских видов. Эти виды встречаются и у противоположного побережья океана.

4. Ареалы широко распространенных видов. Они охватывают более одной зоогеографической области и более одного океана.

Пользуясь таким критерием, для креветок западноафриканских вод можно выделить следующие типы ареалов (название областей: по Briggs, 1974).

1. Эндемики Средиземноморско-Лузитанской зоогеографической области: виды, обитающие от Южной Англии и Ирландии, до африканского побережья не южнее мыса Рас-Нуадибу ( $21^{\circ}30'$  с. ш.) и в Средиземном море. 17 видов.

2. Эндемики Западноафриканской тропической зоогеографической области: виды, обитающие у Западной Африки не севернее  $26^{\circ}$  с. ш. и не южнее  $21^{\circ}$ – $22^{\circ}$  ю. ш. 43 вида.

3. Эндемики Южноафриканской провинции Индо-Вестпацифической зоогеографической области. Обитают у Южной Африки и заходят в Атлантический океан не севернее  $22^{\circ}$  ю. ш. семь видов.

4. Восточно-атлантические виды. Населяют Средиземноморско-Лузитанскую и Западноафриканскую тропическую зоогеографические области. 23 вида.

5. Северо-восточно-атлантические виды. Распространены от Норвегии или Северного моря до Африки, но у ее западного побережья не опускающиеся южнее центрального Марокко или мыса Рас-Нуадибу; встречаются в Средиземном море. восемь видов.

6. Амфиатлантические виды, встречающиеся в восточной и западной Атлантике. 30 видов.

7. Широко распространенные виды. Встречаются, кроме Атлантического, также в Индо-Вестпацифике и (или) в восточной части Тихого океана. 61 вид.

8. Островные виды. Обитают у островов Канарских, Зеленого мыса, Пагалу, Принсипе и Сан-Томе, но не у западноафриканского побережья. 13 видов.

Изученность распространения 48 пелагических видов, связь которых с дном опосредована или вообще проблематична, недостаточна для того, чтобы даже условно отнести их к какому-либо типу ареала, поэтому часть материалов, касающиеся их, тоже не могла быть нами использована.

Итак, в западноафриканских водах имеются три пространственно разобщенные фаунистические комплексы креветок. В каждом из них более или менее преобладают интеррегиональные, амфиатлантические и широко распространенные виды. Комплексы различаются прежде

всего составом эндемиков, которые маркируют принадлежность каждого комплекса к зоогеографической области (Briggs, 1974): Средиземноморско-Лузитанской, Западноафриканской тропической и Индо-Вестпафической.

#### Положение зоогеографических границ (мезомасштабный подход)

В предыдущем разделе мы выделяли типы ареалов, пренебрегая границами распространения конкретных видов. В этом мы, напротив, обращаем внимание именно на распределение границ ареалов и мест их наибольшего сгущения. При определении положения зоогеографических границ нам не важно, к какому типу ареала относится данный вид, существенно лишь положение самих границ. Задача облегчается тем, что, как уже упоминалось, западное побережье континента тянется почти меридионально, из-за чего форма ареалов приближается к линейной, вытянутой с севера на юг. Почти широтное положение побережья Гвинейского залива никак не отражается на результатах исследования. Это позволяет в качестве границ принимать северные и южные пределы обитания каждого вида, что не противоречит широко принятым определениям ареала и его границ для донных и придонных видов (Толмачев, 1962; Дарлингтон, 1966; К. В. Беклемишев, 1969; Семенов, 1972). Мы не смогли использовать в полном объеме имеющиеся материалы по распространению креветок, так как многие виды известны лишь по единичным находкам, например, *Bythocaris cosmetops* или значительная часть *Alpheidae*, *Processa namibiensis*, *Pasiphaea diaphana* (Holthuis, 1951; Crosnier, Forest, 1973; Macpherson, 1983; Буруковский, Роменский, 1980) и тому подобные виды. Исключены также островные виды и те, у которых границы ареалов лежат за пределами западноафриканских вод. В результате пригодными для анализа оказались лишь немногим более 90 видов.

Большая протяженность береговой линии африканского континента с севера на юг, более 70° по широте, заставила нас выбрать в качестве классового промежутка отрезок в 6° по широте, т. е. около 670 км. Это достаточно грубо, но на данном этапе изученности уменьшить его невозможно из-за неясности положения границ ареалов многих видов, приводимых в литературе.

Построенное по этим данным распределение частот встречаемости границ распространения каждого вида (рис. 29) выявило наличие двух районов их сгущения: 12°–24° с. ш. и 0°–12° ю. ш. В какой-то степени они демонстрируют совпадение с границами соответствующих зоогеографических областей (Ekman, 1935; Balss, 1957), но их расплывчатость и сглаженность кажется чрезмерной по сравнению с определенностью литературных данных. Мы предположили, что расплывчатость районов сгущения границ ареалов — эффект суммирования данных для разных

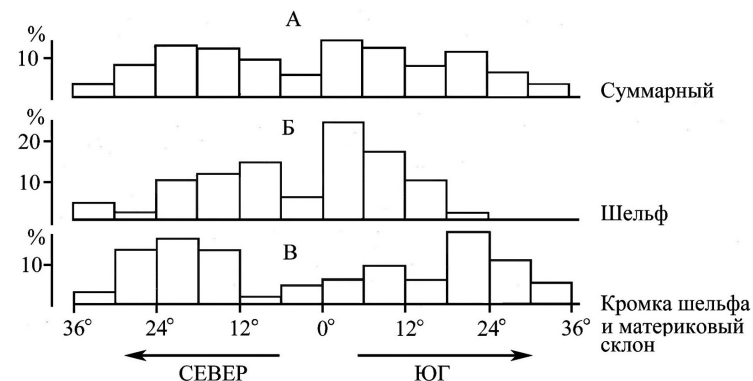


Рис. 29. Распределение частот встречаемости границ ареалов креветок в водах Западной Африки:  
А — суммарное; Б — на шельфе; В — на кромке шельфа и материковом склоне

фаун, прежде всего креветок шельфа, кромки шельфа и верхней части материкового склона.

Действительно, распределение частот границ распространения видов, относящихся к той и другой фауне по отдельности (см. рис. 29, Б, В), показывает, что зоны сгущения оказываются выраженными резче и к тому же не совпадают друг с другом. У шельфовых креветок зоны сгущения видовых границ и, следовательно, границы между Западноафриканской тропической и смежными с ней областями, расположены значительно ближе к экватору, чем у креветок кромки шельфа и верхней батииали, и в южном полушарии они ближе к нему, чем в северном: соответственно 6°–12° с. ш. и 0°–6° ю. ш. У более глубоководных видов эти границы, наоборот, раздвинуты до пределов тропической зоны. Небольшое сгущение границ склоновых видов в районе 6°–12° ю. ш. — артефакт, так как район между 12° и 17° ю. ш. недоступен для тралений: береговой откос здесь сразу переходит в крутой материковый склон (Литвин, Руденко, 1973), и информация о распространении креветок отсутствует.

Следовательно, форма зоогеографической границы значительно сложнее, чем обычно представляется. **Она не перпендикулярна по отношению к береговой линии, в северном полушарии сдвигаясь на север, а в южном — на юг.**

#### Особенности распределения креветок вблизи зоогеографических границ (микромасштабный подход)

Исследования качественного и количественного состава креветок на шельфе и материковом склоне Западной Африки, охватившие две трети их протяженности (Буруковский, 1978, 1980, 1982, 1989а; Буруков-

ский, Роменский, 1985, 1989, 1995), позволили выявить районы с резкой сменой видового состава, т. е. стыки зоогеографических регионов. Они располагаются в водах Западной Сахары и Юго-Западной Африки.

**Фауна креветок вод Западной Сахары.** Под Западной Сахарой мы понимаем район от 24° до 21° с. ш. Здесь мы обнаружили 42 вида креветок (Буруковский, 1982), из которых 30 входят в состав донно-придонных таксоценов (см. табл. 6).

В северной части района встречено лишь 15 видов, в два с лишним раза меньше, чем у Марокко (Буруковский, 1980). В южной части района поймано 23 вида, что тоже значительно меньше списка креветок как марокканской, так и соседней с юга мавританской фауны креветок (Буруковский, Роменский, 1995). Материал был собран одинаковыми орудиями лова и в сравнимом диапазоне глубин, так что бедность фауны креветок района не кажущаяся, а реальная. Его северный и южный участки имеют всего восемь общих видов, т. е. смена видового состава происходит на протяжении лишь 120 миль.

Выпадение целого ряда видов, обычных для смежных районов, сопровождается общим уменьшением частоты встречаемости креветок в уловах, особенно выраженным на глубинах менее 200 м. Там она не превышает 28%, тогда как глубже 300 м достигает 100%. На шельфе и на его кромке образуется чрезвычайно обедненная креветками, как качественно, так и количественно, зона, расширяющаяся с юга на север, начиная примерно с 22° с. ш. В этой зоне креветки либо отсутствуют, либо в улове встречается, как правило, один вид. Видовое разнообразие местами падает до нуля: возникают одновидовые таксоцены креветок. Зоогеографически эта зона безлика, так как здесь встречаются только интеррегиональные (*Plesionika heterocarpus*, *Processa macrophthalma*) или широко распространенные виды (*Aegaeon cataphractus*). За пределами этой зоны на шельфе присутствуют эндемики Средиземноморско-Лузитанской, а в верхней части материкового склона — Западноафриканской тропической областей.

Граница между двумя зоогеографическими областями в пределах исследованной нами переходной зоны расположена на разных глубинах в разных частях района: на шельфе она проходит на самом его юге, на кромке шельфа слегка смещена к северу, а на материковом склоне отодвигается на север, по крайней мере до 26° с. ш., а возможно, и дальше. Следовательно, **чем шире батиметрический диапазон обитания вида, тем далее на север отодвинута граница его ареала.**

**Фауна креветок вод юго-западной Африки.** Этот регион простирается от 17° до 34° ю. ш. Нами здесь встречено 25 видов креветок донно-придонного комплекса (Буруковский, Роменский, 1985, 1989) (табл. 12–14), что на одну треть меньше списка видов сопредельного района Западно-

африканской тропической области от Габона до Анголы (Буруковский, 1978). В предыдущем разделе мы достаточно обоснованно доказали, что и здесь мы наблюдаем обеднение фауны креветок, вызванное как выпадением целого ряда видов, так и уменьшением частоты встречаемости оставшихся. Если севернее 12° ю. ш. она повсеместно составляет 100% (Буруковский, 1978), то южнее 17° ю. ш. падает в среднем до 40%. По глубинам ЧВ креветок сильно варьирует, особенно в нижней части шельфа, на его кромке и в самой верхней части материкового склона (границы между ними см. Буруковский, 1984). Одновременно она меняется и вдоль изобат с севера на юг. Лишь глубже 500 м она достигает 100%. В северной части района креветки встречаются на всех глубинах, но на мелководье частота их встречаемости не превышает 20%. В средней зоне (22°–28° ю. ш.) на глубинах менее 200 м креветки в траловых уловах совершенно отсутствуют и начинают попадаться лишь глубже 200 м (ЧВ около 5%), а южнее 28° ю. ш. — только глубже 300 м. На внешнем шельфе образуется «бескреветочная зона» в виде расширяющейся с севера на юг трапеции, ограниченной параллелями 22° и 28° ю. ш., ближайшая к берегу боковая сторона которой совпадает с изобатой 100 м, а мористая — на севере с изобатой 200 м, а на юге — 300 м (Буруковский, Роменский, 1985, предыдущий раздел).

Креветки, встреченные в этом районе, относятся к трем фаунистическим группировкам. Первая обитает в северной части (16–22° ю. ш.) и включает, среди прочих, четыре вида эндемиков Западноафриканской тропической зоогеографической области. Следовательно, данный район — южная периферия области. Вторая группа обитает в средней части района (22–28° ю. ш.). Здесь встречено всего шесть видов, среди них два эндемика Западноафриканской тропической и один эндемик Южноафриканской провинции Индо-Вестпацифической области. Это явно переходная зона. Третья фаунистическая группировка обитает южнее 28° ю. ш. и целиком принадлежит к Южноафриканской провинции.

Как и в водах Западной Сахары, некоторые виды образуют здесь одновидовые поселения. В северной части района это *Plesionika acanthonotus*, в южной — *Merhippolyte agulhasensis*. Первый вид на всем протяжении от Марокко до Южной Анголы встречается одиночными экземплярами и всегда совместно с другими видами креветок, южнее же 17° ю. ш. *P. acanthonotus*, как правило, единственный вид в уловах и встречается сотнями, а иногда и тысячами экземпляров.

Итак, фауна креветок каждого региона носит смешанный характер и имеет общие виды с соседями. Так, в Мавританской провинции Средиземноморско-Лузитанской области 38 общих видов с Западноафриканской тропической областью (49,3% видового состава первой и 32% — второй). Коэффициент сходства Жаккара (Розенберг, 2012)

между ними 25,3%. С фауной креветок Южноафриканской провинции Индо-Вестпацифической области Мавританская провинция имеет лишь 11 общих видов, а Западноафриканская тропическая область — 14, коэффициент сходства между ними соответственно 12,5 и 10,7.

Если относительно высокий уровень сходства фаун Средиземноморско-Лузитанской и Западноафриканской тропической областей определяется наличием довольно большого количества видов, обитающих только в этих двух регионах, то их сходство с фауной креветок Южной Африки образуется только за счет широко распространенных индо-вестпацифических по происхождению видов.

Основные черты складывающейся картины были обозначены еще Кронье и Форе (Crosnier, Forest, 1973) при анализе распространения 32-х видов донных и придонных глубоководных креветок. Наличие большого числа общих видов между тропической зоной и северо-восточными районами Атлантического океана они объяснили системой течений, помогающей распространению многих видов кромки шельфа вплоть до экваториальной зоны. Действительно, для западноафриканских вод характерна типичная система течений, омывающих западные побережья континентов. Её можно назвать «запирающей». Это два мощных течения, Канарское и Бенгельское (Васильев, Макаревич, 1975; Shannon, 1972), препятствующие выносу из тропической зоны и вносящие в нее с севера и юга представителей фаун смежных регионов (Ekman, 1953; Manning, 1977). Такая картина течений объясняет относительно высокое, прежде всего за счет видов кромки шельфа, сходство фаун Мавританской провинции и Западноафриканской тропической области. Следовало бы ожидать того же самого и по отношению к уровню сходства между последней и Южноафриканской провинцией Индо-Вестпацифики. Этого, однако, не наблюдается, что заставляет предполагать наличие барьера между ними (см. ниже).

Наиболее характерная черта самих границ, судя по литературным данным, — их расплывчатость. Экман (Ekman, 1935) и Бальсс (Balss, 1957) констатировали, что северная граница тропической области проходит вблизи мыса Зеленого (15° с. ш.), а южная — вблизи Анголы, между 15° и 17° ю. ш. Несис (1982) указывает, что границей Мавританской провинции служат Рас-Нуадибу (21°30' с. ш.) или мыс Зеленый (15° с. ш.). То, что южные и северные границы ареалов эндемиков тропической области и южные границы восточноатлантических видов отодвинуты от указанных пунктов тем дальше, чем глубже обитают эти виды (Буруковский, 1982; Буруковский, Роменский, 1985, а также см. выше), в этих работах не замечено.

Действительно, северная граница ареала *Holthuispenaeopsis atlantica*, обитающей от уреза воды до 20–30 м, проходит приблизительно на 16° с. ш. (Буруковский, Роменский, 1995); *Farfantepenaeus notialis* (оби-

тает на глубинах 15–50 м) — у мыса Рас-Нуадибу, 21° с. ш. (Буруковский, 1982), а верхнесклоновой *Plesionika carinata* (обычна от 500–600 до 1000 м) — на 26° с. ш. (Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1982). То же самое прослеживается для южных границ ареалов этих и других видов (Буруковский, Роменский, 1985).

Итак, граница между двумя зоогеографическими регионами расположена в сублиторали (от 0 до 20–30 м) в районах 15–16° с. ш. и 12–13° ю. ш.; на открытом шельфе смещена к северу и югу соответственно до 21° с. ш. и 17° ю. ш.; для видов кромки шельфа и материкового склона северная граница приурочена к 26° с. ш., а южная проходит на кромке шельфа примерно по 22° ю. ш., на склоне — по 26° ю. ш. Можно предположить, что **общим свойством тропических зоогеографических регионов для донных организмов, обитающих у западных побережий континентов, оказывается их расширение по мере увеличения глубины.** С удалением от берега они как бы вклиниваются под определенные умеренные зоогеографические области, а те налегают сверху на тропические и суживаются с глубиной. Мы предлагаем назвать это явление **экваториальным глубинным сдвигом границ зоогеографических регионов** (термин происходит от слов экватор и латинского *fugio* — бежать, по аналогии с термином «центробежный»). Оно должно проследиваться до средней части материкового склона, где различия в физико-географических характеристиках вод существенно сглаживаются (Нейман и др., 1977). Хорошим подтверждением этому служит уменьшение с глубиной доли эндемиков и увеличение доли широко распространенных видов в таксоценах креветок этих глубин, своего рода «размыв» характерных черт данного биогеографического региона (Буруковский, 1981).

Сложность пространственной структуры зоогеографической границы не противоречит тому, что в каждой глубинной зоне она тяготеет к определенным комплексам факторов абиотической природы, Экман (Ekman, 1935) привязывал такие границы к конкретным изотермам. Сегодня общепризнано, что вся биогеографическая структура океана опирается на биотопическую основу в виде гидрологической структуры (К. В. Беклемишев, 1969; Семенов, 1977). **В западноафриканских водах граница распределения видов шельфа четко совпадает с летним положением интертропических фронтальных зон (Berrit, 1973): на севере — у мыса Рас-Нуадибу, и на юге — у мыса Фрио, 21° с. ш. и 15° ю. ш.**

Распределение креветок шельфа в пограничных районах имеет свои особенности, характерные, вероятно, прежде всего, именно для креветок. Речь идет о возникновении на шельфе участков с обедненным видовым составом, низкой частотой встречаемости креветок в уловах (вплоть до их полного исчезновения), доминированием в сохранившихся таксоценах видов, которым это не свойственно в смежных регионах

(например, *Plesionika heterocarpus* у Западной Сахары и *P. acanthonotus* — в водах юго-западной Африки), и исчезновением эндемиков, вследствие чего эти участки зоогеографически обезличиваются. Они несут несомненные черты «зоны обеднения-перехода» (Дарлингтон, 1966) и отличаются от экотонных, образующихся в этих же районах на кромке шельфа. Для экотона, пространственно-ограниченного сообщества, переходного между двумя соседствующими и четко различающимися сообществами (Пианка, 1981), характерно наложение друг на друга двух граничащих между собой сообществ и, следовательно, взаимное обогащение фаун. В данном же случае таксоцены креветок оказываются как бы раздвинутыми вклинившейся между ними группировкой с чертами, присущими только ей, в первую очередь, обедненностью. Мы предлагаем назвать такие участки «антиэкотонами».

Эти приграничные субрегионы тоже имеют свою биотопическую основу, о чем свидетельствует симметричность их расположения по отношению к экватору (22–28° соответственно северной и южной широты). Оба антиэкотона существуют в аридной зоне с развитой пассатной деятельностью и аридным типом мобилизации и переноса терригенного материала, с одной стороны, и высоким уровнем биологической продуктивности, служащей источником отложения осадков гумидного типа, с другой (Лушин с соавт., 1967; Сенин, 1974; Емельянов с соавт., 1975). Донные и придонные креветки, как правило, члены детритной пищевой цепи (подробнее — см. ниже, а также Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989а), однако для креветок шельфа, полностью обеспеченных автохтонным детритом (К. В. Беклемишев, 1976), отсутствие выраженного терригенного осадкообразования второстепенно. От других районов огромных пассатных областей с аридным климатом «бескреветочные» зоны отличаются годовой динамикой апвеллинга. Здесь он усиливается не в зимнее, а в летнее время (Сорокина, 1974; Furnestin, 1959; Allain, 1968; Shannon, 1972; Wooster et al., 1976), из-за чего на шельфе в географически субтропических районах возникают участки с такой температурой в придонных слоях, которая более характерна для бореальных или нотальных зон. Это ограничивает возможности для формирования фаун креветок, так как регионы, где обитают креветки, способные здесь жить по температурным условиям, отделены от них непреодолимыми для креветок расстояниями. Для южного субрегиона ситуация усугубляется существованием обширной зоны зараженных сероводородом грунтов, простирающихся до 27° ю. ш. Ее центр — на глубинах 70–160 м (Булатов с соавт., 1977), где встречаемость креветок падает до нуля.

Наличие такого мощного барьера объясняет высокую степень различия между фаунами Западноафриканской тропической области и Южноафриканской провинции Индо-Вестпацифика, которая значительно превышает степень различия между тропической и Мавританской

провинцией. Южная бескреветочная зона ограничена глубиной 500, а северная — 300 м. В результате виды кромки шельфа, за счет которых, в основном, формируется фауна креветок с интеррегиональным типом ареала, не могут проникнуть из Южной Африки в тропическую зону.

### в) О вертикальном распределении креветок

В отличие от подавляющего большинства наземных животных, ареал которых практически исчерпывается двумя измерениями, ареал гидробионтов, чье распространение не ограничено шельфом или, тем более, находится за его пределами, трехмерен. У него имеется очень важная составляющая: диапазон вертикального распределения. Он может достигать тысячи метров. Примеров огромное количество и каждый специалист может навскидку назвать хоть несколько из тех, что у всех на слуху. У креветок могу сослаться хотя бы на два вида из рода *Acanthephyra*.

*A. purpurea* известна на глубинах 500–1830 м (Буруковский, 1998), а *A. pelagica* — от 200 до 3500, в основном 700–1800 м (Буруковский, Андреева, 2010; Burukovsky, Falkenhaus, 2015). В пределах доступного им диапазона глубин, что общеизвестно, они совершают вертикальные миграции различного типа (онтогенетические, репродуктивные, трофические и пр.), используя разные горизонты в качестве функциональных частей ареала. Количество примеров огромно и их обзор выходит за пределы наших задач в рамках данной книги. Но, например, упомянутые выше довольно близкие виды, ареалы которых перекрываются настолько, что они довольно часто встречаются в одном улове, имеют разные онтогенетические миграции.

У *A. pelagica* вылупление личинок происходит на глубинах более 1000 м. Затем, по мере роста и дифференциации по полу, ювенильные особи поднимаются на глубины 700–800 метров, где достигают половозрелости. Самки и самцы спариваются на глубинах 800–900 м, после чего уходят еще глубже по мере созревания гонад, и на максимальных глубинах самки откладывают яйца на плеоподы. На фоне этой онтогенетической схемы разноразмерные и разновозрастные креветки совершают вертикальные суточные миграции по-отдельности, благодаря чему на разных глубинах наблюдаются различия в размерном составе и в физиологическом состоянии креветок (Буруковский, Андреева, 2010). У *A. purpurea* доля ювенильных особей и мелких самцов с глубиной изменяется мало. Это же относится и к распределению нагульных особей (с гонадами во II стадии зрелости). Лишь преднерестовые самки проявляют тенденцию к уходу на большие глубины. Это позволяет предположить, что все население креветок, независимо от стадии онтогенеза, совершает суточные миграции одновременно (Буруковский, 1998).

Наряду с этим мы обратили внимание, что многие виды креветок, во всяком случае в западноафриканских водах, не всегда и не всюду используют весь доступный им диапазон глубин обитания (чтобы убедиться в этом, достаточно обратиться к рисункам 5, 13, 17, 21 в настоящей книге, где изображено батиметрическое распределение креветок в разных регионах Западной Африки, и сравнить между собой виды, встречающиеся во всех этих регионах). Некоторые из них в разных регионах освоили разные отрезки своего потенциального батиметрического диапазона.

Наиболее яркими иллюстрациями этого явления могут служить батиметрическое распределение двух видов: *Plesionika martia* и *P. heterocarpus* (рис. 30 и 31).

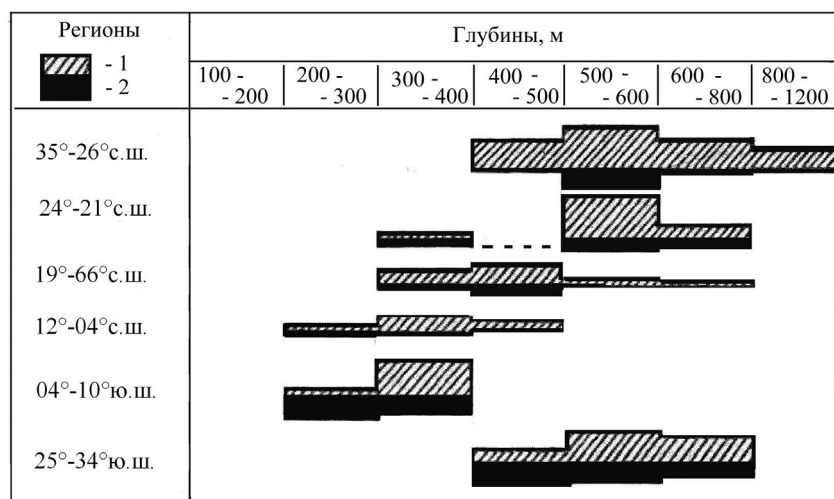


Рис. 30. Батиметрическое распределение *Plesionika martia* в западноафриканских водах: 1 — частота встречаемости 50%; 2 — доля от биомассы креветок, 50%

Креветка *Plesionika martia* ранее считалась почти космополическим видом, обитающим в Атлантическом океане и Индо-Вестпацифике, правда, неизвестным в Восточной Пацифике (Crosnier, Forest, 1973). Однако Чейс (Chase, 1985) восстановил сведенный в синонимы Кропье и Форе *P. semilevis* (Bate, 1888) и описал подвид *P. martia orientalis* из Индо-Вестпацифики. На данном этапе изученности креветок из Индо-Вестпацифики, относимых сейчас к *P. martia*, диапазон вертикального распределения в этой части ареала вида сомнителен. Поэтому мы рассматриваем батиметрическое распределение *P. martia* только из Восточной Атлантики по нашим собственным материалам.

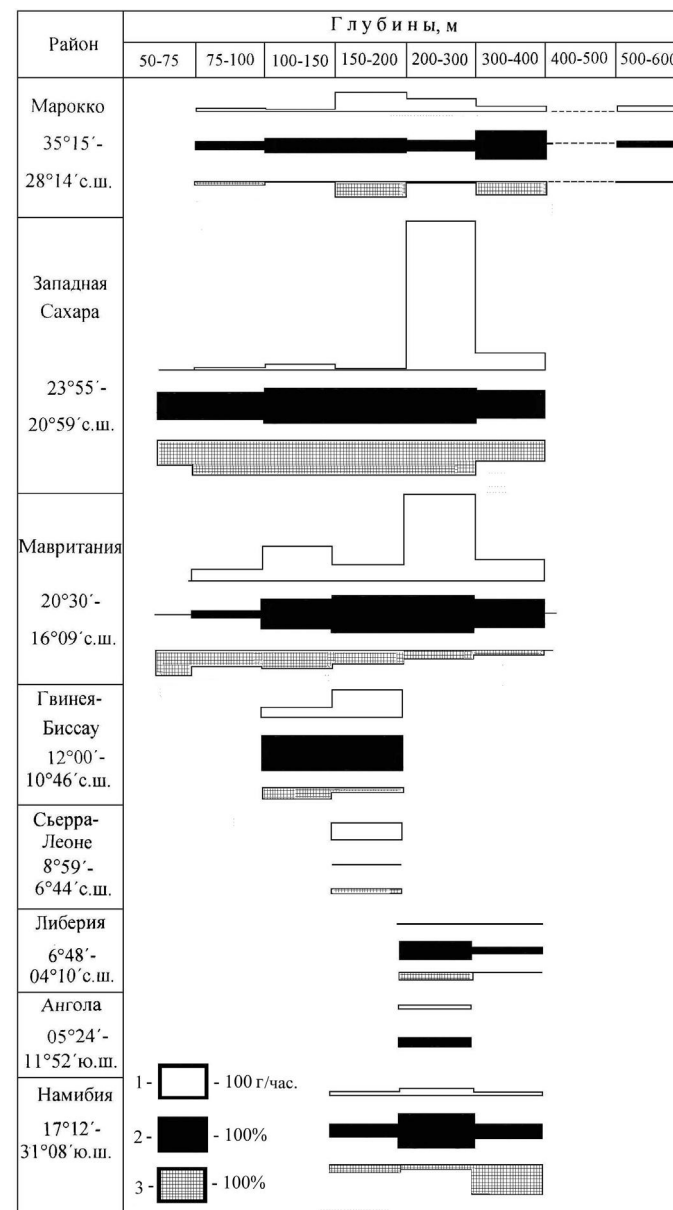


Рис. 31. Батиметрическое распределение *Plesionika heterocarpus* в западноафриканских водах: 1 — удельная биомасса креветки *P. heterocarpus*, г/ч; 2 — частота встречаемости, 100%; 3 — доля от биомассы всех видов креветок, 100%

В Атлантике этот вид известен на глубинах 190–1215 м, то есть это обитатель кромки шельфа и верхней части материкового склона. Однако на самом деле батиметрическое распределение его значительно более сложно (рис. 30).

На севере в водах Марокко *P. martia* встречается на глубинах 450–900 м — почти в каждом улове. В водах Западной Сахары она попадает на глубинах 300–755 м, то есть заметно смещается на меньшие глубины, но по-прежнему на глубинах 500–600 м встречается в каждом улове. В водах Мавритании, обитая почти в том же диапазоне глубин (275–619 м), что и водах Западной Сахары, встречается значительно реже, и чаще всего — на глубинах 400–500 м, где максимальна и ее доля в улове креветок.

Южнее, в Центрально-Восточной Атлантике (12–04° с. ш.), *P. martia* смещается на меньшие глубины еще сильнее. Здесь она уже обитатель кромки шельфа (глубины 294–480 м, чаще всего — несколько глубже 300 м). Уменьшается и ее доля в улове креветок.

В Юго-Восточной Атлантике, в регионе, симметричном предыдущему относительно экватора (04–12° ю. ш.), диапазон глубин обитания сужается еще более (290–360 м), но особенности распределения сохраняются (см. рис. 30). Одновременно возрастает ЧВ и доля в улове креветок. И наконец, у берегов Южной Африке, в широтах, симметричных относительно экватора с Западной Сахарой, креветки опять уходят в верхнюю часть материкового склона, демонстрируя распределение, аналогичное таковому в водах Западной Сахары и Марокко.

Креветка *P. heterocarpus* широко распространена в Средиземном море и в западноафриканских водах. У Марокко (Буруковский, Островский, 1983) играет роль одного из руководящих видов таксоцены креветок кромки шельфа, будучи спутником важного промыслового вида *Parapenaeus longirostris*, и встречается в питании 12 видов рыб (Буруковский, 2009). В водах Западной Сахары этим видом питаются такие обычные виды рыб, как *Zeus faber*, *Trigla hirundo*, *Scyliorhynchus canicula*, *Helicolenus dactylopterus*, а также массовые головоногие моллюски (*Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Illex coindetii*, *Todarodes sagittatus*). Можно легко заметить, что среди потребителей *P. heterocarpus* присутствуют донные, придонные и пелагические хищники. Сама *P. heterocarpus* — бентофаг, собиратель, преимущественно детритофаг и некрофаг. На ранних этапах онтогенеза она ведет себя не только как детритофаг и некрофаг, но и как хищник-собиратель и пасущийся хищник, то есть как хищник-оппортунист (классификация — Буруковский, 2009). Однако с увеличением размеров этот вид почти полностью переходит к детритофагии и некрофагии (Буруковский, Потютко, 2001).

В водах северного Марокко креветка встречается на глубинах от 75 до 600 м (рис. 31) — пробел на глубинах 400–500 м объясняется отсутствием тралений в этом диапазоне глубин). Распространен неравномер-

но. Относительно редкая встречаемость его в большей части диапазона заметно контрастирует с глубинами 300–400 м, где *P. heterocarpus* попадает почти в каждом улове.

В водах южного Марокко (Западная Сахара) *P. heterocarpus* перестает встречаться в уловах глубже 327 м и, напротив, наблюдаются его находки в верхней части шельфа. Происходит сужение диапазона вертикального распространения, смещение креветок на несколько меньшие глубины. Но зато во всем этом диапазоне *P. heterocarpus* попадает практически в каждом улове. Креветка заселяет сплошь весь шельф на глубинах 60–300 м.

Такой же диапазон глубин освоен видом и в водах Мавритании. Две находки глубже 400 м, показанные на рисунке, взяты тралом с глубин 397–400 м и 400–410 м, то есть в пределах ошибки определения глубины по самописцу эхолота. Но ЧВ *P. heterocarpus* на глубинах менее 100 м в этом регионе резко сокращается, и диапазон глубин, где данный вид попадает в каждом улове, сокращается до 150–300 м.

Наметившаяся тенденция к смещению *P. heterocarpus* на меньшие глубины и к сужению диапазона вертикального распределения вида резко увеличивается в водах Гвинеи-Бисау. Здесь, хотя *P. heterocarpus* и встречается в каждом улове, но лишь на глубинах 130–250 м.

Этот район оказывается своеобразным «экватором» батиметрического распределения для *P. heterocarpus*. Далее на юг креветка опять начинает смещаться на большие глубины, но диапазон глубин обитания расширяется очень незначительно. Падает и ЧВ *P. heterocarpus* в уловах. Так, в водах Сьерра Леоне она встречена лишь на глубинах 185–200 м, во всех трех уловах с этих глубин. В водах Либерии она уже встречается на глубинах 200–335 и далеко не в каждом тралении этого диапазона глубин.

Это же и в водах Анголы. И наконец, в водах Намибии, вблизи границы ареала вида, вертикальный диапазон распределения *P. heterocarpus* несколько расширяется в обе стороны, но незначительно. Минимальная глубина его поимки равна 190 м, а на глубинах 200–300 м она встречается в каждом улове.

В водах Марокко наибольшие уловы *P. heterocarpus* на час лова приходятся на глубины 150–300 м, то есть они не совпадают с глубинами, где этот вид попадает в каждом улове (300–400 м). Это явно следствие изменения степени агрегированности поселений креветки на разных глубинах: непосредственно на кромке шельфа образуются относительно более плотные скопления, тогда как глубже креветка держится более рассеяно. Данное явление, видимо, — отражение общей мозаичности распределения креветок *P. heterocarpus* в водах Марокко, что хорошо иллюстрируется изменением его доли в общей биомассе креветок (см. ниже).

Эта особенность распределения *P. heterocarpus* особенно ярко выражена в водах Западной Сахары, где, как выше отмечалось, креветка

встречается почти в каждом улове во всем диапазоне глубин средней и нижней части шельфа, а также его кромки.

В противоположность этому плотность поселений креветки и, соответственно, их удельная биомасса, варьирует в огромном диапазоне: от первых грамм на глубинах менее 100 м, до средней удельной биомассы 4300 г на глубинах 200–300 м. Отдельные уловы *P. heterocarpus* на час траления достигали здесь 200 кг. И доля этого вида в биомассе креветок не падает ниже 60 %, а в диапазоне глубин от 75 до 300 м составляет почти 100 %. Следовательно, *P. heterocarpus* абсолютно доминирует среди всех креветок шельфа и его кромки в данном районе, даже там, где его удельная биомасса падает почти до минимума.

В водах Мавритании количественное распределение *P. heterocarpus* сохраняет особенности, наблюдавшиеся в водах Западной Сахары, хотя здесь средняя удельная биомасса ниже, и даже наибольшие уловы не достигали тех величин, что были отмечены севернее. Но здесь явно меняется роль креветки в таксоценозе: даже в зоне наибольшей плотности ее поселений она составляет только 30 % биомассы от всех креветок. Лишь на наименьших глубинах, где ее собственная биомасса как раз минимальная, она полностью доминирует, составляя 100 % уловов. Это связано с тем, что в водах Мавритании, как и в Марокко (Буруковский, Островский, 1983), на кромке шельфа возрастает плотность поселений *Parapenaeus longirostris*.

Чем дальше на юг, тем сильнее падает и биомасса *P. heterocarpus*, и ее доля в уловах креветок. Своего минимума она достигает в водах Либерии. К югу от экватора биомасса креветки слегка увеличивается, хотя нигде не достигает тех величин, что мы отмечали выше. А возрастание доли вида в таксоценозе креветок в водах Намибии на глубинах 300–400 м, на фоне низких биомасс *P. heterocarpus* просто служит еще одним подтверждением бедности фауны донных креветок этого района.

Можно констатировать, что все параметры распределения *P. heterocarpus* в водах западной Африки, подвержены клинальной изменчивости. Она выражается в следующем:

1. Диапазон вертикального распределения вида уменьшается с севера на юг. У Марокко ареал *P. heterocarpus* захватывает всю нижнюю часть шельфа, его кромку и достигает верхней части склона, в более южных районах он постепенно сужается, хотя в водах Западной Сахары и Мавритании креветка попадает даже в верхней части шельфа. Но затем границы ее ареала отступают и сверху, и снизу, в результате чего в водах Сьерра Леоне он уже ограничен лишь узкой полосой непосредственно кромки шельфа, ее верхней частью. Южнее креветка снова смещается глубже, на нижнюю часть кромки шельфа, и диапазон вертикального распределения опять начинает увеличиваться. Возникает, хоть и в меньших масштабах, зеркальное повторение того, что наблюдается

в Северном полушарии. Креветка не выходит в своем распространении за пределы кромки шельфа ни на материковый склон, ни в нижнюю часть шельфа. Примерной осью этой «симметрии» служат 4–6° с. ш., совпадающие с так называемым термическим экватором.

Это заставляет предположить, что **причиной описанных выше особенностей вертикального распространения *P. heterocarpus* могут быть какие-то гидрологические характеристики западноафриканских вод, меняющиеся по такому же правилу.**

2. ЧВ креветок изменяется аналогично. Правда, зона ее максимума приходится не на Марокко, а на Западную Сахару, а минимума не на Либерию, а на район Анголы. Диапазон глубин, где креветка встречается чаще всего, сначала сильно расширяется до предела, захватывая весь диапазон батиметрического распределения вида (в водах Западной Сахары), затем сужается, опережая в этом сужении собственно диапазон батиметрического распределения.

3. Биомасса возрастает с севера на юг, достигая максимума в водах Западной Сахары. Затем она уменьшается от района к району, достигая минимума в водах Сьерра-Леоне и Либерии, и опять несколько увеличивается к югу от них.

4. Доля *P. heterocarpus* в таксоценозе креветок меняется тоже довольно закономерно, отражая в какой-то степени изменение биомассы креветки: именно в водах Западной Сахары *P. heterocarpus* становится безоговорочно доминирующим видом среди креветок во всем диапазоне глубин обитания, даже там, где ее биомасса минимальна. А на глубинах, где биомасса вида максимальна, она превышает биомассу прочих креветок в тысячи раз.

В одном из предыдущих разделов нами было показано, что ЧВ креветок в уловах (креветок вообще, а не каких-то определенных видов) зависит от особенностей субстрата. В районах с преобладанием мягких грунтов ЧВ креветок всегда заметно выше. Однако по отношению к *P. heterocarpus* это правило не работает, хотя в отдельных районах (Марокко, Мавритания) наиболее часто она встречается как раз в той части своего батиметрического диапазона, которая приходится на мягкие грунты, но в районе Западной Сахары, где креветка встречается буквально в каждом улове на всех глубинах, грунты на шельфе довольно жесткие, а общая ЧВ креветок всех видов очень низкая (см. раздел об интегральных характеристиках распределения креветок, а также Буруковский, 1982а). Следовательно, для *P. heterocarpus* характер грунта — условие необходимое, но недостаточное.

Судя по всему, ведущую роль в данном случае играет не столько характер грунта, сколько тип седиментогенеза, так как именно с ним и связаны особенности распределения *P. heterocarpus*. Максимальные биомассы этого вида наблюдаются в водах Западной Сахары, для кото-



рой характерен аридный тип биогенного седиментогенеза (Сенин, 1970, 1974). Чем дальше от этого района, чем сильнее выражен гумидный тип осадкообразования, тем меньше биомасса (и частота встречаемости) *P. heterocarpus*.

Итак, на примере двух интеррегиональных по типу ареала видов креветок, один из которых преимущественно верхнесклоновый, а второй — типичный представитель кромки шельфа, мы показали, что оба эти вида демонстрируют сходные изменения батиметрического распределения в водах Западной Африки. Суть их в том, что у *P. martia* диапазон вертикального распределения от 295 до 875 м, у *P. heterocarpus* — 66–505 м, но в каждом из регионов они используют только часть этого доступного им диапазона. Более того, аналогичные изменения вертикального распространения наблюдаются и у других видов верхней части материкового склона и кромки шельфа. У всех у них есть еще одно сходство: это виды с интеррегиональными ареалами (табл. 19).

Таблица 19

**Вертикальное распределение некоторых креветок кромки шельфа Западной Африки**

Виды	Диапазон батиметрического распределения, м					
	Марокко	Западная Сахара		Тропическая Африка		Южная Африка
		Север	Юг	ЦВА*	ЮВА**	
<i>Parapenaeus longirostris</i>	52–500	—	180–320	46–320	36–335	150–260
<i>Plesionika heterocarpus</i>	74–505	200–327	66–250	99–335	150–308	190–260
<i>Plesionika martia</i>	500–875	520–775	508–528	295–480	300–365	400–538
<i>Plesionika acanthonotus</i>	875–900	—	180–230	303–310	240–360	305–350
<i>Plesionika ensis</i>	500–505	300–310	—	180–330	235–300	—
<i>Plesionika edwardsii</i>	260–520	—	180–230	76–308	290–300	—
<i>Aristaeus antennatus</i>	500–900	745	197***	300–515	300–320	—

\* Центрально-Восточная Атлантика.

\*\* Юго-Восточная Атлантика.

\*\*\* Единственная находка.

Их можно разбить на две группы. В первую войдут креветки, которые в водах Марокко достигают как минимум глубины 500 м, а в тропиках не опускаются глубже 360–365 м. Во вторую группу входят *Aristaeus antennatus* и *P. martia*. Они в Средиземном море (Maiorano et al., 2002; Papaconstantinou, Kapiris, 2005; Tudela et al., 2003) обитают на глубинах, соответственно, 450–1000 и 307–676 м) и в водах северной части Марокко (табл. 19) обитают на материковом склоне.

Диапазон вертикального распределения *P. heterocarpus* меняется от района к району по тому же правилу, что и у *P. martia*. Особенности вертикального распределения второго вида связаны с изменениями положения границы между структурными зонами вод. Можно полагать, что и *P. heterocarpus* в его вертикальном распределении ограничен их положением. *P. martia* в экваториальных водах западной Африки поднимается с верхней части материкового склона на кромку шельфа, а *P. heterocarpus*, везде обитающий на кромке шельфа, но захватывающий в некоторых частях ареала также его нижнюю часть и самые верхние подступы к материковому склону (см. выше), в экваториальной зоне ограничен только кромкой шельфа.

Это заставляет предположить, что как минимум на все упомянутые выше виды воздействует какой-то общий фактор, регулирующий величину диапазона вертикального распределения и перемещения креветок из одних слоев воды в другие. Или же перемещения этих слоев воды в месте их контакта с дном от верхней части материкового склона на кромку шельфа, а вслед за ними — и связанные с ними креветки. Поскольку мы имеем дело с донно-придонными видами, фактором, определяющим верхние и нижние границы этого диапазона, должны быть какие-то градиенты изменения плотностных свойств воды в тех местах, где они входят в соприкосновение с дном. Это, кстати, делает понятным, почему мы обнаружили данное явление на кромке шельфа и в верхней части материкового склона, где угол уклона дна по сравнению с таковым шельфа возрастает в разы (Фэйрбридж, 1974; Леонтьев, 1982).

Связь отдельных видов и их целых совокупностей с водами определенных характеристик широко известны (например, Несис, 1965; Буруковский, 1966, 178а, 2011; Зезина, 1973; Голиков, Скарлато, 1976; К. В. Беклемишев с соавт., 1982; Fasham, Foxton, 1979; Macpherson, 1991).

Однако при сравнении между собой особенностей вертикального распространения представителей разных широт обнаруживается, что у креветок (и не только креветок) умеренных и более холодноводных областей отсутствует такая четкая стратификация отдельных групп видов по вертикали. Многие виды, особенно холодноводные, могут распространяться от литорали до материкового склона и даже до абиссали (например, Л. Г. Виноградов, 1947). Нижняя граница их сильно меняется,

опускаясь в теплых водах и подымаясь в холодных (тропическая субмергенция — Эрман, 1953). Аналогичное явление характерно для планктона в целом (М. Е. Виноградов, 1970). Общие особенности распределения креветок по глубинам вполне соответствуют особенностям тех зон, где они обитают. Зенкевич (1970) отмечал, что отсутствие стратификации, хорошее перемешивание водной толщи типично для бореальной зоны. Вероятно, этим объясняется, что сообщества этих районов словно «прошты» насквозь, от литорали и иногда до абиссали, отдельными весьма эврибатными видами.

В тропиках у креветок, как это можно было предполагать заранее, наблюдается другая картина: стабильность, не меняющаяся длительное время. Выше при обсуждении вертикального распределения креветок в каждом регионе мы констатировали, что **каждый таксоцен в данном регионе обитает всегда в одной и той же структурной зоне вод или конкретных слоях внутри структурной зоны** (границы между структурными зонами и слоями внутри них — по Степанову, 1974).

Оказывается, стратификация водных масс по глубине настолько четко определяет распределение таксоценов креветок, что даже те виды, которые могут обитать в бореальных водах, поднимаясь там почти до уреза воды и опускаясь до середины материкового склона, в тропических водах ограничены, в основном, глубинами 100–380 м.

Видимо, именно **этим фактом перестройки вертикальной структуры вод в тропиках можно объяснить переход интеррегиональных видов из таксоцена материкового склона в таксоцен кромки шельфа**. Следовательно, данное явление альтернативно тропической субмергенции Эрмана (1953), суть которой в том, что гидробионты переходят к жизни на больших глубинах в других широтных зонах океана, в пределах тех же водных масс, к которым они были привязаны в исходной зоне. Следовательно, им не приходится пересекать гидрологические фронты.

В западноафриканских водах налицо исчезновение или резкое уменьшения частоты встречаемости креветок в переходном участке между двумя зоогеографическими областями (см., например, рис. 4, 30, 31), примыкающем с севера к крайнему зимнему положению субтропического гидрологического фронта, и их появление вновь, но на других глубинах, в водах с другими характеристиками. В субтропиках и тропиках с их стабильной стратификацией вод такое возможно лишь при ее нарушениях (см. ниже, а также Букатин, Буруковский, с соавт., 1982). Мы назвали это явление, альтернативное полярной и тропической субмергенции, **экваториальной эмергенцией**. Оно должно наблюдаться в водах, омывающих западные побережья континентов.

Механизм ее, вероятно, связан со следующим. Мы писали выше (а также Буруковский, 1978а) о запирающем эффекте Канарского и Бенгельского течений. Благодаря им затруднен вынос личинок за пре-

делы Западноафриканской тропической зоогеографической области, и облегчен их внос. Вероятно, этим объясняется столь большая доля интеррегиональных видов в тропических водах Африки. В ледниковый период в связи с возрастанием аридности климата Африки (Фэйрбридж, 1968) наблюдалось смещение субтропических фронтов к экватору. Судя по рис. 1 из цитированной работы Р. В. Фэйрбриджа, в зимний период они почти сливались. Это и создало условия для передвижения вслед за фронтом некоторых видов (так же, как в наше время это делает молодь таких бореальных и субарктических глубоководных креветок, как *Acanthephyra pelagica*, *Pasiphaea multidentata* и *P. tarda* — см. выше, а также Буруковский, 1989а). А переход проникших в тропики глубоководных креветок на малые для них глубины, возможно, обусловлен уже экологическими причинами. Например, тем, что подходящие для них экологические ниши на прежних глубинах уже заняты экологическими видами-викариантами. Например, для *Aristeus antennatus* — *A. varidens*, а для *Plesionika martia* — *Nematocarcinus africanus*. Объяснение этому мы дадим ниже, в соответствующем разделе.

Благодаря тому, что **вертикальная структура вод оказывает такое существенное влияние на распространение и распределение креветок, она приобретает значение экологического фактора** (Мончадский, 1958, 1961, 1962). Постоянство сохранения особенностей вертикальной структуры вод в тропиках позволяет отнести ее к экологическим факторам 1-го типа, которые, благодаря своей стабильности, имеют характер общих условий существования живых организмов и обуславливают их распределение.

В умеренно- и холодноводных зонах океана вертикальная структура вод превращается в экологический фактор 2-го типа (Мончадский, 1958, 1961, 1962), так как благодаря сезонной изменчивости стратификации вод, она периодически меняется, оказывая отличное от наблюдаемого в тропиках воздействие на вертикальное распределение гидробионтов.

Но и в тропиках могут складываться условия, когда вертикальная структура вод претерпевает квазипериодические изменения, превращающие ее в экологический фактор 2-го типа.

Примером этому стала ситуация, сложившаяся на шельфе Республики Бенин (Гвинейский залив) в декабре 1980 г. (Букатин, Буруковский, с соавт., 1982).

Особенность этого небольшого региона (протяженность береговой линии от 1°45' до 2°40' в. д., т. е. около 105 км) — узкая и очень плоская шельфовая равнина, внешний край которой ограничен глубинами 60–82 м. Далее, практически без всякой кромки шельфа, следует материковый склон крутизной около 45°. На этом относительно небольшом участке северного побережья Гвинейского залива в уловах было

встречено 80 видов рыб из 53 семейств, девять видов креветок из шести семейств, два вида каракатиц из одного семейства и шесть видов кальмаров из четырех семейств. Обращает на себя внимание, что у креветок, при среднем для западноафриканских вод около 10 видов на семейство, в водах Бенина — 1,5.

Среди пойманных рыб преобладали типичные обитатели шельфа, среди которых можно выделить эстуарные виды вроде *Galeoides decadactylus* или *Sardinella eba* и собственно шельфовые (*Sardinella aurita*, *Fistularia villosa*, *Serranus cabrilla*, *Brachydeuterus aurita*, *Decapterus punctatus*, *Pagellus coupei*, *Vomer setapinnis* и др.) (Blache et al., 1973). Все они вместе составляют 68,7% ихтиофауны района (55 видов). К этой же группе относятся креветки *Farfantepenaeus notialis* (Perez Farfante, Kensley, 1997) и *Processa macrophtalma* (Nouvel, Holthuis, 1957), а также кальмар *Alloteuthis africanus* (Несис, 1982).

Вместе с ними были встречены виды, обычно встречающиеся в нижней части шельфа и на его кромке. Для них характерно, что на шельфе происходит лишь нагул их молоди, и поэтому во всех районах, как правило, здесь встречаются преимущественно неполовозрелые особи. Это хорошо известно для ряда видов рыб, встреченных в районе Бенина: *Dentex angolensis*, *D. congoensis*, *Paracubiceps multisquamis*, *Brotula barbata*, *Scorpaena* spp., *Synagrops microlepis*, *Paroncheilus stauchi* (Blache et al., 1973) и креветка *Parapenaeus longirostris* (Буруковский, 198а, 1980, Буруковский, Роменский, 1995; Burukovsky, 1981). Однако в водах Бенина на глубине 60–82 м повсеместно преобладали взрослые особи в преднерестовом и нерестовом состоянии. Их доля среди рыб 21,2% (17 видов), а среди креветок они преобладали (пять видов, т. е. более 50%).

Два вида среди рыб (2,5%) — *Paraconger notialis* и *Hoplosthetus* aff. *petrosus* и один среди креветок (*Heterocarpus ensifer*) относятся к типично верхнесклоновым видам. *H.* aff. *petrosus*, например, в других районах начинает встречаться лишь с глубины 300 м, а *H. ensifer*, обитающий здесь на глубине 60–82 м и составляющий среди креветок до 30–40% улова по массе, до сих пор был известен лишь с глубин 200–885 мм (Crosnier, Forest, 1973).

Восемь видов рыб (10%) и четыре вида кальмаров (т. е. абсолютное большинство) относятся к океанической и глубоководной фаунам (в широком смысле слова). Среди кальмаров *Sthenoteuthis pteropus* и *Thysanoteuthis rhombus* — океанические никтоэпипелагические виды (Зуев с соавт., Несис, 1982), *Ornithoteuthis antillarum* — представитель батально-пелагического комплекса (Несис, Нигматуллин, 1979), а *Abralia veranyi* — неритоокеанический вид (Несис, 1982). Среди рыб *Nemichthys scolopaceus* — океанический вид, *Vinciguerria nimbaria* — мезопелагический (Горбунова, 1972), *Astronesthes cyaneus* и *Promethichthys prometheus* — представители батально-пелагического комплекса (Парин, Головань,

1976). Все эти виды (особенно последний) на шельфе Бенина ловились в значительных количествах, как неполовозрелые, так и взрослые особи (в преднерестовом и нерестовом состояниях).

На небольшом участке типичного шельфа, который должен быть отнесен скорее к его средней части (глубины 60–82 м), нами была встречена фауна, представляющая собою смешение элементов эстуарной, шельфовой, кромки шельфа, склона и пелагической (в широком смысле этого слова) фаун. Такое сочетание видов необычно для тропиков с их четкой вертикальной стратификацией вод и экологических группировок.

Время проведения этих работ совпало с сухим сезоном и с малым теплым опресненным периодом. *T.S.*-анализ, проведенный для определения особенностей вертикальной структуры вод исследуемого района, показал наличие четырех водных масс. Три из них относятся к поверхностной структурной зоне. Сверху лежит распресненный за счет речного стока теплый поверхностный слой, толщина которого колебалась от 9 до 15 м (средняя температура 28,6° и соленость 33,3‰); под ним находится теплая экваториальная водная масса с более соленой водой (средняя температура 27,7°, а соленость 34,6‰). Толщина этого слоя колеблется от 10 до 35 м.

Придонный слой воды на шельфе, лежащий от глубины 32–35 м до дна, был представлен центральной водной массой с повышенной соленостью (средняя температура 17,6° и соленость 35‰).

За пределами шельфа с глубин 250–370 м и до 1000 м обнаружена антарктическая промежуточная водная масса (средняя температура 4,8° и соленость 34,65‰).

Обращает на себя внимание, что, во-первых, на таком маленьком участке толщина слоев, представляющих каждую водную массу, сильно колеблется; во-вторых, и за пределами шельфа верхняя граница антарктической водной массы колеблется довольно сильно, заметно уклоняясь от обычной для тропиков глубины (Степанов, 1974). Кроме того, была обнаружена локальная зона опускания вод, влияние которой прослеживается до глубины 1000 м (рис. 32). Анализ карт установившегося геострофического течения, вычисленного динамическим методом, показал, что это опускание вод объясняется существованием антициклонального вихря. В результате вся толща воды, по крайней мере до глубины 600 м, подвержена интенсивным вертикальным движениям.

Как упоминалось выше, рельеф дна исследованного района характеризуется очень резким переходом плоской шельфовой равнины, тянувшейся до глубины 80–100 м, в материковый склон крутизной примерно 45°. Крутизна в 12° уже не дает возможности тралить.

Вероятно, решающее значение имеет не сама крутизна склона, а то обстоятельство, что для обитателей дна и придонных слоев воды размеры биотопа определяются не толщиной структурной зоны, в которой он

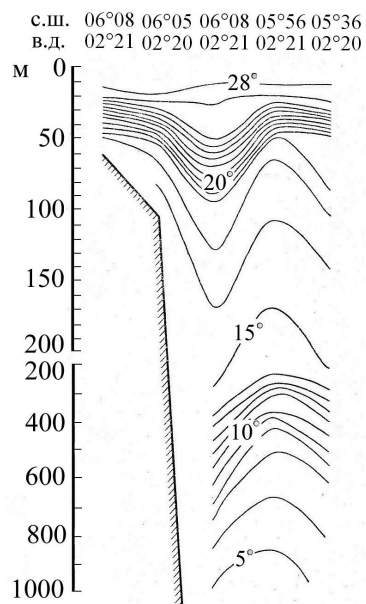


Рис. 32. Вертикальное распределение температур на разрезе, выполненном 10.12.1980

обитает, а ее протяженностью вдоль дна. Если подходить с этой точки зрения, окажется, что протяженность кромки шельфа, захватывающей глубины всего от 150 до 350–400 м, и в тропиках целиком попадающей в пределы пограничного слоя между поверхностной и промежуточной структурными зонами (Степанов, 1974), в районах с «нормальным» переходом шельфа в материковый склон, то есть с уклоном дна не более 1–2°, составляют 5–10 миль, а верхней части материкового склона (до глубины 1000–1100 м), лежащей в промежуточной структурной зоне — 20–30 миль. В нашем же случае на протяжении 1–1,2 мили глубина падала от 60–80 до 1000–1500 м. Из-за этого протяженность нижней части шельфа, его кромки и верхней части склона лишь немного превышает одну милю, что, следовательно, в 20–30 раз меньше обычного.

Частичное наложение друг на друга соседних экологических группировок — явление широко распространенное и достаточно хорошо известное. Оно вызвано существованием такой важной адаптации у многих видов, как гетеротопия. Ярчайшим примером может служить креветка *F. notialis* (Буруковский, Буланенков, 1969), личинки которой живут в морском планктоне, постличинки и молодь — в солоноватоводных эстуариях и лагунах, а взрослые — на шельфе. У *P. longirostris*, типичного обитателя кромки шельфа, молодь обитает на шельфе (Burukovsky, 1981;

Буруковский, Роменский, 1995), а молодь руководящего вида таксоцена креветок верхней части материкового склона *Nematocarcinus africanus* — на кромке шельфа (Буруковский, 2012). Количество примеров гетеротопии подобного рода, благодаря которой граничащие между собой батиметрические группировки, как черепицы, налегают друг на друга, можно значительно увеличить.

Но в данном случае мы видим не перекрытие отдельных экологических группировок, а смешение нескольких фаун, в том числе обычно даже не соприкасающихся. Оно может объясняться особенностями данного района, где наблюдается сочетание таких факторов, как интенсивные вертикальные движения вод, приводящих к нарушению естественных границ между группировками разных экологических зон, и малая протяженность самих зон, обусловленная особенностями рельефа дна. В результате необычно сближенные между собой различные экологические группировки могут легко обмениваться своими элементами даже при относительно небольших нарушениях стратификации вод.

Это объясняет многочисленные поимки глубоководных видов на глубинах, нетипичных для их обычного нахождения (например, Буруковский, 1980а). Кроме того, образование вихрей на стыках вод — явление достаточно известное и появление их может характеризоваться определенной квазипериодичностью. Благодаря этому из случайного явления они превращаются в экологический фактор второго типа, посредством которого осуществляется взаимопроникновение и, в конечном итоге, эволюция фаун разных глубинных зон.

Следовательно, **вертикальная структура вод — важнейший экологический фактор, определяющий особенности стратификации фаун, а диапазон вертикального распространения вида, определяемый лишь по крайним точкам его нахождения, может, особенно у широко распространенных видов, неверно характеризовать их.** Поэтому при его батиметрической характеристике необходимо указывать, к какому региону относятся приводимые данные.

### г) Зоогеографические особенности вертикального распределения креветок

Еще одна закономерность вертикального распределения креветок — изменение соотношения доли эндемиков данной зоогеографической области и широко распространенных видов в таксоценах креветок разных глубин. Суть ее в том, что во всех регионах доля эндемиков — с теми или иными отклонениями — в таксоценах больших глубин уменьшается, а доля широко распространенных видов — возрастает (рис. 33, Буруковский, 1981). Это следствие эффекта, отмеченного Н. Г. Виноградо-

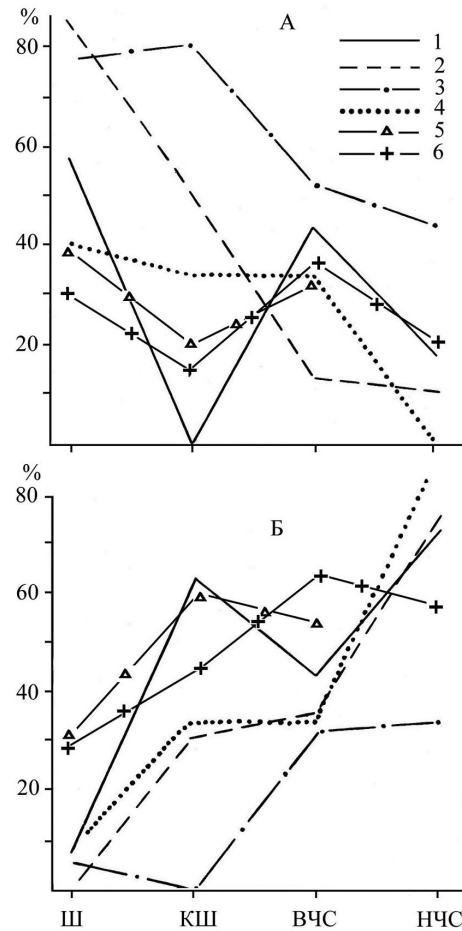


Рис. 33. Изменение доли (%) видов с разными типами ареалов в таксоценах креветок:

А — эндемики областей; Б — широко распространенные виды:

- 1 — воды Юго-Восточной Атлантики; 2 — воды Марокко; 3 — Мексиканский залив; 4 — воды Южной Африки; 5 — воды Центрально-Восточной Атлантики; 6 — воды Мавритании (по оси абсцисс — таксоцены: Ш — шельфа; КШ — кромки шельфа; ВЧС — верхней и НЧС — нижней части склона)

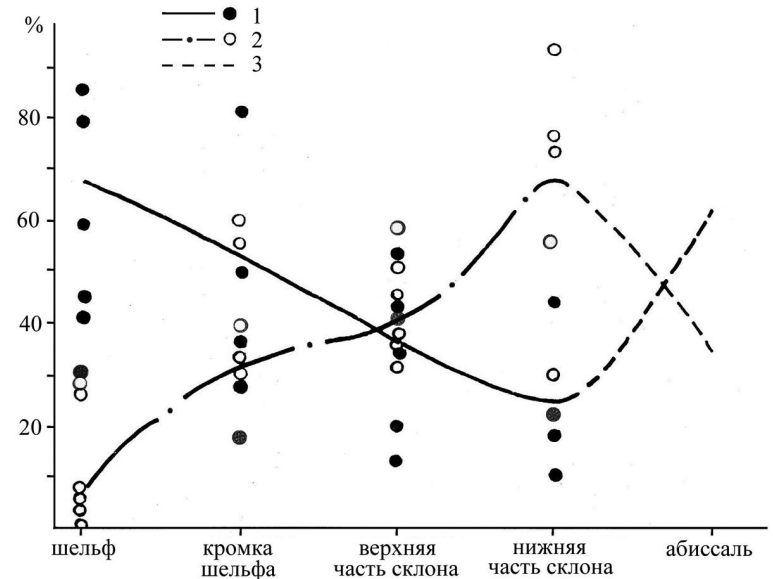


Рис. 34. Общая закономерность изменения доли креветок с разными типами ареала в таксоценах разных глубинных зон:

- 1 — доля эндемиков; 2 — доля широко распространенных видов; 3 — экстраполяция по литературным данным

распространенные виды) в таксоценах шельфа и материкового склона и выводы Виноградовой (1969, 1969а) о зоогеографии животных ложа океана, и обнаружили своеобразную симметрию (рис. 34). На шельфе в таксоценах преобладают, как правило, эндемики данной зоогеографической области. На материковом склоне их доля в большей или меньшей степени уменьшается, достигая минимума в его нижней части. Напротив, здесь возрастает доля широко распространенных видов. На глубинах более 2000 м доля широко распространенных видов опять начинает уменьшаться, и в абиссали вновь преобладают эндемики, достигая примерно 60% от общего числа видов.

#### О схемах вертикальной зональности на примере западноафриканских креветок

Во всех изученных нами регионах западноафриканских вод, как было нами показано выше (а также Буруковский, 1978, 1980, 1981, 1985, 1995), фауна креветок распадается на четыре таксоцены, каждый из которых характеризуется своим диапазоном глубин. Независимо от конкретного района, они могут быть подразделены на шельфовый, или

вой: «чем шире диапазон вертикального распределения вида, тем шире ареал», а также того, что чем глубже располагается данная структурная зона вод, тем она толще (Степанов, 1974).

Мы суммировали наши данные (см. рис. 33) по изменению доли видов с противоположными типами ареалов (эндемики — широко

сублиторальный; внешнего края, или кромки шельфа; верхней части материкового склона; нижней части материкового склона.

Такое подразделение нарушается лишь в районах летних апвеллингов, где фауна креветок шельфа и его кромки полностью выпадает или сильно обедняется (см. выше, а также Буруковский, 1998). Положение границ батиметрического распределения каждого таксоцена в разных районах несколько различно. Но в каждом из них оно совпадает с границами структурных зон вод или отдельными слоями внутри них в данном районе (см. выше, а также Буруковский, 1978; Степанов, 1974). Структурные зоны вод или слои внутри них представляют собой большую или меньшую толщу вод с относительно однородными свойствами (Степанов, 1974) и отделяются друг от друга градиентами. В тех местах, где они контактируют с дном, возникают естественные границы вертикального распределения донных и придонных видов, что было обнаружено нами при сравнении батиметрии креветок вод Марокко и юго-восточной Атлантики (Буруковский, 1978, 1980), а потом подтверждалось в каждом из изученного регионов (см. выше). Это особенно четко проявляется при рассмотрении вертикального распределения зврибатных интеррегиональных и широко распространенных видов. Несмотря на большой доступный им диапазон глубин обитания, каждый из них не выходит за пределы одной структурной зоны вод (табл. 19), используя в каждом районе лишь часть своего батиметрического диапазона.

Это позволило нам предложить схему вертикальной зональности фауны креветок в западноафриканских водах, которая выглядит следующим образом: 0–70–100 м — сублитораль в пределах поверхностного и переходного слоев поверхностной структурной зоны вод; 50–100–350–550 м — кромка шельфа в пределах пограничного слоя между поверхностной и промежуточной структурными зонами вод; 350–500–1000 м — верхняя часть склона в пределах промежуточной структурной зоны вод.

Кроме специфического видового состава, характерного соотношения жизненных форм и привязанности к определенным структурным зонам вод или слоям внутри них, эти горизонты хорошо согласуются с представлением о внешней части шельфа как о самостоятельном крупном структурном элементе тектонического происхождения (Лентьев, 1968) и с представлением о фациальной зональности шельфов (Мурдмаа, 1979). Согласно последнему, внешний край шельфа существенно отличается как от собственно шельфа, так и от материкового склона по особенностям осадкообразования (Гершанович, Котенев, 1981). **Кромка шельфа и верхняя часть склона хорошо выраженные биотопы, фауна креветок которых формируется в соответствии с характерными особенностями каждого из них.**

Кромка шельфа, как самостоятельный горизонт в схеме вертикальной биологической зональности донной фауны тропиков и субтропиков, не

аналог нижней части шельфа, обозначаемой как «нижняя сублитораль», «элитораль», «циркалитораль» и др. (см. обзоры Андрияшев, 1979; Зенкевич, 1951; Hedgpeth, 1957; Lagardère, 1977). Их выделяют или по результатам исследования фауны: различных районов бореальной зоны, или же для их выделения использован совершенно иной, не фаунистический подход. Так, Пере и Пикар (Pèrès, Picard, 1964) в основу схемы вертикальной биологической зональности кладут закономерности батиметрического распределения различных групп водорослей, лимитирующими факторами распределения которых служат прозрачность и освещенность воды. Эта схема вертикальной зональности не адекватна схеме Беляева с соавт. (1959), разработанной на примере вертикальной зональности фауны северо-восточной части Тихого океана, которую авторы считали применимой для океана в целом.

Не совпала с этой схемой, предложенная Зезиной (1976) для брахиопод. Она выделяла следующие горизонты на шельфе и материковом склоне: сублитораль (0–300 м), переходный горизонт (300–700 м), батияль (700–2000 м). Поскольку анализ вертикального распределения брахиопод велся для всей группы в целом, без деления на бореальные, холодноводные и тропическо-субтропические фауны, данная схема, возможно, маскирует существующую на самом деле зональность, связанную с вертикальной структурой вод (Зезина, 1973). Но обращает на себя внимание, что граница сублиторали в схеме Зезиной совпадает с нижней границей поверхностной структурной зоны вод в тропиках (Степанов, 1974), а нижняя граница переходной зоны — с границей между мезо- и батипелагиалью.

В нашем понимании кромка шельфа представляет собою участок дна, примыкающий к месту перехода материковой отмели в континентальный склон со своей, только ей присущей фауной, по крайней мере, фауной креветок. Конкретные границы фауны этого горизонта в каждом районе тропиков и субтропиков, определяются **положением на дне границ пограничного слоя между поверхностной и промежуточной структурными зонами вод**. Именно поэтому она и не аналог «переходного горизонта» Несиса (1965) или «батилиторали» Эрцеговича (Lagardère, 1977; Pèrès, Picard, 1964), так как, несмотря на частичное совпадение батиметрических границ, для последних характерна именно переходная, смешанная фауна.

Именно для тропиков с их четкой стратификацией водных масс характерно существование самостоятельного таксоцена креветок на кромке шельфа, поэтому предлагаемое дополнение схемы вертикальной зональности донной фауны применимо лишь для субтропических, тропических и экваториальных регионов. Благодаря этим особенностям тропиков границы между структурными зонами вод и отдельными слоями внутри них приобретают значение экологического фактора первого

типа (Мончадский, 1962), так как именно их положение определяет глубины каждого горизонта в данном районе. Более того, вероятнее всего, **невозможно создать общую для всего океана или даже только для его субтропических и тропических регионов схему вертикальной зональности фауны.** Оставаясь в общих чертах сходной, она будет заметно варьировать от региона к региону в зависимости от особенностей вертикальной структуры вод. Именно поэтому мы и предлагаем наш вариант вертикальной зональности с оговоркой «для креветок западноафриканских вод».

## Третья глава

# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНОВ КРЕВЕТОК

---

Под экологической структурой таксоценона мы понимаем соотношение в нем жизненных форм. Выше было описаны основные регионы Западной Африки и их фауны креветок, относящиеся к трем крупным зоогеографическим единицам (Западноафриканская тропическая зоогеографическая область, Мавританская провинция Средиземноморско-Лузитанской области и Южноафриканская провинция Индо-Вестацифической тропической зоогеографической области), а также двум переходным зонам между ними. Наша цель — описать экологическую структуру таксоценонов креветок этих регионов и выявить общие закономерности в ее формировании. Для этого мы использовали два подхода: исследование соотношения жизненных форм в таксоценонах креветок по числу видов каждой из жизненных форм в них, и по доле видов каждой жизненной формы в удельной биомассе креветок.

### 1. Соотношения жизненных форм в таксоценонах креветок по числу видов каждой из жизненных форм в них

В дополнение к нашим собственным материалам в качестве, так сказать, «контрольных» регионов мы использовали данные по фауне Мексиканского залива и Южной Африки. Материал для первого региона мы получили, прежде всего, из сводки Буллиса и Томпсона (Bullis, Thompson, 1965), базирующейся на материалах, собранных в 1956–60 гг. преимущественно в северной части залива на глубинах от уреза воды до 1883 м (900 ловов), с привлечением работ Пекенъи (Pequegnat, 1970; Roberts, Pequegnat, 1970). Южноафриканская фауна была проанализирована по работам Барнарда (Barnard, 1950) и Чемпиона (Champion, 1979). Сводка Кенсли (Kensley, 1981) не прибавила к ним ничего принципиально нового.

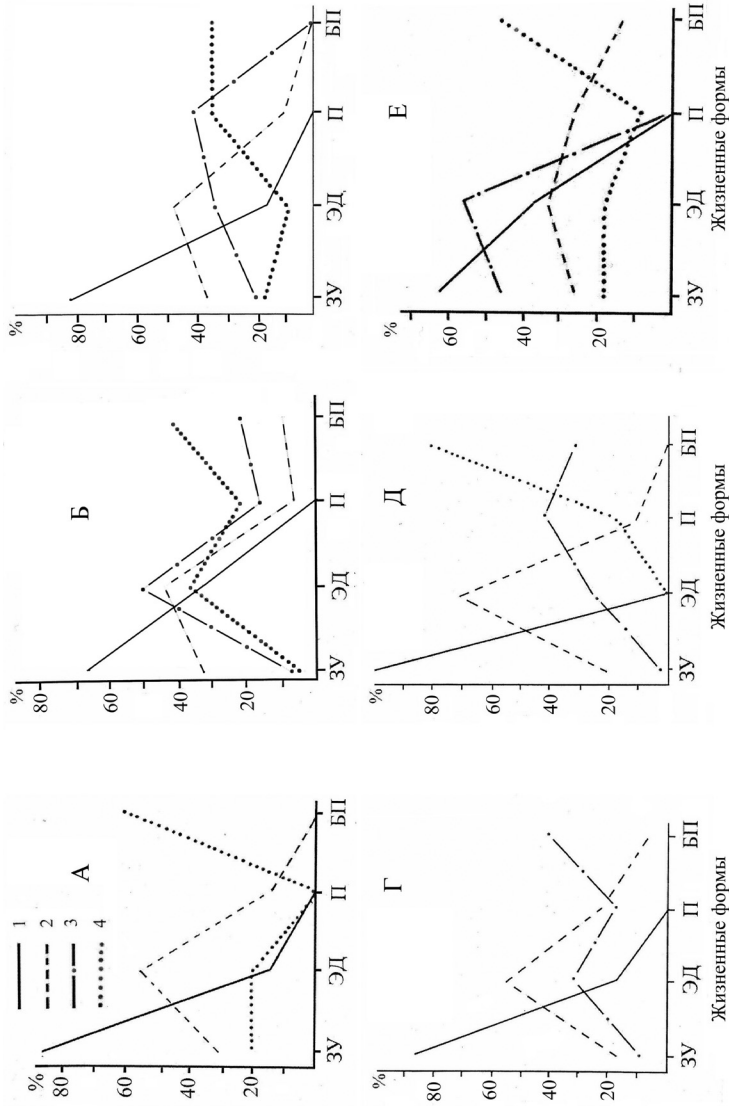


Рис. 35. Экологическая структура таксоценов креветок (по числу видов): А — Мексиканский залив; Б — воды Марокко; В — воды Мавритании; Г — воды Центрально-Восточной Атлантики; Д — воды Юго-Восточной Атлантики; Е — воды Южной Африки; 1 — таксоценов шельфа; 2 — кромки шельфа; 3 и 4 — верхняя и нижняя части склона соответственно

За прошедшие годы появилось еще несколько региональных обзоров фаун креветок, но они, опять-таки, подтвердили выводы, сделанные нами на этом материале.

Итак, мы сравниваем между собой экологическую структуру таксоценов креветок и закономерности ее батиметрических изменений в Каролинской умеренно-тепловодной провинции (Мексиканский залив), Мавританской провинции Средиземноморско-Лузитанской области (Марокко), трех районах Западноафриканской тропической зоогеографической области (Мавритания, Центрально-Восточная и Юго-Восточная Атлантика) и Индо-Вестацифической тропической зоогеографической области (зоогеографическое районирование — по Briggs, 1974). Двумя дополнительными регионами, экологическая структура таксоценов которых тоже будет рассмотрена, стали переходные зоны между Средиземноморско-Лузитанской и Западноафриканской тропической зоогеографической областями и между последней и Южноафриканской провинцией Индо-Вестацифической областей (соответственно Западная Сахара и провинция Намаква).

**Атлантические воды Марокко** (рис. 35, Б). Среди креветок шельфа около 70 % видов относятся к зарывающимся или живущим в укрытиях. Им сопутствуют эпибентосные донные виды, которые доминируют среди креветок кромки шельфа и верхней части склона. Из-за особенностей вертикальной структуры вод Марокко одни и те же виды обитают во всех этих трех таксоценох. В верхней части материкового склона в таксоценох примерно в равных долях представлены придонные креветки и батипелагические виды, в нижней — безусловно доминируют батипелагические. Доля зарывающихся видов уменьшается от почти 70 на шельфе до 33,3 % на кромке шельфа и примерно до 5 % в верхней и нижней частях склона (см. также Буруковский, 1980а, 1981).

Несмотря на широкий диапазон вертикального распределения некоторых видов шельфа и его кромки, благодаря чему общая закономерность изменения с глубиной экологической структуры таксоценов несколько смазана, наблюдается вполне выраженная закономерность: с глубиной уменьшается доля зарывающихся и живущих в укрытиях и возрастает доля креветок, менее тесно связанных с субстратом.

**Воды Мавритании** (рис. 35, В). На шельфе встречены только зарывающиеся или живущие в укрытиях виды. На его кромке доля зарывающихся уменьшилась до 40 %, зато появились эпибентосные донные виды. Они же доминируют в верхней части склона вместе с придонными креветками, а глубже на первом месте батипелагические виды.

Следовательно, и здесь сохраняется закономерность смены с глубиной жизненных форм, доминирующих в каждом таксоценох, с возрастанием среди них доли креветок, не связанных с субстратом, как и в водах Марокко.



**Центрально-Восточная Атлантика** (рис. 35, Г). На глубинах до 100 м около 90 % составляют зарывающиеся или живущие в укрытиях виды креветок. На кромке шельфа их доля уменьшается примерно в 4 раза. Здесь доминируют эпибентосные донные виды, составляющие около 60 %. К сожалению, из-за того что максимальные глубины тралений в данном районе не выходили за пределы 900 м и были малочисленны, мы вынуждены были объединить материалы всех тралений на глубинах более 500 м. Но даже и в этом случае хорошо прослеживается возрастание доли придонных, а с глубины 800 м — батипелагических видов, выходящих на первое место.

Несмотря на частные различия в экологической структуре таксоценов, налицо общая тенденция потери связи с грунтом таксоценов креветок с увеличением глубины.

**Юго-Восточная Атлантика.** И здесь каждый батиметрической группировке креветок соответствует свой набор и соотношение жизненных форм (рис. 35, Д, а также Буруковский, 1978а). На шельфе преобладают зарывающиеся и живущие в укрытиях виды креветок. Заметную роль они играют и на кромке шельфа, но полностью тут доминируют эпибентосные донные виды. Для фауны верхней части материкового склона характерно преобладание придонных видов. И наконец, среди креветок нижней части склона подавляющее большинство — батипелагические виды.

Налицо очень сильное уменьшение с глубиной числа донных (в широком смысле этого слова) и увеличение доли придонных и батипелагических видов креветок.

**Мексиканский залив** (рис. 35, А). Распределение жизненных форм в целом подчиняется той же закономерности, несмотря на то что креветки таксоцена верхней части материкового склона поднимаются на значительно меньшие глубины, чем в водах Западной Африки, захватывая внешнюю часть шельфа. В нем преобладают эпибентосные донные формы. Из общей закономерности отчасти выпадают и придонные виды, но если рассмотреть распределение жизненных форм креветок в пределах верхнебатинальной группировки, окажется, что эпибентосные донные креветки более тяготеют к кромке шельфа. Их доля среди креветок этой зоны, хоть незначительно, но превышает долю донных креветок на собственно верхней части склона. Придонные виды, напротив, тяготеют к материковому склону. Среди креветок нижней части склона ожидаемо преобладают батипелагические виды.

Находит свое, и неожиданное, объяснение повышенная по сравнению с другими исследованными регионами доля зарывающихся видов креветок на материковом склоне. Она образуется за счет креветок из семейства *Glyphocrangonidae*. Это семейство с единственным родом *Glyphocrangon*, в который входят 90 валидных видов (Буруков-

ский, 2004; De Grave, Franssen, 2011; Komai, 2013). Они освоили весь материковый склон и встречаются в абиссали. В Атлантическом океане род представлен 12 видами, из которых восемь встречаются только в Западной Атлантике, а шесть из них — в Мексиканском заливе (Holthuis, 1971; Crosnier, Forest, 1973; Komai, 2004). Здесь они обитают на глубинах от 420 м и глубже. Три наиболее массовых вида заселили материковый склон Мексиканского залива, четко разделяясь по глубинам: *G. alispina* — 680–910 м, *G. nobilis* — 910–1780, *G. longirostris* — 1780–2700 м (Pequegnat, 1970). Это, видимо, объясняется тем, что котловина Мексиканского залива отделена от открытого океана и Карибского моря подводными порогами. Для глубинной фауны это создало условие фактически замкнутого водоема, в котором произошло, во избежание конкуренции, расхождение близких видов по глубинам.

**Воды Южной Африки** (см. рис. 35, Е). И здесь распространение жизненных форм креветок по глубинам очень напоминает то, что описано для предыдущих районов. Так же закономерно изменяется доля каждой жизненной формы в соответствующих таксоценах. Доля зарывающихся и живущих в укрытиях форм падает от 60 % на шельфе до 18 % в нижней части склона. В таксоцене кромки шельфа наибольшую долю составляют эпибентосные виды. В верхней части материкового склона доля придонных видов больше, чем в других таксоценах. Наконец, доля батипелагических видов достигает максимума в нижней части склона.

**Воды восточной Японии.** Еще одной иллюстрацией может послужить рисунок, на который мы натолкнулись в книге, посвященной десятиногом ракам шельфа и материкового склона Японии (Baba, Hayashi, Togiya, 1986). На рис. 36 представлена схема вертикального распределения креветок на шельфе и материковом склоне залива Тога (юго-восточная часть о-ва Сикоку). Авторы подразделяют всех креветок на шесть групп видов. Из них три группы заселяют шельф до глубины 100 м. Вместе они насчитывают 26 видов, из которых два вида эпибентосных (*Latreutes planirostris*, Hippolytidae и *Plesionika izumiae*, Pandalidae), два — микронектонных (*Leptochela* spp., Pasiphaeidae), все остальные (почти 80 %) — зарывающиеся или живущие в укрытиях.

Следующие две группы — обитатели глубин от 100 до 500 м, то есть кромки шельфа, содержат 10 видов, среди которых четыре зарывающихся (два — *Metapanaeopsis* spp., *Haliporoides* sp. и *Panaeopsis eduardoi*), а остальные шесть (то есть 60 %) — эпибентосные (*Plesionika* spp., *Parapandalus spinipes*, *Heterocarpus* spp.).

Наконец, на глубинах от 500 до 1000 м встречено пять видов, среди которых один бентопелагический (*Heterocarpus dorsalis*), два — придонные (*Aristeomorpha foliacea*, *Aristeopsis edwardsiana*), и два — батипелагические (*Acanthephyra eximia* и *Sergestes prehesilis*).

Итак, и в водах восточной Японии наблюдается все та же тенденция уменьшения связи креветок с субстратом с увеличением глубины.

**Переходные зоны.** Сильное уменьшение числа видов, характерное для каждой из переходных зон, делает затруднительной даже примитивную математическую обработку. Но беглый просмотр табл. 6 и 14 позволяет обнаружить все ту же тенденцию связи каждой жизненной формы креветок с определенной глубинной зоной и преобладание ее в определенном таксоцено (см. также Буруковский, 1982а).

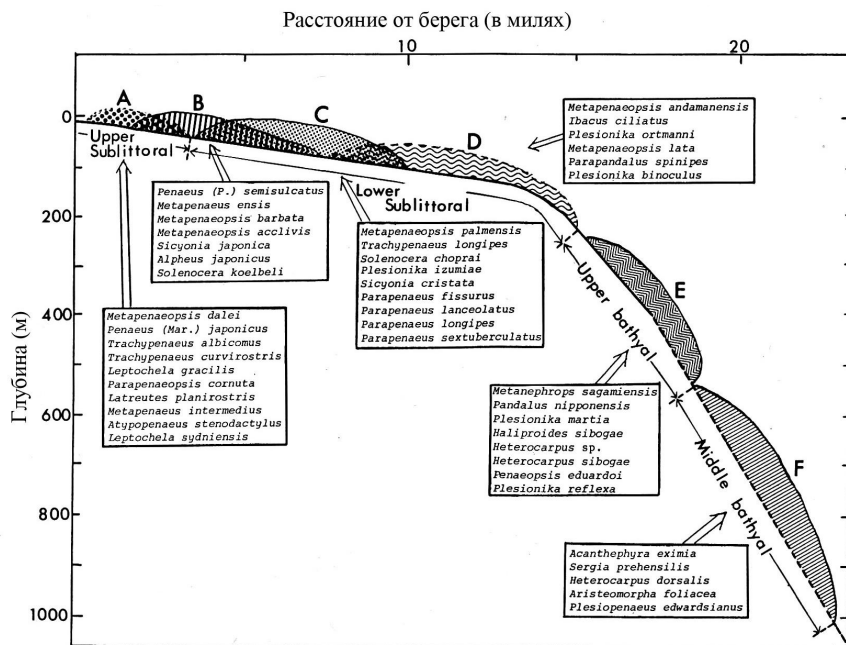


Рис. 36. Схематическое изображение вертикального распределения креветок на шельфе и материковом склоне залива Тоца (о-в Сикоку, Восточная Япония) (по Baba, Hayashi, Toriyama, 1986)

## 2. Общие закономерности изменения экологической структуры таксоценов (по числу видов)

Все регионы, видовой состав и экологическая структура таксоценов которых были описаны выше, относятся к пяти зоогеографическим областям, очень сильно отличающимся не только географически,

но и геоморфологически и гидрологически (данные по креветкам из вод Японии, относящейся к Индо-Вестпафической зоогеографической области, мы в зоогеографический анализ не включили). В трех из них эндемики составляют около 30 % видового состава, а в Мексиканском заливе на момент выхода из печати цитированных выше работ (Bullis, Thompso, 1965, Pequegnat, 1970; Roberts, Pequegnat, 1970) (более поздние сводки нам неизвестны) доля эндемиков составляет 61 %. Коэффициент сходства (по Жаккару) между разными регионами варьирует от 2,4 % (между фаунами креветок Мексиканского залива и Юго-Восточной Атлантики) примерно до 15 % между Марокко и Центрально-Восточной Атлантикой.

Это позволяет предположить, что фауны этих регионов достаточно долго развивались самостоятельно, и экологическая структура таксоценов креветок в них складывалась независимо от остальных, без заметного влияния общих видов. Несмотря на это, имеются общие для всех регионов закономерности в формировании экологической структуры таксоценов. Это заметно уже при сравнении между собой рис. 37 (А, Б, В, Г, Д, Е).

Но главное, что доля каждой жизненной формы в таксоценох всех регионов изменяется по общему закону (рис. 37, А, Б, В, Г; данные по району Мавритании на эти графики не нанесены, так как они попадали в самое ступение кривых, делая рисунки «грязными», как раз потому, что они полностью следуют тем закономерностям, которые эти рисунки обнаружили). Зарывающие и живущие в укрытиях креветки достигают наибольшего значения на шельфе, где они преобладают и по количеству видов. С глубиной доля этой жизненной формы уменьшается, достигая минимума в нижней части склона (см. рис. 37, А). Эпибентосные креветки имеют наибольшее значение в переходной зоне от шельфа к склону (на кромке шельфа) (см. рис. 37, Б). Придонные виды никогда не достигают столь высокого значения в таксоценох, как другие жизненные формы креветок, во всяком случае, по числу видов, но и они образуют максимум — в верхней части склона см. рис. 37, В).

И, наконец, в нижней части склона начинают играть ведущую роль батипелагические креветки (см. рис. 37, Г). От шельфа к материковому склону наблюдается стабильное для всех регионов уменьшение связи таксоценов креветок с субстратом. Это явление (может, и не совсем удачно) можно назвать «пелагизацией» таксоценов креветок в результате уменьшения в них доли донных (*sensu lato*) и возрастания значения придонно-пелагических и пелагических видов.

**Следовательно, экологическая структура таксоценов креветок не зависит от происхождения фауны данного региона или даже данной глубинной зоны, а зависит только от глубины обитания таксоценов.**

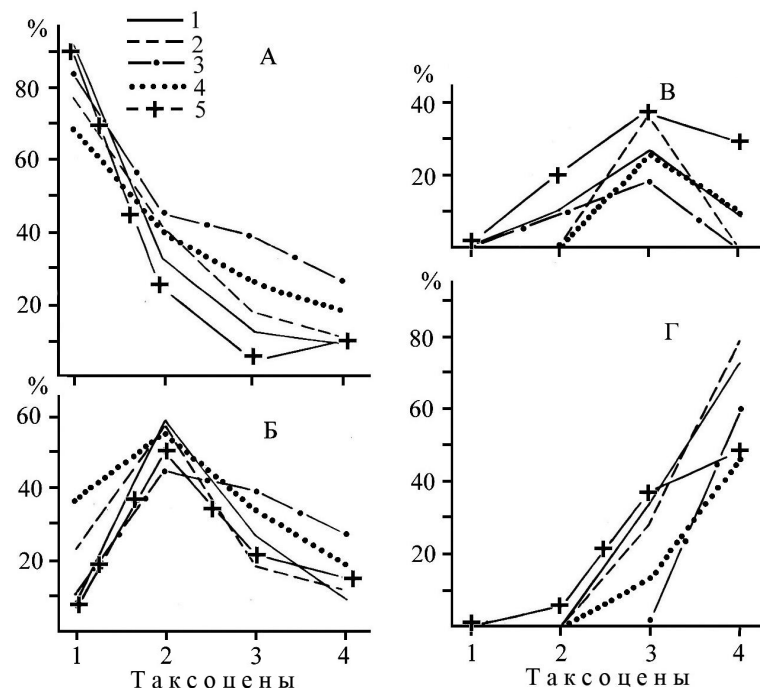


Рис. 37. Изменение доли (%) каждой жизненной формы в таксоценозах разных глубин:

А — зарывающиеся и живущие в укрытиях; Б — эпибентосные донные; В — придонные; Г — батипелагические;

1 — воды Юго-Восточной Атлантики; 2 — воды Марокко; 3 — Мексиканский залив; 4 — воды Южной Африки; 5 — воды Центрально-Восточной Атлантики.  
(по оси абсцисс таксоцены: 1 — шельфа; 2 — кромки шельфа; 3 и 4 — соответственно верхней и нижней части материкового склона).

К сожалению, до сих пор отсутствуют данные по фауне креветок ложа океана, сравнимые с использованными нами выше (исключение — фауна креветок гидротермалей, которая в нашей книге не затронута). Обширнейшие исследования креветок по программе MUSORSTOM (Ahyong et al., 2013) до сих пор носят характер таксономических и фаунистических и, в основном, захватывают материковый склон, почти не касаясь ложа океана. Это до сих пор представляет собой серьезную техническую проблему. Поэтому мы предприняли попытку «реконструировать» таксоцен креветок ложа океана по косвенным признакам, используя имеющиеся в литературе по креветкам разрозненные сведения (Bouvier, 1908; de Man, 1920; Заренков, 1969; Roberts, Pequegnat, 1970; Pequegnat, 1970; Holthuis, 1971; Crosnier, Forest, 1973; Perez-Farfante, 1977;

Crosnier, 1978; Chace, 1984; Gore, 1985, 1985a; Perez Farfante, Kensley, 1997; Komai, 2004; 2004a, 2005, 2006, 2007, 2008, 2010, 2012, 2013; Komai, Segonzac, 2005; Komai, Chan, 2009; De Grave, Franssen, 2011; Буруковский, 2012 и еще целый ряд публикаций по конкретным группам креветок, которые будут цитированы в процессе дальнейшего обсуждения).

На глубины более 2500 м в тропиках спускаются виды трех семейств подотряда Dendrobranchiata и восьми семейств подотряда Pleocyemata (инфраотряда Caridea). Однако абиссальные представители Aristeidae, Benthescymidae, Pasiphaeidae, Bresiliidae (за исключением обитателей гидротермальных оазисов, которые остаются за пределами данной книги), Acanthephyridae и Orphoroidae относятся к батипелагическим формам и для них характерны большие вертикальные миграции. Некоторые из принадлежащих к ним видов могут играть незначительную или эпизодическую роль в донных таксоценозах ложа океана или, еще реже, материкового склона. Размах вертикальных диапазонов их обитания очень велик: *Parapasiphae sulcatifrons* — 500–5400 м, *Lucaya bigelowi* Chace, 1939 — 1830–4800 м, *Ephyrina benedicti* Smith, 1885 — 1758–4435 м, *Notostomus elegans* A. Milne-Edwards, 1881–700–5380 м и так далее. Но даже самые глубоководные виды с самыми малыми вертикальными миграциями не опускаются глубже 5500 м. Кроме того, всегда остается место для предположения, что они попались в незамыкающееся орудие лова где-то в толще воды.

Все представители семейства Aristeidae, в состав которого входят девять родов и 26 видов, придонные креветки (о чем недвусмысленно свидетельствует их морфология и некоторые прямые и не прямые наблюдения за некоторыми видами; см. с. 60–61 данной книги). Но лишь шесть видов из трех родов встречаются в абиссали. Все остальные обитают преимущественно в верхней части склона и даже в переходной зоне между ней и кромкой шельфа (например, *Aristeus antennatus*, *Aristeomorpha foliacea*).

Среди абиссальных видов *Hemipenaeus carpenteri* Wood-Mason, Alcock, 1891 встречается на глубинах между 1650 и 3840–3875 м в Индо-Вестпацифике, в Восточной Пацифике — на глубинах 3058–3394 м, в Атлантическом океане — 2103–3840 м. А в водах Мадагаскара этот вид подымается в нижнюю часть материкового склона (1200–1600 м) (Crosnier, 1978).

*Hemipenaeus spinidorsalis* Spence Bate, 1881, более глубоководный, практически облигатно-абиссальный. В Атлантике известен с глубин 3475 м, в Западной Пацифике — 3749 м, и в Восточной — 2197–3687 м. У Мадагаскара был встречен на глубине 1930 м (Crosnier, 1978).

В роде *Hepomadus* Spence Bate, 1881, по мнению Кронье, имеется единственный вид *H. tener* Smith, 1884, встреченный в Западной Атлантике (765–5400 м) и в Индийском океане у Восточной Африки

на глубине 2930 м (Crosnier, 1978). Однако Перес Фарфанте и Кенсли (Perez Farfante, Kensley, 1997), а за ними Де Грэйв и Франсен (De Grave, Fransen, 2011) упоминают еще о двух видах, описанных Бэйтом (Bate, 1881, цит. по упомянутым выше работам), известных каждый по единственной находке в водах Японии на глубине 3430 м (*H. glacialis* Spence Bate, 1881) и в центре Южной Пацифики (*H. inermis* Spence Bate, 1881) на глубине 5529 м.

В роде *Plesiopenaeus* из двух видов *P. corruscans* (Wood-Mason in Wood-Mason, Alcock, 1891), встречающийся в Западной Атлантике и в западной части Индийского океана, известен на глубинах 995–2367 м (последняя — в Мексиканском заливе), но преимущественно на глубинах около 1000 м (Crosnier, 1978). В отличие от него, *P. armatus* (Spence Bate, 1881) — космополит, встречающийся на глубинах 758 м (единственная находка), чаще 1789–5413 м.

Складывается впечатление, что, встречаясь в абиссали, перечисленные выше виды все же тяготеют к нижней части материкового склона. Следовательно, они не могут играть заметной и постоянной роли в таксоценозах креветок ложа океана.

Среди собственно донных видов семейства Pandalidae на глубинах более 2500 м представлено единственным (возможно, эпибентосным) видом *Dorodotes reflexus* (1829–3000 м), который достигает лишь верхней кромки абиссали.

Все обитающие на материковом склоне представители семейства Solenoceridae — тоже эпибентосные (Perez Farfante, 1977), тогда как шельфовые — зарывающиеся. Склоновые соленоцериды широко эврибатны. *Hymenopenaeus aphoticus* Burkenroad, 1936–950–3525 м, *H. laevis* — 1657–4792 м, *H. doris* (Faxon, 1893) — 549–4082 м, *H. nereus* — 1271–3279 м. Их можно назвать факультативно-абиссальными видами.

То же самое относится к по-настоящему нижнесклоновым и абиссальным видам из семейства Solenoceridae (рода *Gordonella* Tirmizi, 1960 и *Haliporus* Spence Bate, 1881). Представители первого рода лишь достигают подошвы материкового склона. Облигатно абиссальные виды второго — *H. thetis* Faxon 1893 известен лишь по четырем находкам из абиссали западной части Индийского океана (глубины 2300–3625 м, а *H. curvirostris* Bate 1881 м — лишь по двум находкам северо-восточной Марианских о-вов, на глубине 5700 м и юго-западной архипелага Туамоту, на глубине 4361 м (Crosnier, 1988; Perez Farfante, Kensley, 1997). Суди по их морфологии, это бенто-пелагические формы. Вряд ли эти виды играют сколько-нибудь существенную роль в биоте абиссали.

В семейство Nematocarcinidae, в состав которого входят шесть родов, все виды — эпибентосные. Абиссальные виды входят в состав трех родов.

Род *Nigmatullinus* Burukovsky, 1991 с единственным космополитическим видом *N. acanthitelsonis* (Pequegnat, 1970) в Атлантическом океане встречается в Мексиканском заливе (3740 м), в водах Венесуэлы (3411–3475 м), к югу от Канарских о-вов (3138 м), в экваториальной зоне, глубина 3385 м. В Индо-Востпацифике встречен в западной части Индийского океана, 2020–2000 м; у о-вов Тайвань глубина 2268–2426 м и Южной Каледонии на глубинах 2100–3740 м; из района южнее Галапагосского архипелага, глубина 4160 м (Буруковский, 2012). Нами были исследованы большие коллекции креветок из семейства Nematocarcinidae, хранящиеся в коллекциях Франции, США, Великобритании, Тайваня, Филиппин, Новой Зеландии и России (более 800 проб, несколько тысяч экз.). Они были собраны в разных районах Мирового океана на глубинах от 300 до 5000 м. *N. acanthitelsonis* встречен был единичными экземплярами и очень редко (Буруковский, 2012).

Можно заключить, что *N. acanthitelsonis* — обитатель, в основном, нижней части батииали, ее переходного горизонта к верхнеабиссальной подзоне, но встречается и в абиссали (классификация вертикальной зональности — по Briggs, 1974; Виноградова, 1977). Однако это позволяет считать его обитателем ее прибатииальных окраин.

В роде *Segonzackomaius* Burukovsky, 2011 всего два вида. Три экземпляра первого вида — *S. burukovskyi* (Komai, Segonzac, 2005) — собраны подводными обитаемыми аппаратами в трех гидротермальных вентх Тихоокеанского подводного хребта (*East Pacific Rise*) на глубинах 2330–2612 м (Komai, Segonzac, 2005). На этом основании его можно считать эндемиком Гидротермальной зоогеографической области в той ее части, где она выходит за пределы Абиссального царства (Кафанов, Кудряшов, 2000), а не обитателем собственно окраины ложа океана. Второй вид, *S. altus* (Spence Bate, 1888), известен тоже по двум единичным находкам из вод южнее Филиппин и Тайваня на глубинах 3900–4446 м (Буруковский, 2012; Burukovsky, 2013). Это уже настоящий абиссальный вид, но неизвестно, тяготеет ли он к гидротермальным вентам. Из ниже изложенного станет ясно, что это вполне вероятно.

Из остальных родов абиссальные виды имеются только в самом большом роде семейства — *Nematocarcinus* — с 48 видами. Это преимущественно верхне-, в меньшей степени нижнесклоновые виды и из последних лишь восемь выходят на ложе океана. Это антарктический *N. lanceopes* Spence Bate, 1888 (243–2680 м), североатлантический и средиземноморский *N. exilis* (Spence Bate, 1888) (900–4765 м; в абиссали встречается только в Средиземном море); космополит *N. tenuipes* Spence Bate, 1888 (910–3680, в основном 1000–2500 м), индовостпацифический *N. productus* Spence Bate, 1888 (500–4260, чаще всего 1500–2500 м), циркумнотальный *N. proximatus* Spence Bate, 1888 (2520–3075 м), амфиамериканский и амфиатлантический *N. ensifer* (1250–4672, чаще всего

2000–3400 м) и найденный в западной Пацифике *N. longirostris* Spence Bate, 1888 (2814–3470 м) (Буруковский, 2012; Komai, Komatsu, 2016), и, наконец, известный по единичной находке индоокеанский *N. safari* Burukovsky, 2000 (4035–4730 м) (Буруковский, 2012). Кроме последнего вида, тоже очень редко встречающиеся *N. longirostris* и *N. proximatus* не пойманы за пределами абиссали. Все остальные более или менее часто встречающиеся виды характеризуются большим диапазоном вертикального распределения, у некоторых — от кромки шельфа до абиссали. Размах диапазона вертикального распределения у *N. lanceopes* неувидителен, если вспомнить о том, что было написано в предыдущих разделах об отсутствии строгой стратификации водных масс и слоев внутри них в холодноводных регионах. Величина диапазона батиметрического диапазона у *N. exilis* требует особого объяснения.

В западной части Средиземного моря (так называемое Каталанское море), по данным Картеc (Cartes, 1993; Cartes, Sarda, 1993), *N. exilis* встречается на глубинах 1391–2266 м, с глубины 1550 м и глубже его ЧВ в уловах достигает 100%. Объяснение этому феномену было дано по результатам исследования 5-го и 48-го рейсов Ф. С. «Метеор» (Türkaу, 1998), в которых охвачен широкий диапазон глубин центральной и восточной частей Средиземного моря (южнее Италии и Греции, Крита и Кипра, в Ионическом и Левантйском морях). Это позволило сделать вывод, что *N. exilis* в Средиземном море заселяет не только материковый склон, но и дно его котловин на глубинах 1033–4765 м. Максимальные глубины обитания вида здесь в два раза превышают таковые в Атлантическом океане. Тюркай (Türkaу, 1998) объясняет это тем, что в абиссали моря наблюдаются нетипично высокие для таких глубин температуры (12,8–13,8 °С). Словом, абиссальное бытие *N. exilis* — исключение, подтверждающее общее правило.

Это же относится и к другим нематокарцинусам, обнаруженным в абиссали, так как в последнее время становятся довольно регулярными упоминания об их присутствии или находках вблизи гидротермалей (Martin, Haney, 2005; упоминавшийся выше *S. burukovskyi*: Komai, Segonzac, 2005, 2006). Но, кроме этого, например, по личному сообщению С. В. Галкина (ИО РАН) регулярное появление в зоне видимости подводного обитаемого аппарата каких-то видов из рода *Nematocarcinus* — один из признаков приближения к гидротермальному оазису.

Для *N. ensifer* (Smith, 1882) связь с гидротермальными можно считать доказанной. Он был дважды обнаружен вблизи гидротермального вента в районе *EPR* (*East Pacific Ridge*, на глубине 2647 м, а также на *MAR* (*Mid-Atlantic Ridge*, Срединно-Атлантическом хребте). Встречается как вблизи вентов, так и холодных сипов. Космополит *N. tenuipes* (описанный как *N. ovalis* Komai, Segonzac, 2005: синонимия — Буруковский, 2012) был встречен примерно там же, где *N. ensifer*, на глубинах 2558–2619 м.

Возможно, он же, но под именем *N. productus* (синонимия — Буруковский, 2012), был обнаружен вблизи вентов, и вблизи сипов на склоне Канесо-но-се Бэнк (*Kaneso-no-se Bank, Japan*) (Martin, Haney, 2005).

Можно предположить, что среди креветок семейства *Nematocarcinidae* нет облигатно абиссальных видов, не связанных с гидротермальными оазисами. А таксоцены креветок этих оазисов необходимо рассматривать отдельно (Буруковский, 2012).

Совсем по-другому обстоит дело с зарывающимися креветками (живущие в укрытиях виды за исключением отдельных видов не выходят далеко за пределы шельфа и его кромки). В абиссали обитают представители только двух семейств, в состав которых входят виды, относящиеся только к данной жизненной форме: *Crangonidae* и *Glyphocrangonidae*.

Они словно дополняют друг друга. *Crangonidae* одно из самых больших семейств. В его состав входят 21 род. Семейство освоило Мировой океан от уреза воды (род *Crangon* с 20 видами, живущими исключительно на шельфе, и *Philocheras* Stebbing 1900 — с 56 видами, освоившими шельф и его кромку примерно до 500 м). Имеется целая группа родов, которые, подобно им, освоили шельф, его кромку и верхнюю часть склона. Имеются рода, которые не только освоили материковый склон целиком, но и достигли абиссали. Наконец, есть монотипические рода, которые за пределами абиссали неизвестны.

Самый богатый видами — космополитичный глубоководный род *Metacrangon* Zarenkov, 1965 (41 вид). Большая часть его видов встречается в диапазоне глубин от кромки шельфа до нижней части материкового склона (Komai, 2008, 2012). Однако в роде имеются виды *M. ochotensis* (Kobyakova, 1955) (2850 м) из района южных Курильских о-вов и *M. bythos* Komai, 2012 из вод восточной Японии (1988–2518 м) Эти виды можно назвать пограничными, так как они обитают в переходной зоне от склона к абиссали. Кроме них, в абиссали северной части Тихого океана встречается *Neocrangon abyssorum* (Берингово море, глубина 3241 м). В роде *Neocrangon* Zarenkov, 1965, есть еще пять видов, но они живут на глубинах 30–353 м. Из прочих *Sclerocrangon zenkevitchi* Birstein, Vinogradov, 1953 (тоже Берингово море, глубины 2995–3940 м), *Placopsicrangon formosa* Komai, Chan, 2009 (воды Тайваня, 4824–4807 м: Komai, Chan, 2009) и *Prionocrangon paucispina* J. M. Kim, Chan, 2005 (пограничный вид, тоже из «окрестностей» Тайваня, 2334–2543 м). Кроме этого, в восточной Пацифике, от Калифорнии до Перу (Komai, 2008), встречается *Parapontophilus occidentalis* (Faxon, 1893) (глубины 1760–3281 м). Наконец, восточнее Австралии, в Тасмановом море найден еще один вид: *P. profundus* (Spence Bate, 1888) (4758 м).

Абиссаль Атлантического океана словно поделили два вида из того же рода *Parapontophilus* Christoffersen 1988: к северу от экватора встречается

*P. talismani* Crosnier, Forest, 1973 (2100–3459 м), а *P. abyssi* (Smith, 1884) — и в западной, и в восточной частях океана, а также в Индийском океане: вокруг Мадагаскара, в Аденском заливе, у Мальдивских о-вов, и в центре океана на глубинах 1800–5852 м (Komai, 2008).

Имеется информация (наблюдения из обитаемых подводных аппаратов: Martin, Haney, 2005), что вблизи сипов Сагами-бэй и Окинавы были встречены две неидентифицированных до вида креветки из рода *Paracrangon* Dana, 1852. Но представители этого рода (семь видов) обитают на глубинах примерно от 300 до 1000 м, то есть не имеют никакого отношения к абиссали.

Складывается впечатление, что погранично-абиссальные и абиссальные креветки из семейства Stangonidae, в основном, словно окаймляют ложе океана.

Как упоминалось выше, семейство Glyphocrangonidae содержит единственный космополитичный род *Glyphocrangon* A. Milne-Edwards, 1881 с 90 видами (De Grave, Franssen, 2011; Komai, Chan, 2012), ни один из которых на шельфе не встречается. 75 % видов этого рода обитают на материковом склоне до глубин 2500, восемь видов (9 %) встречаются на глубинах 2500–3000 м и лишь два обитают глубже 3000 м.

Большинство абиссальных видов живут в субтропических и тропических водах Мирового океана. Единственное исключение — *G. podager* Spence Bate, 1888 (2516 м), известный из района о-ва Марион, то есть обитатель нотальной (антибореальной) климатической зоны (Gorny, 1999; De Grave, Franssen, 2011). Среди них *G. rimapes* Spence Bate, 1888 (2516–3431 м) — космополитичный вид. В Атлантическом океане обитают три вида: *G. longirostris* (Smith, 1882) (1402–2697 м), *G. sculpta* (Smith, 1882) (1463–2783 м) и самый глубоководный вид креветок *G. atlantica* Chase, 1939 (3885–6373 м).

В Индийском океане известен пока один абиссальный вид: *G. saint-laurentae* Komai, 2004 (в районе о-ва Реюньон, 4030 м).

В западной части Тихого океана встречены два таких вида: *G. punctata* Komai, 2004 (Филиппины, 2770–2820 м) и *G. cornuta* Komai, 2004 (Новая Каледония, 2516–3431 м). И наконец в восточной части Тихого океана известен *G. sicaria* Faxon, 1893 (3281 м).

Несомненно, этот список не исчерпывающе полон. Абиссаль еще изучена очень слабо. Но и сейчас заметна та же особенность распределения видов, что и у Crangonidae: «пограничные» и облигатно абиссальные виды. До хадали ни один вид креветок не достигает.

Но главное для данной книги то, что в абиссали доминируют именно зарывающиеся формы креветок. В результате складывается следующая картина. Батипелагические креветки практически отсутствуют в таксоцонах абиссали, так как совершают большие вертикальные миграции и, если участвуют в жизни донных таксоценов, то спорадически.

На материковом склоне, напротив, они встречаются в донно-придонных таксоцонах регулярно, так как их вертикальные миграции «утыкаются» в дно, и они в это время включаются в трофические сети донного и придонного населения (Буруковский, 2009). Самые глубоководные придонные креветки достигают абиссали только на некоторых этапах онтогенеза, тогда как центры их обилия лежат за ее пределами. Эпибентосные донные креветки, как правило, не достигают нижней абиссальной подзоны или проводят в ней только часть времени. И наконец, среди зарывающихся креветок имеются виды, не только заходящие в абиссаль на некоторых этапах онтогенеза, но и способные достигать самых больших глубин, с которых креветки известны вообще.

Если учесть, что нами выше были перечислены все известные на настоящее время виды креветок, так или иначе связанные с абиссалью, станет ясно, что с глубиной постепенно выклиниваются все жизненные формы, кроме зарывающихся креветок, которые и достигают наибольших для креветок глубин. Именно они имеют максимальное значение в таксоцонах креветок абиссали.

Нельзя забывать, что число видов креветок с увеличением глубины уменьшается, и что, вероятно, таксоцены абиссали моновидовые, но это — зарывающиеся креветки.

В результате общая картина изменения экологической структуры таксоценов с увеличением глубины обнаруживает своеобразную симметрию (рис. 38). На шельфе и в абиссали преобладают зарывающиеся и живущие в укрытиях виды, на кромке шельфа — эпибентосные донные, в нижней части склона и в переходной зоне от склона к ложу океана — батипелагические. Относительно немногочисленные по количеству видов придонные креветки наибольшего значения достигают в таксоцонах верхней части склона, где примерно в равных долях представлены все жизненные формы креветок.

**Благодаря этому таксоцен верхней части склона оказывается «многоэтажным».**

Возможно, отражением возникновения сложной, многоэтажной структуры таксоцена креветок в данной глубинной зоне, стало аналогичное изменение количества видов креветок в уловах, достигающее своего максимума как раз в верхней части материкового склона (см. рис. 28, А, Б). Это заставляет вспомнить концепцию Пианка (1981) о максимальном использовании пространственной компоненты пищевого гиперобъема.

**Все три типа симметрии: изменения с глубиной соотношения эндемиков и широко распространенных видов, изменения среднего числа видов в одном улове, и изменение экологической структуры таксоценов креветок, есть, вероятно, часть общей циркумзональной симметрии, ось которой совпадает с верхней частью материкового склона. Это свидетельствует о его**

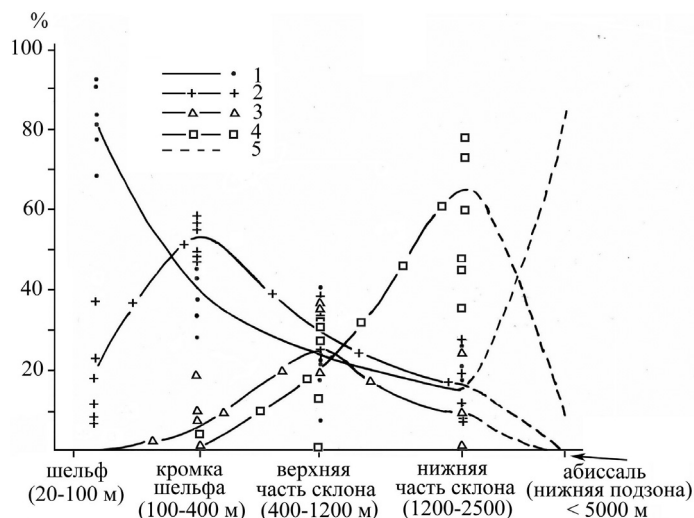


Рис. 38. Общие закономерности изменения экологической структуры таксоценов креветок (по числу видов):

1 — зарывающиеся и живущие в укрытиях; 2 — эпибентосные донные; 3 — придонные; 4 — батипелагические; 5 — экстраполяция по литературным данным

особой роли в формировании экологической структуры таксоценов хотя бы у креветок.

Пространственное разобщение видов, как правило, оказывается следствием пищевой конкуренции. Это позволяет предположить, что возникновение многоэтажного таксоценоза, характеризующегося высоким видовым разнообразием, есть следствие существования синэкологических связей между членами таксоценоза верхней части материкового склона. Если это так, то все четыре связанные друг с другом типа симметрии — проявление вертикальной трофической зональности и должны быть связаны со всеми факторами, обуславливающими ее существование.

### 3. Экологическая структура таксоценоза креветок (по минимальной удельной биомассе)

**Воды Марокко.** Плотность поселений креветок в период исследований не превышала 182,6 кг на кв. милю, варьируя в широких пределах от глубины к глубине (7,3–182,6 кг на кв. милю). Этот размах хорошо выражен и на рис. 39, А, где показано распределение биомасс креветок по глубинам в процентах от средней суммарной биомассы. Даже при

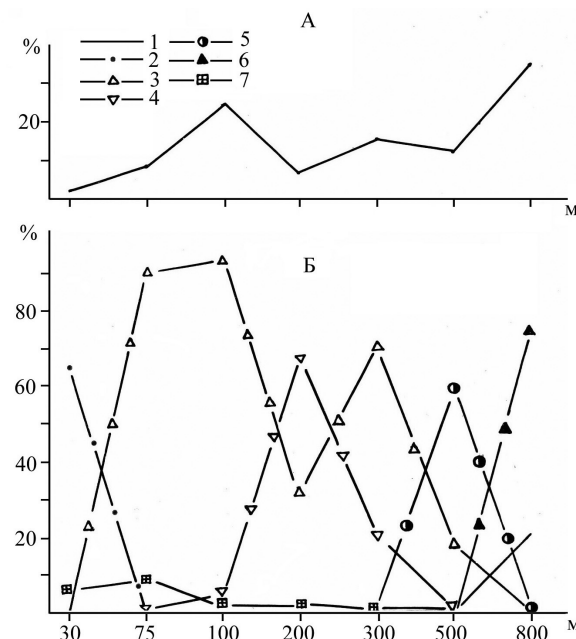


Рис. 39. Воды Марокко:

А — распределение биомасс креветок по глубинам (в % от средней суммарной биомассы).

Б — значение отдельных видов креветок:

1 — суммарная биомасса; 2 — *Melicertus kerathurus*; 3 — *Parapenaeus longirostris*; 4 — *Plesionika heterocarpus*; 5 — *P. martia*; 6 — *Aristeopsis edwardsiana*; 7 — *Solenocera membranacea*

переводе этих вариаций в проценты от суммарной средней биомассы, хорошо различим размах вариаций биомассы от глубины к глубине.

На каждой из глубин, названных нами «стандартными» (1 глава), выделяется один вид (рис. 39, Б), который, как правило, составляет 60–95 % биомассы встреченных на этой глубине креветок. На некоторых глубинах вместе с ними встречаются 1–2 сопутствующих вида, составляющих по 10–20 % биомассы. Обычно они появляются на тех глубинах, где плотность поселений креветок относительно низка (глубины 30, 200, 500 м), но, несмотря на это, для таксоценоза каждой глубинной зоны (рис. 40) тоже характерно абсолютное преобладание одного вида.

Это говорит, с одной стороны, о наличии инфраструктуры в распределении креветок внутри таксоценоза: при совпадении частоты встречаемости у основных видов креветок каждый из них образует максимальные скопления на «своей» глубине. Во-вторых, отсюда следует, что один

вид в каждом таксоцоне значительно превосходит остальные по биомассе. На шельфе это *Melicertus kerathurus* (рис. 40, А). При общей очень низкой удельной биомассе (уловы 200–300 г за час траления) он составляет 65 % всей биомассы креветок. На кромке шельфа это *Parapenaeus longirostris*, доля которого равна 80 % биомассы таксоцона, образованного 11 видами креветок (рис. 40, Б). На глубине 500 м (верхняя часть материкового склона) его сменяет *Plesionika martia*, составляющая около 60 % биомассы, созданной 15 видами креветок (рис. 40, В). И наконец, на глубине 800 м, на границе нижней части склона, среди 15 видов креветок доминирует *Aristeopsis edwardsiana*, составляющий 74 % удельной биомассы креветок.

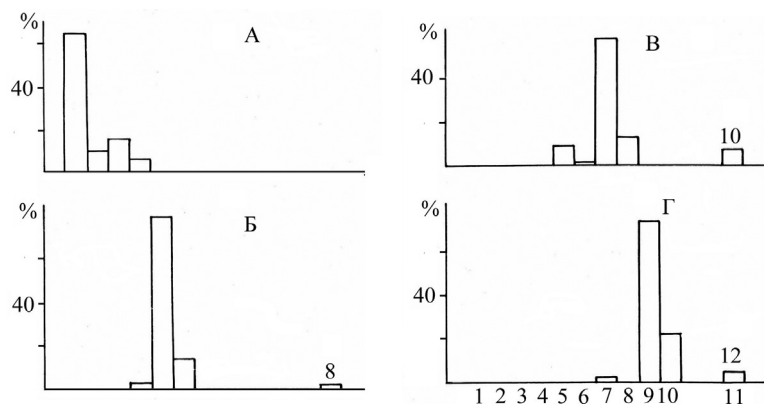


Рис. 40. Воды Марокко. Значение отдельных видов креветок в биомассе таксоцона (%):

А — таксоцен шельфа; Б — кромки шельфа; В и Г — соответственно, верхней и нижней частей склона:

по оси абсцисс: 1 — *Melicertus kerathurus*; 2 — *Palaemon serratus*; 3 — *Crangon crangon*; 4 — *Solenocera membranacea*; 5 — *Parapenaeus longirostris*; 6 — *Plesionika heterocarpus*; 7 — *P. martia*; 8 — *Aristeomorpha foliacea*; 9 — *Aristeopsis edwardsiana*; 10 — *Aristeus antennatus*; 11 — остальные виды таксоцона. Цифра над столбиком — количество видов

Вместе со сменой доминирующих видов в таксоцоне сменяются и доминирующая жизненная форма. На шельфе и на его кромке 80 % биомассы составляют зарывающиеся и живущие в укрытиях виды. На верхней части склона их сменяют эпибентосные формы (примерно 65 % биомассы), на глубине 800 м — придонные (98 % всей биомассы креветок) (рис. 41, А).

**Воды Западной Сахары.** В среднем плотность поселений креветок в этом районе заметно меньше, чем у Марокко, но диапазон колебаний значительно шире — от исчезающе малой (около 30 г на кв. милю)

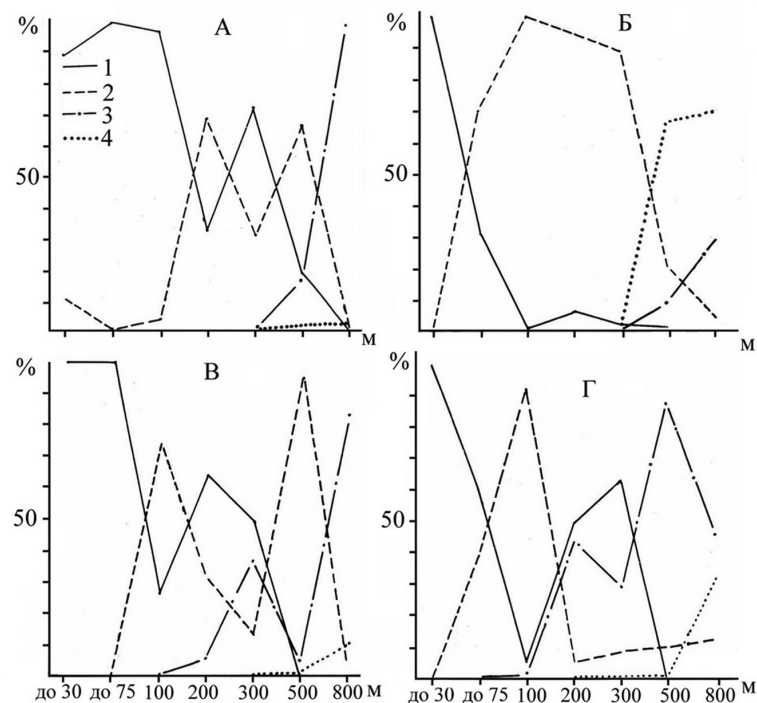


Рис. 41. Изменение доли жизненных форм (%) в биомассе креветок разных глубин:

А — воды Марокко; Б — воды Западной Сахары; В — воды Гвинеи-Бисау; Г — воды Сера-Леоне и Либерии:

1 — зарывающиеся и живущие в укрытиях; 2 — эпибентосные донные; 3 — придонные; 4 — батипелагические

до 581,2 кг на кв. милю. Большая часть биомассы креветок сосредоточена в узкой полосе, тянущейся вдоль изобаты 200 м (рис. 41, Б). Буквально на всем шельфе (кроме его самых верхних пределов) и на его кромке властвует один вид — *Plesionika heterocarpus* (рис. 42, Б; 43, А и Б). Лишь в самой южной части района, да на глубинах 500 м и более, имеются другие виды креветок (рис. 43, В, Г).

На материковом склоне, напротив, доминирующий вид лишь немного превосходит сопутствующие. Распределение биомасс в таком таксоцоне, в противоположность «островерхим» марокканским, где в каждом из них преобладает один вид, можно назвать «плосковершинным». Таксоцены шельфа и его кромки не соответствуют смыслу понятия «островерхий» таксоцен, так как они приближаются к одновидовым (см. рис. 42, Б; 43, А, Б).



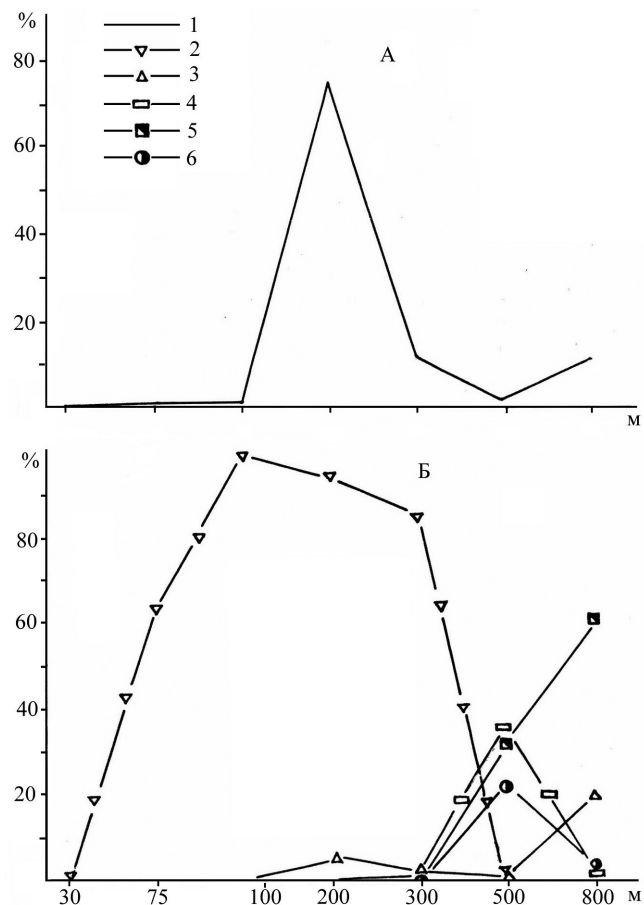


Рис. 42. Воды Западной Сахары: А — распределение биомассы креветок по глубинам (в % от средней суммарной биомассы); Б — значение отдельных видов от биомассы креветок на разных глубинах:  
1 — суммарная биомасса; 2 — *Plesionika heterocarpus*; 3 — *Parapenaeus longirostris*; 4 — *Pasiphaea multidentata*; 5 — *Acanthephyra pelagica*; 6 — *Plesionika martia*

И здесь наблюдается смена доминирующей жизненной формы с увеличением глубины (см. рис. 41, Б), но зарывающиеся и живущие в укрытиях креветки оттеснены к самым верхним отделам шельфа. На всем шельфе и его кромке полностью доминируют по биомассе эпибентосные виды. А в верхней части склона на первое место неожиданно выходят батипелагические виды, значительно опережая придонных креветок. Пелагизация таксоценов креветок в прибрежных водах Западной Саха-

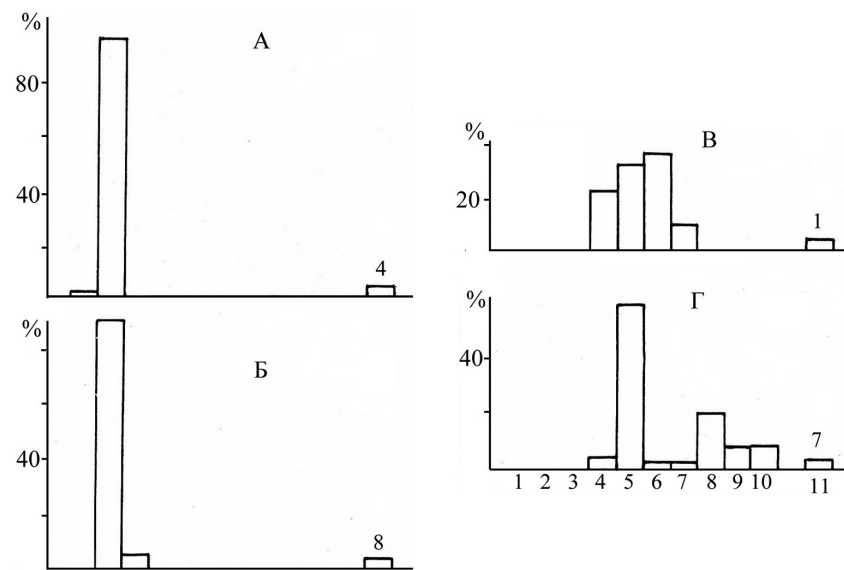


Рис. 43. Воды Западной Сахары. Значение отдельных видов в биомассе креветок таксоценов (%): А — таксоцен шельфа; Б — кромки шельфа; В и Г — соответственно, верхняя и нижняя части склона; по оси абсцисс: 1 — *Farantepenaeus notialis*; 2 — *Plesionika heterocarpus*; 3 — *Parapenaeus longirostris*; 4 — *Plesionika martia*; 5 — *Acanthephyra pelagica*; 6 — *Pasiphaea multidentata*; 7 — *Aristeomorpha foliacea*; 8 — *Aristeopsis edwardsiana*; 9 — *Glyphus marsupialis*; 10 — *Pasiphaea tarda*; 11 — остальные виды таксоценов. Цифра над столбиком — количество видов

ры происходит, начиная с меньших глубин, чем у Марокко (см. выше, а также Буруковский, 1982а).

**Воды Гвинеи-Бисау.** Плотность поселений креветок в период исследований колебалась от места к месту в очень широких пределах (почти в 300 раз): примерно от 11 на глубинах около 100 м до почти 3000 кг на кв. милю на 450 м. Это значительно выше, чем в двух предыдущих регионах. Имеются три полосы с повышенной плотностью населения креветок (рис. 44, А): в верхней части шельфа (794,6 кг на кв. милю), на его кромке (613,7) и вдоль верхней части материкового склона (3000 кг на кв. милю).

Так же, как у Марокко, на каждой из стандартных глубин доминирует один вид креветок (рис. 44, Б), биомасса которого составляет не менее 50% биомассы всех креветок. Доля доминирующего вида имеет тенденцию возрастать на глубинах с более высокой удельной минимальной биомассой креветок, то есть чем выше биомасса креветок, тем более «островерхим» выглядит таксоцен.

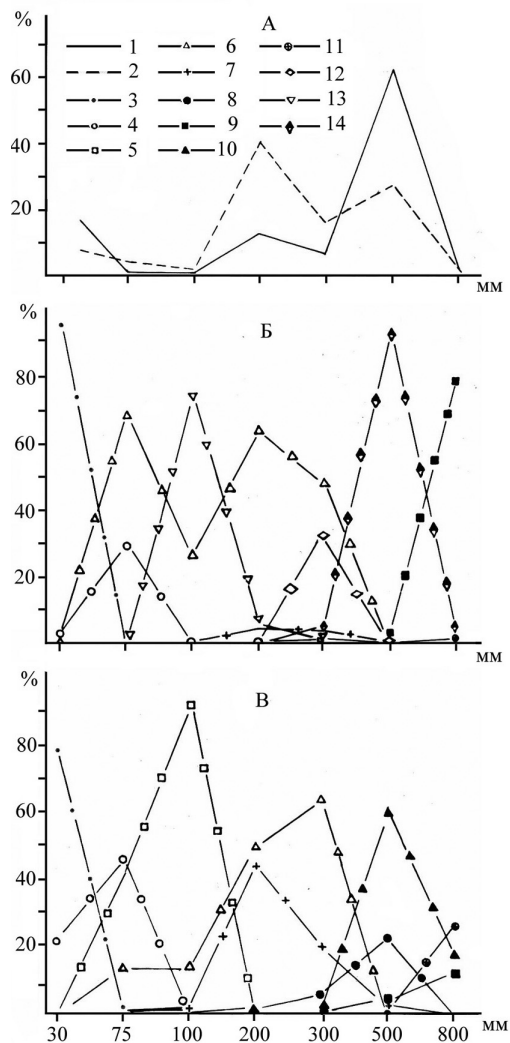


Рис. 44. Воды Центрально-Восточной Атлантики:

- А — распределение биомассы креветок по глубинам (в % от средней суммарной биомассы);  
 Б — значение отдельных видов от биомассы креветок на разных глубинах в водах Гвинеи-Бисау; В — то же самое в водах Сьерра-Леоне и Либерии:  
 1 — суммарная биомасса в водах Гвинеи-Бисау; 2 — то же самое в водах Сьерра-Леоне и Либерии; 3 — *Holthuispenaeopsis atlantica*; 4 — *Farantepeneaus notialis*; 5 — *Parapandalus longicauda*; 6 — *Parapeneaus longirostris*; 7 — *Heterocarpus ensifer*; 8 — *Aristeus antennatus*; 9 — *Aristeus varidens*; 10 — *Aristeopsis edwardsiana*; 11 — *Acanthephyra acanthitelsonis*; 12 — *Plesionika carinata*; 13 — *P. heterocarpus*; 14 — *Nematocarcinus africanus*

И так же, как и в водах Марокко, доминирующему виду сопутствует один, редко два других вида креветок.

При переходе от отдельных («стандартных») глубин к глубинным зонам (рис. 45, А–Г) мы снова обнаруживаем абсолютное преобладание одного вида в таксоценозе, как и в водах Марокко. На шельфе это *Holthuispenaeopsis atlantica*, биомасса которого составляет 90% всей биомассы (10 видов креветок), на кромке шельфа — *Parapeneaus longirostris* (70% биомассы от 14 видов креветок), в верхней части склона — *Nematocarcinus africanus* (более 90% биомассы 15 видов), и на глубине 800 м — *Aristeus varidens*.

Смена доминирующих жизненных форм происходит по тому же правилу, что и у Марокко (см. рис. 41, В). На шельфе и его кромке абсолютно преобладают зарывающиеся и живущие в укрытиях виды. В верхней части склона их сменяют эпибентосные, а на глубине 800 м — придонные виды.

У Марокко на глубине 200 м, а водах Гвинеи-Бисау — 100 м доминирующего зарывающегося *Parapeneaus longirostris* сменяет эпибентосная *Plesionika heterocarpus*. В обоих районах это совпадает с глубинами уменьшения частоты встречаемости креветок (см. рис. 39, Б, 41 А, В и рис. 44, Б). Это, оказывается, связано с наличием на этих участках более жестких грунтов. Для прибрежных вод Западной Сахары, где полностью доминирует *Plesionika heterocarpus*, тоже характерны жесткие грунты.

Несомненно, что отклонения от закономерной смены друг друга жизненных форм в какой-то степени связаны с характером субстрата в каждом данном районе.

**Воды Сьерра Леоне и Либерии.** Плотность поселений креветок в этом районе заметно ниже, чем у Гвинеи-Бисау. Она варьирует от 17,7 до 332,4 кг на кв. милю, хотя общий характер распределения креветок по глубинам сохраняется таким же, как у Гвинеи-Бисау (рис. 44, А).

Общая картина распределения креветок в этом районе подобна тем, что описаны выше. Значительное преобладание одного из видов наблюдается лишь на самых малых глубинах и на глубине около 100 м. На остальных стандартных глубинах доминирующие виды не превышают 65% и заметную часть уловов составляют сопутствующие виды (рис. 44, В).

При переходе от стандартных глубин к глубинным зонам (рис. 46, А–Г) оказывается, что и здесь не наблюдается хорошо выраженного преобладания доминирующих видов. На шельфе биомасса *Holthuispenaeopsis atlantica* составляет лишь 42% всех креветок, и ей сопутствуют еще три вида. На кромке шельфа выделяются два вида: *Heterocarpus ensifer* (45%) и *Parapeneaus longirostris* (40%). В верхней части склона доминирует *Aristeopsis edwardsiana* (60%), ему сопутствует *Aristeus antennatus* (22%).

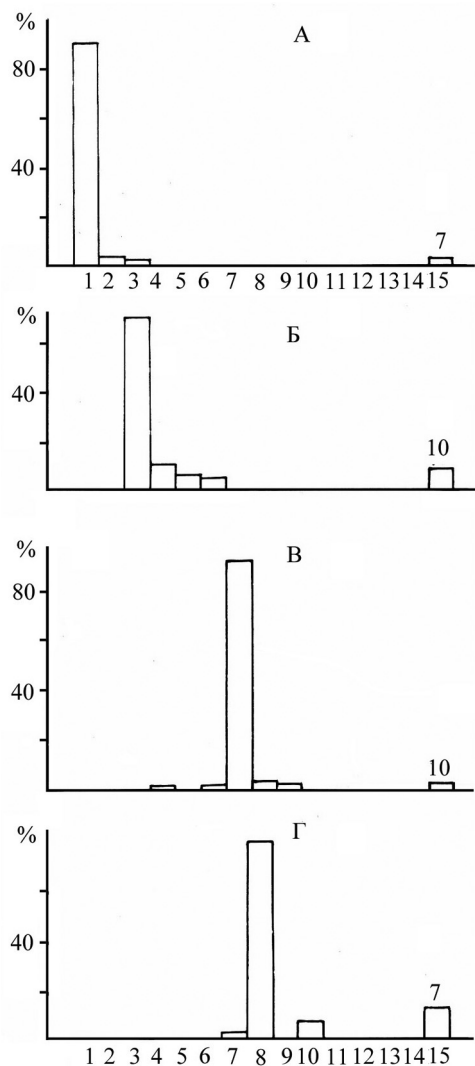


Рис. 45. Воды Гвинеи-Бисау. Значение отдельных видов в биомассе креветок таксоцена (%):

А — таксоцен шельфа; Б — кромки шельфа; В и Г — соответственно, верхней и нижней частей склона (по оси абсцисс: 1 — *Holthuispenaeopsis atlantica*; 2 — *Farantepenaeus notialis*; 3 — *Parapenaeus longirostris*; 4 — *Plesionika heterocarpus*; 5 — *P. carinata*; 6 — *Heterocarpus ensifer*; 7 — *Nematocarcinus africanus*; 8 — *Aristeus varidens*; 9 — *Plesionika williamsi*; 10 — *Acanthephyra pelagica*; 11 — *Parapandalus longicauda*; 12 — *Aristeus antennatus*; 13 — *Acanthephyra acanthitelsonis*; 14 — *Aristeopsis edwardsiana*; 15 — остальные виды таксоцена. Цифра над столбиком — количество видов)

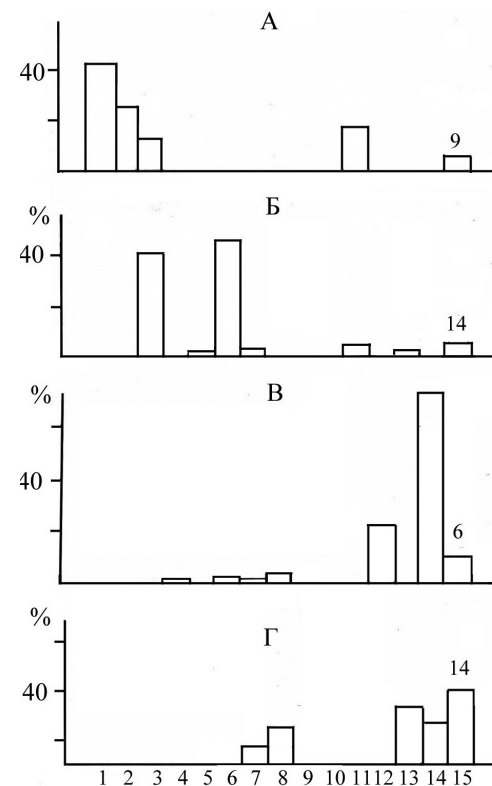


Рис. 46. Воды Сьерра-Леоне и Либерии. Значение отдельных видов в биомассе креветок таксоцена (%) (обозначения — как на рис. 45)

В нижней части склона нет доминирующих видов. Для района в целом характерно отсутствие хорошо выраженных «островерхих» таксоценов (если не считать верхней части склона).

На шельфе около 80% всех креветок — зарывающиеся или живущие в укрытиях виды. На кромке шельфа они не превышают 40%, а около 45% составляют придонные виды. Эпибентосные виды преобладают лишь на глубинах около 100 м (см. рис. 41, Г), но их количество там так невелико, что они не могут повлиять на общее соотношение их в таксоцене шельфа. В верхней части склона придонные виды составляют более 80%.

Значит, здесь, как и в водах Западной Сахары, наблюдается более ранняя пелагизация таксоценов, вплоть до выпадения эпибентосных видов из числа доминирующих.

**Юго-Восточная Атлантика.** К сожалению, в тех рейсах, в которых были собраны материалы по креветкам Юго-Восточной Атлантики,

не было технических условий для сбора материалов по весовому составу уловов (рейс НИС «Фиолент», см. табл. 1), или среднетоннажное судно работало тралом другой системы (рейс СРТМ 1257 «Лангуст», «самопальный» трал системы судового тралмастера). Из-за этого мы не смогли проанализировать распределение уловов креветок и изменение их видового состава с такой же подробностью, как и в других районах. Достаточно полные данные у нас имеются лишь с глубин 400–600 м, и лишь отдельные анализы — с 25–30 и 200–300, и с 1000 м.

Анализ этих данных позволяет сделать следующие выводы.

На малых глубинах доминирует *Farfantepenaeus notialis*. Его уловы колеблются в широких пределах: от штучных до 20–30 кг за траление. Этому виду сопутствуют *Melicertus kerathurus*, *Parapenaeus longirostris*, *Solenocra africana*. Следовательно, на этих глубинах 100% составляют зарывающиеся креветки. На глубинах 200–300 м в уловах полностью доминируют *Parapenaeus longirostris* и *Solenocra africana* (около 80% от веса всех креветок), то есть на кромке шельфа тоже преобладают зарывающиеся креветки.

Картина меняется в верхней части материкового склона. Здесь на глубинах 400–600 м абсолютно доминирует эпибентосный *Nematocarcinus africanus* (в среднем 80% массы всех креветок этих глубин). Глубже этот вид практически выпадает из уловов, заменяясь придонными *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana* (рис. 47).

На глубинах 1000 м доля придонных креветок падает до 30–40%. Большая часть улова — батипелагические креветки с некоторым преоб-

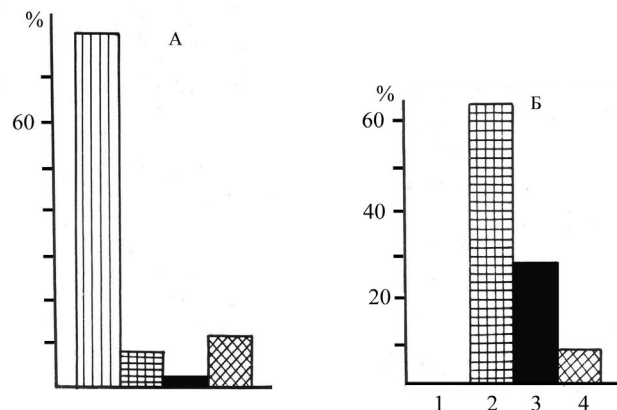


Рис. 47. Воды Юго-Восточной Атлантики:

значение в биомассе таксоцена верхней части материкового склона различных видов креветок (%): А — глубины 400–600 м; Б — глубины 600–800 м; 1 — *Nematocarcinus africanus*; 2 — *Aristeus varidens*; 3 — *Aristeopsis edwardsiana*; 4 — прочие 7–9 видов, в том числе лангуст *Polycheltes sculptus*

ладанием *Benthescymus bartletti*, которого некоторые авторы склоняются считать придонным (Crosnier, Forest, 1973).

В целом складывается картина, подобная той, что мы наблюдали у Гвинеи-Бисау: четкая смена доминирующих жизненных форм и хорошо выраженные «островерхие» таксоцены.

**Воды Южной Африки.** Для этого региона характерна общая низкая плотность поселений креветок (20–300 кг на кв. милю). Участки с относительно высокими уловами креветок перемежаются с участками с очень низкими уловами. Район во многом похож на другую переходную зону: прибрежные воды Западной Сахары. Здесь тоже — и в северной, и в южной его частях — основное количество креветок тяготеет к узкой полосе: на севере к глубине около 500 м, на юге — 1000 м (правда, данные об этом получены по результатам всего трех тралений, то есть демонстрирует скорее тенденцию, а не конечный результат) (рис. 48, А).

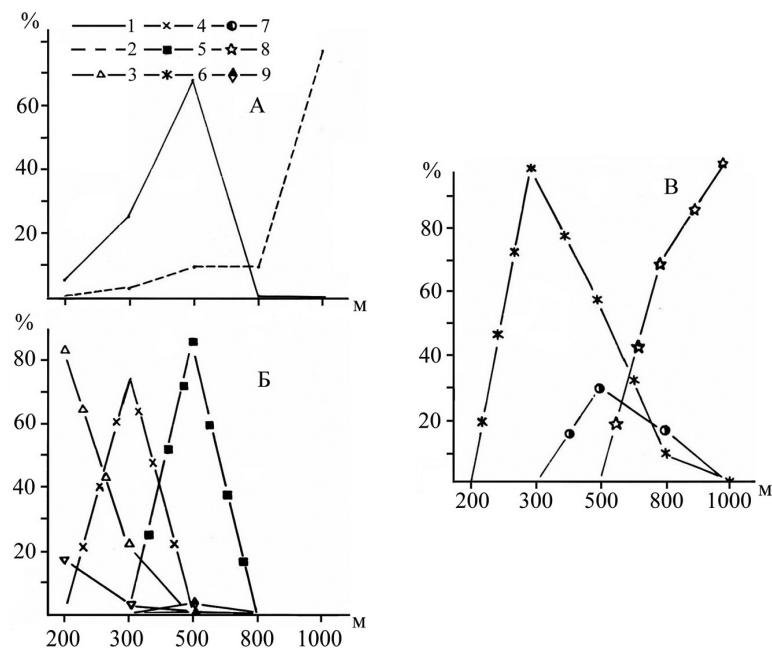


Рис. 48. Воды Южной Африки:

А — распределение биомассы креветок по глубинам (в % от средней суммарной биомассы); Б — значение отдельных видов от биомассы креветок на разных глубинах в районе 17–22° ю. ш.; В — то же самое в районе южнее 29° ю. ш. 1 — суммарная биомасса в районе 17–22° ю. ш.; 2 — то же самое в районе южнее 29° ю. ш.; 3 — *Parapenaeus longirostris*; 4 — *Plesionika acanthonotus*; 5 — *Aristeus varidens*; 6 — *Funchalia woodwardi*; 7 — *Plesionika martia*; 8 — *Nematocarcinus sigmoides*; 9 — *N. africanus*

Распределение креветок по стандартным глубинам, несмотря на это, сохраняет те же особенности, что и в остальных районах (рис. 48, Б, В). В северном районе наблюдается преобладание одного вида на каждой стандартной глубине. Однако оно связано не с плотностью поселений креветок, а вероятно, как и в прибрежных районах Западной Сахары, с общим сильным обеднением видового состава. Очень похоже на особенности распределения креветок в водах Западной Сахары и распределение жизненных форм (рис. 49): на кромке шельфа преобладают эпибентосный донный *Plesionika acanthonotus*, а на глубине 500 м — придонный *Aristeus varidens*.

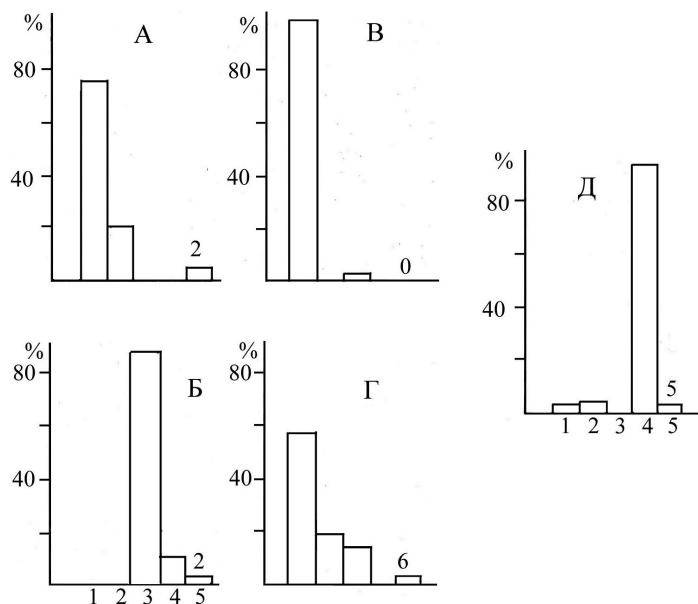


Рис. 49. Воды Южной Африки:  
 А и В — таксоцены кромки шельфа; Б и Г — глубины 500 м; Д — глубина 800 м.  
 А–Б — 17–22° ю. ш.; 1 — *Plesionika acanthonotus*; 2 — *Parapenaeus longirostris*; 3 — *Aristeus varidens*; 4 — *Plesionika carinata*; 5 — остальные виды таксоцены. Цифра над столбиком — количество видов.  
 В–Д — южнее 29° ю. ш.; 1 — *Funchalia woodwardi*; 2 — *Plesionika martia*; 3 — *Merhippolyte agulhasensis*; 4 — *Nematocarcinus sigmoides*; 5 — остальные виды таксоцены. Цифра над столбиком — количество видов

Другая картина складывается в южном районе. Здесь на глубине 300 м 98 % всех креветок составляет мезопелагический интерзональный вид *Funchalia woodwardi*. Он обитает преимущественно над верхней

частью материкового склона, ночью поднимаясь к поверхности, а днем совершая трофическую миграцию на глубины 400–500 м (Буруковский, Роменский, 1991; Друтман, 1992; Роменский с соавт., 2007). В верхней части материкового склона ее доля падает до 56,8 %, и ей сопутствует эпибентосная *Plesionika martia*. На глубинах 800 м и более на первое место выходит эпибентосный *Nematocarcinus sigmoides*. Обнаруживается интересная инверсия: пелагические креветки доминируют на меньших глубинах, чем эпибентосные.

К сожалению, непонятны причины ее появления. Имеются ли для этого конкретные естественные факторы, или же это следствие слишком малого объема материала (всего три траления на глубинах более 800 м). Поэтому для дальнейшего обсуждения мы эти наблюдения при-звать, к сожалению, не имеем права.

#### 4. Общие закономерности изменения структуры таксоценов креветок (по минимальной удельной биомассе)

Наиболее общий вывод, который напрашивается, это констатация того, что **правило пелагизации таксоцены с глубиной сохраняется**. Оно проявляется в смене одна за другой жизненными формами креветок, все менее связанными с субстратом. Но этот процесс, когда мы рассматриваем распределение жизненных форм креветок не по числу видов каждой жизненной формы на данной глубине, а по их биомассе, обнаруживает некоторые особенности. Это, в первую очередь, **наличие инфраструктуры в каждом таксоцене**. Оказывается, **несмотря на совпадение глубин максимальной частоты встречаемости у большинства видов, обнаруженных в данной глубинной зоне, центры их обилия (максимума биомассы) приходятся на разные глубины**. Это заставляет предположить существование такого явления, как **расхождение видов, возможно, в результате пищевой конкуренции** (Никольский, 1947, 1949), или наличие взаимоотношения типа хищник-жертва.

Примером может послужить таксоцен верхней части склона. У Гвинеи-Бисау или в Юго-Восточной Атлантике совместная ЧВ таких видов, как *Nematocarcinus africanus*, *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana* приближается к 100 %, но по биомассе на глубинах 400–600 м абсолютно преобладает *Nematocarcinus africanus*, а глубже его сменяет *Aristeus varidens*.

Наряду с увеличением с глубиной среднего числа видов креветок в одном улове (см. рис. 28, Б), на каждой стандартной глубине по биомассе доминирует только один вид. Величина степени доминирования

проявляет тенденцию связи с плотностью поселений креветок на данной глубине.

Напрашивается необходимость сравнения с «правилом Несиса» (1965, с. 476): «...чем выше биомасса биоценоза, ... тем большую роль играет в биоценозе один (руководящий) вид». Вероятнее всего, это не аналогия, а намек на то, что **формирование экологической структуры таксоценов креветок, выраженной в биомассе отдельных членов этих таксоценов, и донных биоценозов, обитающих за пределами фотической зоны, происходит по неким общим правилам.**

Пелагизация таксоценов креветок тоже обнаруживает специфические особенности, когда мы переходим от соотношения числа видов к соотношению их удельных биомасс. При сохранении общего правила (чем глубже, тем меньше доля зарывающихся и выше доля менее связанных с грунтом креветок) обнаруживаются два способа его реализации.

Первый: доминирующие жизненные формы словно смещены в сторону больших глубин. Это выражается в следующем. Зарывающиеся и живущие в укрытиях виды креветок доминируют не только на шельфе, но и на его кромке. Эпибентосные, соответственно, доминируют теперь в верхних отделах верхней части материкового склона, а придонные появляются ближе к нижним отделам этой глубинной зоны.

Описанное выше явление наблюдается в водах Марокко, Гвинеи-Бисау и в Юго-Восточной Атлантике.

Второй: доминирующие жизненные формы креветок смещены ближе к берегу по сравнению с тем, что наблюдается, когда мы рассматриваем изменение частоты их встречаемости по глубинам. Зарывающиеся и живущие в укрытиях виды креветок прижаты к самому берегу. Весь остальной шельф и его кромка заняты эпибентосными видами, а в верхней части склона полностью доминируют придонные виды креветок с заметной долей сопутствующих им батипелагических видов.

Это явление наблюдается в прибрежных водах Западной Сахары, у Сьерра-Леоне, Либерии и в северном районе переходной зоны между Западноафриканской тропической зоогеографической и южноафриканской провинцией Индо-Вестпацифической областей.

Эти вариации одного явления явно не связаны с историей формирования фауны креветок каждого из перечисленных районов, так как наблюдаются в разных частях одного зоогеографического региона, и в его смежных районах могут соседствовать противоположные формы пелагизации таксоценов креветок (Гвинея-Бисау и Сьерра-Леоне с Либерией, например).

Во всех районах, где наблюдались нарушения «правильности» смены доминирующих жизненных форм от глубины к глубины, они оказываются связанными с особенностями состава субстрата (см. выше,

раздел 3 данной главы). Это позволяет предположить, что и в общем необходимо искать причины появления двух способов реализации экологической структуры таксоценовых креветок, выраженных в распределении биомасс отдельных видов, в истории возникновения различия в субстратах этих районов.

И действительно, для Марокко, Гвинеи-Бисау и Юго-Восточной Атлантики характерно преобладание терригенных грунтов. У Марокко — благодаря денудации северных склонов Высокого Атласа (Страхов, 1961), так как в гористых областях смыв поверхностных слоев почвы заметно выше, чем в равнинных. У Гвинеи-Бисау и в Юго-Восточной Атлантики мощные слои терригенных грунтов формируются в результате стока рек Казаманс, Жебо и Заир.

Для прибрежных вод Западной Сахары, Сьерра-Леоне, Либерии и южной переходной зоны характерны очень малые или ограниченные пространственно терригенные осадки в связи с отсутствием или слабым речным стоком. А там, где он достаточно велик, он не содержит мелких илистых фракций (река Оранжевая в Южной Африке практически не несет ила).

Значит, особенности реализации общего правила пелагизации таксоценов креветок с увеличением глубины связаны с особенностями осадкообразования в данном районе. Отсюда следует, что, во-первых, **закономерности формирования и изменения экологической структуры таксоценов креветок суть проявление более общих законов, определяющих особенности формирования вертикальной трофической зональности фауны и, во-вторых, механизм реализации этих закономерностей должен быть непосредственно связан с особенностями трофики креветок, относящихся к разным жизненным формам.**

## Четвертая глава

# ТРОФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КРЕВЕТОК, ОТНОСЯЩИХСЯ К РАЗНЫМ ЖИЗНЕННЫМ ФОРМАМ

---

### Преамбула

Описание состава пищи креветок и разных аспектов его изменчивости (онтогенетического, географического, реге — сезонного) — одно из направлений наших многолетних исследований. Результаты этих работ опубликованы в 25 статьях и специальной монографии (Буруковский, 2009). Библиографический обзор этих статей см. в списке цитированных работ этой монографии, опубликованной, к сожалению, слишком малым тиражом (100 экз.). Она содержит описание состава пищи 116 видов креветок из разных районов Мирового океана. Кроме описания состава пищи, в ней была сделана попытка обобщения полученных данных для креветок разных таксономических и экологических групп, а также для креветок, относящихся к разным жизненным формам. Однако все они были сделаны на видовом уровне, и объединение описываемых креветок в конкретные жизненные формы было скорее формальным.

Поскольку в нашем понимании жизненная форма — это надвидовая экологическая категория, в данном конкретном случае характеризующая общностью отношения входящих в нее креветок к субстрату, следует ожидать и некой общности трофических характеристик для креветок, входящих в каждую жизненную форму.

Необходимы ли для изучения трофики, характерной для жизненных форм, а не конкретных видов, специфические методы? Нам кажется, нет.

По Шорыгину (1952), список публикаций только по естественному питанию рыб насчитывал уже в то время около 2000 названий. Нью (New, 1980) на 30 лет позже опубликовал библиографию ровно 500 работ по всем аспектам питания креветок. Она была заведомо неполной хотя бы потому, что не содержала ни одной из публикаций на русском языке. За прошедшие десятилетия количество таких работ, конечно же,

существенно увеличилось. Подробный анализ примерно 1000 из этих работ позволил Шорыгину (1952) дать обзор всех существующих методов исследования питания рыб и их сочетаний, используемых трофологами. Понятно, что классификация этих методов базировалась на видовом уровне. В процессе наших работ по изучению состава пищи креветок, тоже на видовом уровне, мы убедились, что используемые для этого методы не выходят за рамки классификации Шорыгина. Все подобные работы (оставляя в стороне физиологию), независимо от таксономической принадлежности объектов изучения, преследуют цель качественной или количественной (или и той и другой) оценки состава пищи и форм его динамики (онтогенетической, темпоральной, топической, межполовой и т. д.). Им сопутствуют методики оценки избирательности питания, рациона и их изменчивости. Выявленная лабильность этих граней трофики говорит о наличии у гидробионтов комплекса реакций для оперативного решения возникающих перед ними трофических проблем. Мы считаем, что это методы исследования тактики питания гидробионтов.

Вполне логично предположить, что способы добывания пищи, характерные или даже специфические для целых групп видов, объединяемых понятием «жизненная форма», то есть надвидовых экологических группировок консументов, можно назвать стратегиями питания. Однако, хотя это и звучит несколько парадоксально, выявлять их возможно только через исследование состава пищи и способов ее добывания конкретных видов. Вернее, при выявлении их невозможно переступить через необходимость изучения состава пищи у каждого из видов отдельности. И только сделав это, можно совершать следующий шаг: выяснять, действительно ли каждой жизненной форме креветок присуща своя стратегия питания.

С первого взгляда понятие «стратегия» вполне ясно и недвусмысленно. Однако, как это обычно происходит с терминами (например, «экология», «энергия»), выходящими из узкой профессиональной сферы и становящимися широкоупотребительной принадлежностью общекультурного использования, смысл понятия «стратегия» оказался размытым. Самый поверхностный поиск в Интернете показал, что, если только ограничиться трофикой, то диапазон того, что понимается под стратегиями питания, раздвинут от определенного способа добывания пищи (Жданова, 2014), через утверждение, что стратегия — это одна из форм оптимального пищедобывательного поведения (Аноним, 2014) и теорию оптимизации добывания пищи (Аноним-1, 2015) до приемов рационального кормления детей для достижения заранее определенного результата. Более того, даже публикации, в название которых входит слово «стратегия», не содержат объяснения, что же автор под этим понимает. Например, в интереснейшей статье В. Б. Цейтлина (1976), которая так и называется «Стратегия охоты и вертикальное распределение

пелагических планктофагов в тропическом океане» не только отсутствует определение этого понятия, но уже на первой странице становится ясно, что автор под этим понимает два взятых им для примера способа охоты: пассивную с подстереганием жертвы, и активную. А далее следует обсуждение взаимосвязей между количеством доступной для хищника пищи и его энергетическим затратами.

То же самое наблюдается в статье Швэмборна и Крайэлеса (Schwamborn, Criales, 2000) о пищевых стратегиях и дневном рационе ювенильных особей креветки *Farfantepenaeus duorarum*, в которой слово «стратегия» упоминается лишь в заголовке, а в самой статье речь идет только о составе пищи молоди данного вида в дневное время. Исключением можно считать лишь подход Нигматуллина (2010). Он, правда, обсуждает не стратегии питания, а типы эколого-поведенческих стратегий и обуславливаемые этим направления нектогенеза эунектонных океанических рыб, но отталкивается именно от стратегий питания, предварительно придя примерно к тем же выводам, что и мы.

Это поставило нас перед необходимостью четко определить собственное понимание данного термина среди множества смысловых оттенков его применения.

Так сказать, «танцуя от печки», то есть исходя из семантики самого слова «стратегия», мы обнаруживаем, что это общий, не детализированный план какой-либо деятельности, охватывающий длительный период времени, то есть относительно неизменный. Отсюда следует вывод, что «стратегия питания» есть стереотип трофического поведения, опирающийся на возможности локомоторного и трофического модулей организма, не зависящий от таксономического положения консумента и его жертв, но зависящий от онтогенетической стадии, на которой находится организм консумента. Это связано с тем, что (имея в виду прежде всего креветок) и отношение к субстрату, и строение, а отсюда и возможности локомоторного и трофических модулей, в онтогенезе меняются. Это выводит понимание стратегии питания на надвидовой уровень (тем более, что на разных этапах онтогенеза данный вид может входить в разные жизненные формы, в том числе и отношением к субстрату). Все сказанное выше делает применимым понятие «стратегия питания» к жизненным формам, как к некоторому экологическому единству, в данном случае креветок.

Кстати, подобное понимание стратегии питания буквально на инстинктивном уровне принято практически всеми исследователями. Стереотипы трофического поведения очень легко выявляются при прямом наблюдении за кормящимися или охотящимися животными любых таксономических групп. Их описаниями «кишат» как научные исследования, так и научно-популярные книги. Благодаря этому, как правило, от констатации наличия тех или иных стратегий питания у на-

блюдаемого объекта, исследователи переходят тут же к проблемам энергозатрат и других связанных с ними вопросов.

Мы не считаем необходимым обзор этих поистине неисчислимых публикаций, остановившись лишь на работе Гриффитса (Griffiths, 1980), в которой автор, как нам кажется, вольно или невольно, подвел черту под этим направлением исследований. В его относительно небольшой статье он, собственно, и не рассматривает стратегии питания как таковые, так как они ему вполне ясны из прямого наблюдения за поведением консументов. Его интересовали энергетические затраты на добывание пищи и их связь с относительными размерами жертвы. Всю совокупность этих затрат он делит на затраты на поиск, на преследование и захват добычи. А объектами исследования стали фильтраторы и целая коллекция хищников, среди которых насекомые (личинки божьих коровок, стрекоз, муравьиных львов, богомолы), пресмыкающиеся (питон), млекопитающие (летучие мыши, пятнистые гиены, львы). В результате он приходит к выводу, что, несмотря на такой неожиданный спектр объектов, все пищевые стратегии в зависимости от затрат на добывание пищи сводятся к двум типам: или экономия энергии за счет затрат времени, или экономия времени за счет затрат энергии. Следовательно, Гриффитс (не заметив этого) вышел просто-напросто на основные законы сохранения, на некую разновидность правила рычага: при удлинении рычага мы выигрываем в силе, но проигрываем в расстоянии, что адекватно выигрышу в энергии и проигрышу во времени. И наоборот. Закономерно, что все стратегии питания были собраны им в две группы, очень неоднородные по своему содержанию: широко ищущих пищу («widely foraging») и буквально: «сидят и ждут» («sit-and-wait») (Griffiths, 1980, p. 748, fig. 2). Следовательно, его обобщение одновременно потеряло для нас свою ценность материала для создания инструмента познания экологической структуры таксоценов.

К тому же все это относится к тем случаям, когда сама стратегия питания наглядна, так как доступна прямому наблюдению. В нашем же случае прямое наблюдение можно считать исключением. Оно возможно лишь для видов, которые содержат в аквариальных условиях, или за которыми возможно наблюдение из подводных обитаемых аппаратов. Оба эти варианта практически недоступны для подавляющего большинства объектов нашего исследования: креветок шельфа, его кромки и материкового склона. Они нам доступны, увы, только из траловых уловов, то есть в виде мертвых особей. Поэтому исследователю из трофических характеристик этих видов возможно изучение лишь состава пищи и его динамики, то есть тактики питания. А о стратегии питания можно судить только по косвенным признакам, вроде особенностей строения челюстного аппарата. Например, ложкоподобные мандибулы креветок из семейства *Nematocarcinidae*, адаптированные для зачерпывания де-



трита (Буруковский, 2012), или наличии гипертрофированных ловчих конечностей, как у хищных креветок семейства *Pasiphaeidae*.

Следовательно, необходимы какие-то другие методы, позволяющие реконструировать стратегии питания тех видов, для которых неприменимы прямые наблюдения за этим процессом. Только после этого возможно будет узнать, характеризуются ли выделенные нами жизненные формы креветок по их отношению к субстрату еще и специфическими надвидовыми трофическими характеристиками. Это позволило бы использовать их для выявления других закономерностей в изменениях экологической структуры таксоценов, кроме описанных выше.

Попытки классификации способов добывания пищи у гидробионтов предпринимались неоднократно, но обычно при этом смешивали адаптации к определенным типам пищи и к способам ее добывания. Отчасти этого избежать невозможно, особенно в тех случаях, когда сам объект питания однозначно определяет способ его добывания. Это часто вводит в заблуждение. Одновременно никакого различия между стратегиями и тактиками питания не делали, так как сами эти понятия не были в ходу у исследователей.

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 — РБ), а среди них «глотающие» и «собирающие», «хищные бентофаги», и «истинные сестофаги». 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). Следовательно, первых она выделила по составу пищи, а вторых — по способу ее добывания. 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). Следовательно, в данном случае неявно подразумевается грубое деление всех беспозвоночных по тому, сколько энергии они тратят на отдельный акт потребления пищи. При таком подходе говорить о способе добывания пищи очень трудно. Сушеня (1975) делит ракообразных на фильтраторов, потребителей («мусорщиков»), хищников и паразитов. Эта тоже смешанная классификация. Она слишком груба, расплывчата и скрывает то разнообразие способов добывания пищи, которое мы, напри-

мер, смогли обнаружить у исследованных нами креветок (Буруковский, 2009).

Целенаправленно способами добыванием пищи ракообразными занимался Павлов (1986, 2000). Его подход отличается своеобразием. Он отталкивается от проведенного им морфофункционального анализа пищеводобывательного аппарата ракообразных вообще. Следовательно, это подход к морфо-функциональной реконструкции данного процесса. Однако сначала он без особого обоснования констатирует, что «По способу добывания пищи ракообразные грубо делятся на фильтраторов, ловцов, собирателей, обскребывателей и т. д.» (Павлов, 2000, с. 13). Затем Павлов сводит все это разнообразие к конструктивным особенностям двух наиболее сильно различающихся пищеводобывательных аппаратов — фильтраторов и всех остальных аппаратов у групп ракообразных, суть которых — захват пищи, хотя и разными способами. Закономерно у него получились всего 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 черно-белой логике исключенного третьего (или это, или это, третьего — не дано). Но уже при описании пищеводобывательного 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, стр. 13. *Курсив мой. РБ*). Налицо невольное использование логики исключенного четвертого: *E. superba* способна и к фильтрации, и к захвату, а также к тому и другому, вместе взятым. Но автор просто отбрасывает эту логику в сторону. Он даже не пытается обсудить, что же важнее в данном случае: фильтрационный или грасперный способ добывания пищи. 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 заставляет использующего ее прибегать к крайней формализации результатов. Поэтому Павлов (2000) в конечном итоге редуцировал проблему до описания механизмов элементарного акта питания, то есть до тактики добывания пищи. Стратегия этого процесса осталась за рамками его впечатляющей своим оформлением работы.

Так и получилось, что проблема реконструкции стратегий питания по каким-то специфическим особенностям питания животных никогда ранее не ставилась, и подхода к решению этой проблемы не существует до сих пор. Мы, давно его обнаружив, сначала не поняли суть, назвав это подходом к классификации способов охоты у хищников (Буруковский, Фроерман, 1974; Буруковский, 1985). И это было не случайно, так как именно у хищников стратегии питания выражены контрастнее, можно даже сказать, безоговорочней, чем у других плотоядных животных.

Наш сегодняшний подход кардинально отличается от упомянутых выше. Мы натолкнулись на него случайно, в процессе подготовки к статистической обработке материалов по питанию креветки *Farfantepenaeus notialis* и кальмара *Loligo peali*. Наша находка стала логическим продолжением используемой методики исследования состава пищи полных желудков. Мы визуальным образом оценивали долю, занимаемую данным пищевым объектом в объеме пищевого комка в **полном** желудке (*курсив автора*). Но это не принципиально. Можно применять и весовой метод, пересчитывая массу каждого пищевого объекта в процентах от массы всего пищевого комка **полного** желудка.

Эти данные необходимо внести в специальные рабочие таблицы (в книге мы их не приводим). Их левый вертикальный столбец содержит список объектов питания по мере убывания их частоты встречаемости, а верхний горизонтальный — долю каждого данного объекта питания в каждом из исследованных полных желудков, выраженную в процентах от объема (или массы) пищевого комка (то есть фактически от объема желудка). Классовый промежуток был принят равным 10 %.

По результатам этого рассчитывался усредненный пищевой комок, который мы 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. Эти доли объема или массы, занимаемые пищевым объектом в полном пищевом комке, мы предлагаем назвать «порцией» пищи.

Оказалось, что у креветок существуют определенные типы распределения в полных желудках частоты встречаемости разных по относительной величине «порций» пищи независимо от ее происхождения или таксономической принадлежности жертв (но зависимо от стадии онтогенеза). У креветки *F. notialis* в полных желудках чаще всего встречались порции пищи, занимающие 10–40 % от массы или объема пищевого комка (рис. 50, А), а у кальмара *L. peali*, наоборот, преобладали порции, занимающие 80–100 % его объема (рис. 51). В результате, если построить график, по оси абсцисс которого откладываются порции данного пищевого компонента, выраженные в процентах к объему или массе пи-

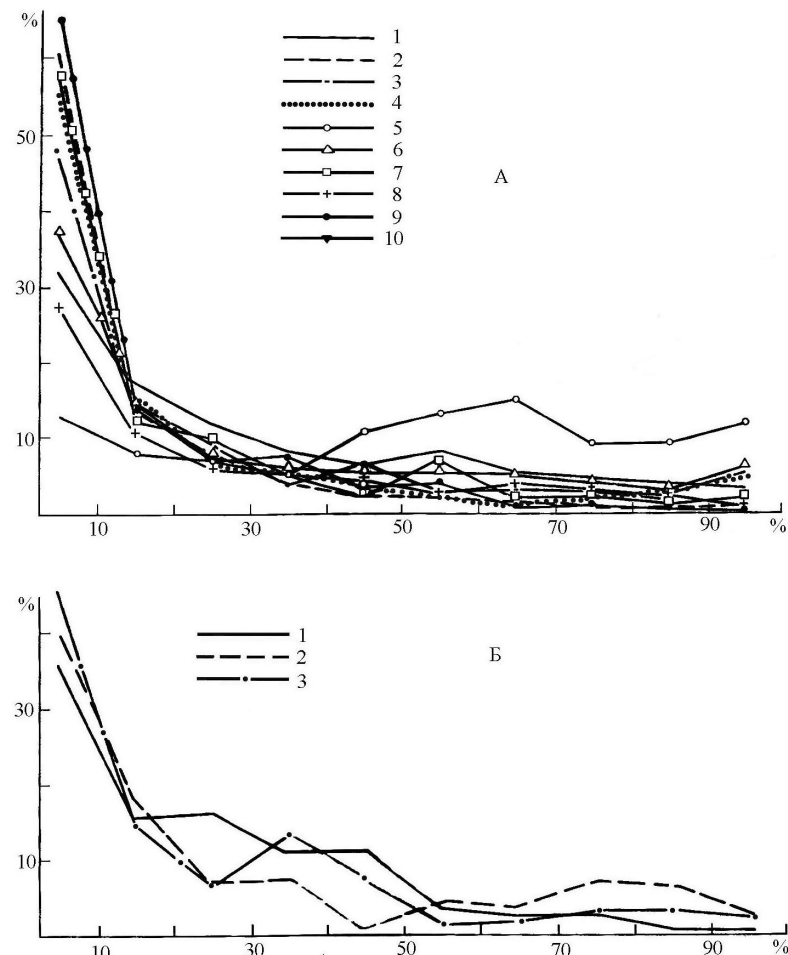


Рис. 50. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках некоторых креветок:

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 — двусторчатые и брюхоногие моллюски; 3 — креветки; 4 — амфиподы; 5 — головоногие моллюски; 6 — рыбы; 7 — крабы; 8 — офиуры; 9 — раки-отшельники; 10 — зуфаузииды;  
 Б: 1 — *Far. aztecus*; 2 — *Far. brasiliensis*; 3 — *Melicertus kerathurus*

шевого комка в полном желудке, а по оси ординат — ЧВ каждой порции этого компонента в процентах от общего числа всех порций данного компонента во всех исследованных желудках, где он встречался, мы обнаружили три типа распределения.

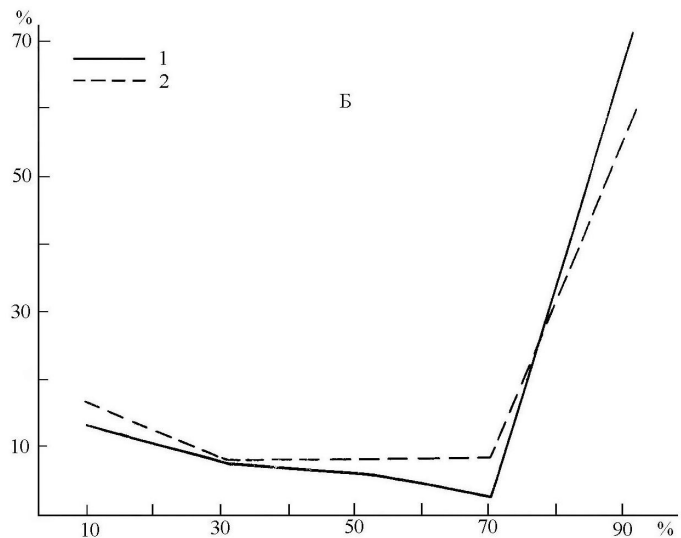
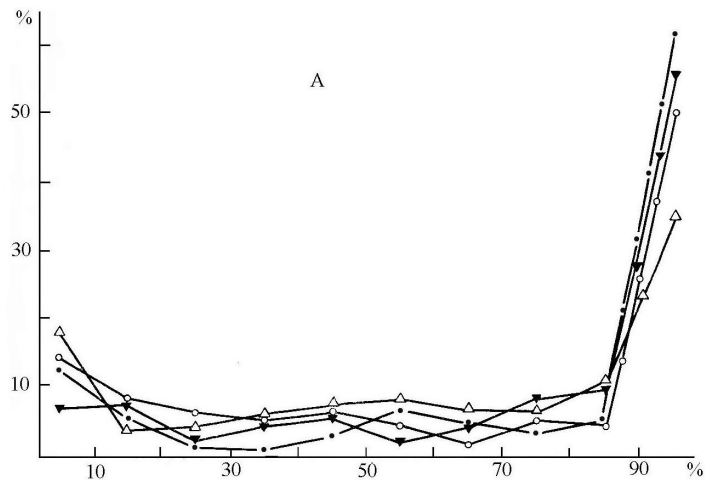


Рис. 51. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках некоторых головоногих:  
 А — *Loligo pealei*; Б: 1 — *Illex coindetii*; 2 — *Octopus vulgaris*  
 (остальные обозначения как на рис. 44)

Первый, характерный для того же *F. notialis* и других видов, относящихся к *Penaeus sensu lato* (рис. 50, Б), а также у *Crangon crangon* (рис. 52), представителя совершенно другой таксономической группы креветок (семейство *Crangonidae*), изученных нами, представляет собой кривую,

похожую на гиперболу или на «вогнутую кривую систематиков» Уиллиса (рис. 50 и 52). 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 кальмара *L. pealei* и креветки *Pasiphaea semispinosa*, напротив, отдаленно напоминает логарифмическую кривую (рис. 52) и свидетельствует о том, что между этим кальмаром и этой креветкой и их жертвами существует закономерная связь.

Следовательно, в данном случае речь идет об общем способе охоты ряда хищных животных или, точнее, об общей для них стратегии питания. Обстоятельство, что каждый хищник компонует свой пищевой комок в зависимости от того способа, которым он охотится на жертву, чрезвычайно важно, так как позволяет по особенностям изменения частоты встречаемости разных порций пищи в пищевых комках полных желудков реконструировать стратегию питания любого хищного, а может быть, и любого другого плотоядного животного, в первую очередь тех, за питанием которых мы лишены возможности наблюдать визуально. 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 плотоядных животных. Именно этот подход мы и используем для исследования особенностей трофики разных жизненных форм.

В первой публикации (Буруковский, Фроерман, 1974; не могу не упомянуть той роли, которую сыграл К. Н. Несис 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 еще один, третий тип распределения частоты встречаемости разных порций пищи в полных желудках хищников, представляющий собою сочетание предыдущих двух способов. Лучше всего у исследованных нами креветок его демонстрируют *Systellaspis debilis* (рис. 53) и *A. pelagica* (рис. 54) (Буруковский, 2009).

Суть его, как это хорошо видно на рис. 53, выражается в том, что чаще всего в полных желудках встречаются крайности: маленькие порции, занимающие 20–30% от объема виртуального пищевого комка, и самые

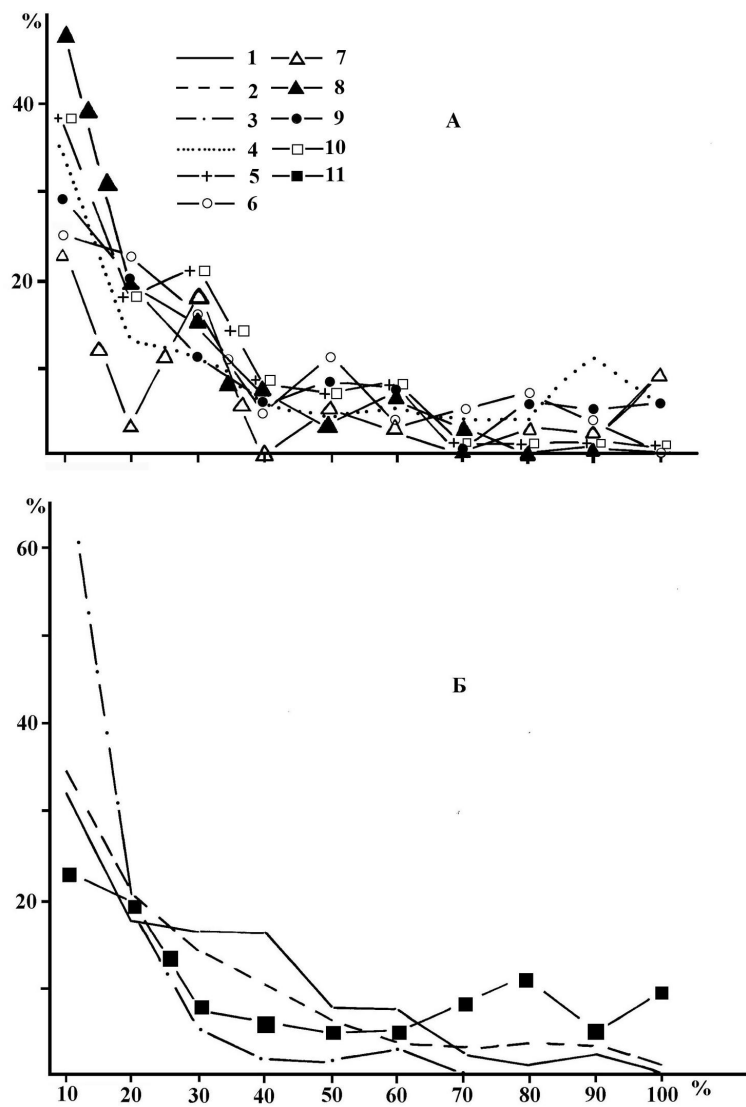


Рис. 52. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках *Crangon crangon* Белого моря:  
 А — компоненты виртуального пищевого комка, съеденные живыми;  
 Б — то же, но не живые (не считая растительные остатки):  
 1 — песчинки; 2 — детрит; 3 — растительные остатки; 4 — харпактициды;  
 5 — двустворчатые моллюски; 6 — полихета; 7 — высшие ракообразные;  
 8 — нематода; 9 — личинки хирономид; 10 — брюхоногие моллюски;  
 11 — остатки мертвых животных

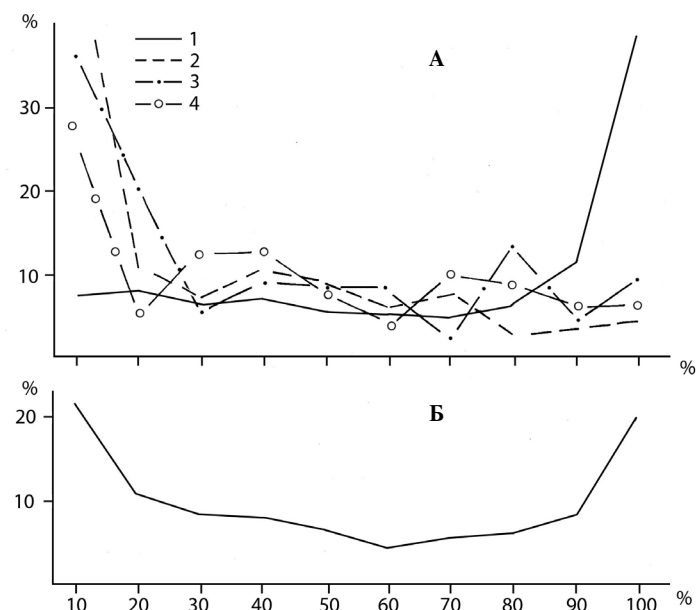


Рис. 53. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках *Systellaspis debilis*: А — пищевые объекты виртуального пищевого комка: 1 — эуфаузииды; 2 — рыба; 3 — копеподы; 4 — Cnidaria (сифонофоры); Б — суммарная кривая

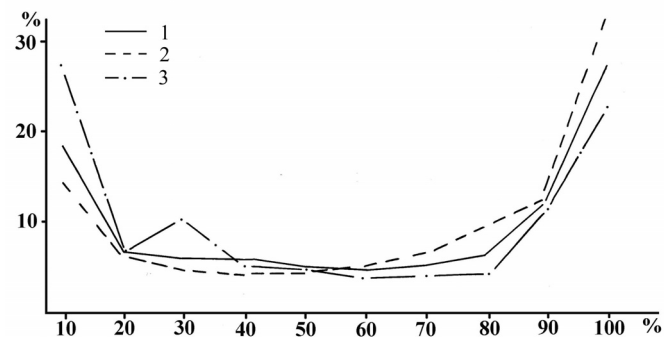


Рис. 54. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках креветки *Acanthephyra pelagica*. По оси ординат нанесена частота встречаемости, по оси абсцисс — величина «порции», выраженная в процентах к объему виртуального пищевого комка: 1 — рыба; 2 — эуфаузида; 3 — копепода

большие (80–100 %), но состоящие из большого количества особей одного пищевого объекта. Лучше всего это выражено у рыб-планктофагов. Прекрасной иллюстрацией служат, например, «калянусная» сельдь или

скумбрия, активно питающаяся эуфаузидами. У последней полные желудки набиты сотнями рачков одного вида, среди которых единично попадаются амфиподы-гиперииды. В результате образуются две альтернативные кривые: «вогнутая кривая систематиков» для амфипод-гипериид и «квазилогарифмическая» — для эуфаузиид. При суммировании образуется кривая, напоминающая так называемую «цепную кривую», то есть кривую, образуемую провисшей цепью или канатом. Такое распределение характеризует стратегию питания хищников, которых мы назвали «пасущимися», а стратегию — пастьбой. 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 порядкам (а если вспомнить усатых китов — типичных пасущихся хищников, то и к трем). У креветок различие между жертвой и хищником не превышает 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 креветка может выступать одновременно и в роли нападающего, и в роли пасущегося хищника, в зависимости от размеров хищника или других причин. Поэтому среди креветок почти нет пасущихся хищников в чистом виде.

Интересно отметить, что Гриффитс (Griffiths, 1980) совершенно независимо и не подозревая об этом, разделил африканских гиеновых на группы, вполне соответствующие выделенным нами стратегиям питания хищников.

Мелкая гиена, так называемый земляной волк, питается исключительно термитами. Следовательно, это по нашей классификации настоящий пасущийся хищник.

Коричневая и полосатая гиены питаются насекомыми и мелкими млекопитающими. Это явно хищники-собиратели. И наконец, пятнистая гиена, которая питается средними и крупными млекопитающими — нападающий хищник.

Все они, кроме первого вида, еще и падальщики («scavenge», то есть чистильщики, мусорщики). Но это же относится и к большинству креветок. Во всяком случае, при исследовании достаточно большого объема материалов мы почти всегда у этих видов наблюдали некрофагию в том или ином объеме. Поэтому при исследовании пищевых объектов, в пищевых комках прежде всего приходится устанавливать: съеден ли данный пищевой объект живым или мертвым.

На основании вышеизложенного мы предложили классификацию исследованных нами креветок в зависимости от способа компоновки ими своего пищевого комка конкретными наборами порций съеденной пищи, отталкиваясь от способа охоты креветок на своих жертв. Но среди креветок, с одной стороны, имеются не только хищники, а с другой — мы не встречали среди них исключительно травоядных. Будучи преиму-

щественно плотоядными, далеко не все креветки хищники. Поэтому, думая над классификацией стратегий питания креветок, мы постарались это учитывать, чтобы не оставить за бортом нехищных креветок.

Предлагаемый нами метод реконструкции стратегии питания можно было бы считать идеальным *experimentum crucis*, однако у него имеется один недостаток: он требует использования большого объема материала — полных желудков. Не менее полутора-двух сотен. К сожалению, такой материал бывает доступен далеко не всегда. Особенно если объектом исследования служит хищная креветка, у которой количество желудков с пищей всегда меньше, чем пустых. Например, для исследования состава пищи у *Pasiphaea semispinosa* (семейство Pasiphaeidae) мы исследовали 1477 желудков, из них 983 были с пищей, и лишь 166 — полными. У креветки из этого же семейства *Glyphus marsupialis* было тоже исследовано более 1000 желудков, но пища была обнаружено лишь в 29 из них, и лишь 10 были полными (Буруковский, 2009). В таких случаях нам приходится использовать дополнительные критерии для идентификации стратегии питания исследуемого вида. Они представляют собой следствия того или иного способа компоновки пищевого комка порциями пищи разных размеров, описанные выше.

Главные среди них Коэффициент Фроермана ( $K_{\Phi}$ ) и Индекс Тарвердиевой ( $I_T$ ).  $K_{\Phi}$  — среднее количество пищевых объектов в желудке.  $K_{\Phi}$  у креветок варьирует от 1 до 4. Исходя из написанного выше, ясно, что у хищников-собирателей  $K_{\Phi}$  заведомо больше, чем у нападающих хищников.  $I_T$  — частота доминирования, которая свидетельствует о том, как часто в полных желудках какой-либо один пищевой объект составляет 60% и более от объема или массы пищевого комка в полном желудке. Если  $I_T$  высокий, и количество доминант относительно большое, данный вид — нападающий хищник, поскольку у него почти в каждом полном желудке содержится одна, редко две порции пищи. И наоборот. Наконец, имеет значение и величина жертвы относительно длины тела хищника. Все эти данные входят в «диагноз» каждой стратегии питания. Это позволяет и по относительно небольшому количеству исследованных желудков составить хотя бы гипотетическое представление о стратегии питания данного вида на данном этапе онтогенеза, поскольку, как выше мы упоминали, стратегия питания вида зависит от особенностей строения локомоторного и трофического модулей, которые меняются в онтогенезе, определяя место вида в конкретной жизненной форме. Поэтому многие хищные виды проходят в онтогенезе этапы от пасущихся хищников через хищников-собирателей к нападающим хищникам (например, упоминавшийся выше *Crangon crangon* — Буруковский, Трунова, 2007). В данной работе мы хотим распространить этот подход на всех плотоядных креветок, среди которых имеются не только хищники. Она выглядит следующим образом:

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 стратегия питания состоит в собирании детрита для усвоения органики, содержащейся в детрите и заключенной, прежде всего, в бактериях-деструкторах. Как правило, пищевой комок формируется из массы детрита, не образующей сколько-нибудь заметных порций в полном желудке. Фактически это единственная порция, только сформированная не единым разом, а в процессе непрерывного потребления детрита.

1.2. Собиратели-некрофаги. Питаются погибшими животными и их остатками. В чистом виде нами такая стратегия питания не обнаружена. Во-первых, очень трудна идентификация состояния останков животного в желудке креветки. Не так часто попадают заведомые трупы (например, клещи и имаго насекомых в желудках *Crangon crangon*, *Parapandalus longicauda* и др. (см. ниже)). Прежде всего, это косвенные признаки: чешуя рыбы таких размеров, которая недоступна креветке в живом состоянии; находка вместе с нею изопод-трупоедов (Lagardère, 1972); обрывки мицелиев специфических грибов (Роменский, 2001), остатки жертвы более крупных размеров, чем съевшее их животное (см. описание питания состава пищи *C. crangon*: Буруковский, 2009), откровенные признаки разложения и т. п. Во-вторых, некрофагия, как показали наши материалы, — постоянный спутник детритофагии, да и других способов добывания пищи. В целом эти креветки — то же, что и «мусорщики», по Сушене, 1975; Griffiths, 1980).

Возможно, этот способ питания просто сопутствует другим стратегиям, но считать ее одной тактикой питания мы не стали. В рамках этой стратегии питания опять реализуется логика исключенного четвертого: детритофаги или некрофаги, или и то и другое вместе. Четвертого не дано.

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 (хс). Креветки такого рода наедаются досыта за счет нескольких различных пищевых объектов. Они как бы собирают свою добычу. Пищевой комок в полных желудках у этих креветок сформирован из нескольких порций, чаще всего принадлежащих разным пищевым объектам, каждый из которых составляет относительно небольшую часть по отношению к объему желудка. Это могут быть объекты не только разной таксономической, но и разной экологической принадлежности. Относительно редко желудок креветки целиком занят остатками какого-то одного пищевого объекта. Размеры жертв в пищевом комке варьируют в довольно широких пределах.  $K_{\phi}$  около 3 и более,  $I_T$  (и суммарная, и отдельных пищевых объектов) относительно велика. Кривая распределения частоты встречаемости порций пищи

разной величины в полных желудках напоминает квазигиперболу или «вогнутую кривую систематиков».

2.2. Нападающие. Предпочитают в каждый данный момент использовать в пищу только один объект в виде единственной большой порции, надеясь сразу. Размеры жертв, как правило, не намного меньше, чем хищника.  $K_{\phi}$  всегда меньше 2.  $I_T$  очень высокий. Распределение частоты встречаемости порций пищи в полных желудках близко к квазилогарифмической кривой.

2.3. Пасущиеся хищники. В желудках доминирует один пищевой объект, но в нескольких или даже очень многих экземплярах. Размеры отдельных жертв сравнимы между собой и значительно меньше размеров хищника. Вместе с жертвой, доминирующей по объему и количеству отдельных особей, может встречаться компонент-спутник с высокой частотой встречаемости, но в относительно малых, и даже ничтожных, количествах, захватываемый в процессе пастыбы.  $K_{\phi}$  около 2.  $I_T$  относительно высокий. Кривую распределения частоты встречаемости порций пищи в полных желудках можно назвать «квазицепной линией».

Налицо опять логика исключенного четвертого: или нападающие, или собиратели, или и то и другое вместе, то есть пасущиеся. Четвертого не дано.

3. Х и щ н и к-о п п о р т у н с т. Прежде чем определить место креветок с таким способом добывания пищи в нашей классификации, необходимо сделать некоторое отступление.

Ни один из исследованных нами видов креветок не соответствует идеально выделенным выше категориям. Например, один из наиболее исследованных видов *F. notialis* (см. ниже, а также Буруковский, Птицин, 1976; Буруковский, 2009), будучи типичным хищником-собирателем, иногда может вести себя как нападающий хищник. Например, если ему подвернется молодь каракатицы *Sepiella ornata*. Может вести себя как пасущийся хищник в периоды массового оседания спата двустворчатых моллюсков. Такие временные отступления от базовой стратегии питания и переход к другому способу добывания пищи возможны от места к месту, от сезона к сезону и даже в течение суток, превращаясь в данные моменты в одну из тактик питания. Параллельно этому существует закономерная смена стратегии питания в процессе онтогенеза. Например, 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). Но в среднем кривая распределения частоты встречаемости порций пищи разной величины в желудках этого вида типична именно для хищника-собирателя (рис. 52), как и у *F. notialis*. Следовательно, в использовании разных стратегий питания отсутствует

жесткая регламентация. И это не удивительно, поскольку виду, как биологической системе, некоторый уровень неопределенности свойственен имманентно. Неопределенность любых живых систем — это данность, следствие неопределенности видового уровня организации живого. Отсюда и некий уровень неопределенности их классификации.

Тем более что условием реализации той или иной стратегии питания служит степень доступности для консумента того или иного пищевого объекта. Это главная причина смен стратегий питания в онтогенезе. А в иных конкретных условиях стратегические действия могут становиться единственно возможной тактикой. Это не отменяет их значимости как стратегии питания для широчайшего круга консументов.

Однако существуют креветки, у которых состав пищи и способы ее добывания в норме совмещают эти два блока стратегий питания. Они могут одновременно сочетать детрито- и некрофагию с хищничеством, потому что это резко гетеротопные виды, добывающие пищу не только на дне, но и в толще воды (Буруковский, 2009). Одни из самых ярких примеров — питание *Pandalus borealis*, *Parapandalus longicauda* или *Plesionika carinata*. Первый днем — типичный бентофаг, преимущественно детритофаг, а ночью — планктофаг, нападающий и пасущийся хищник (Буруковский, Иванова, 2005). У отдельных особей *P. longicauda* в одних районах детрит и трупы животных составляют 60–80% пищевого комка, что создает облик типичного детритофага и некрофага. В других он ведет себя как типичный пасущийся хищник, в желудках которого буквально десятками попадаются эуфаузииды, молодь креветок и одновременно детрит. То же самое демонстрирует *P. carinata*, которая в толще воды использует стратегию нападающего хищника, а на дне — детритофага и некрофага (последние три вида см. ниже).

И снова реализуется логика исключенного четвертого, но на другом уровне: или собиратель, или хищник, или и то и другое вместе. Креветок, которые демонстрируют третий вариант, мы и относим к категории хищников-оппортунистов.

Как следствие, в отношении хищников-оппортунистов возникает своеобразный феномен: стратегии питания у них теряют характер трофических стереотипов, превращаясь в трофодинамику, то есть в тактику питания. Это их облигатное свойство. Отсюда следует несколько парадоксальный вывод: **типом стратегии питания хищников-оппортунистов служит отсутствие такой стратегии.**

Суммарная кривая распределения частот встречаемости порций пищи разной величины у хищников-оппортунистов слегка напоминает квазилогарифмическую кривую нападающих хищников. Но в ней имеются и элементы, приближающие ее к квазицепной линии пасущихся хищников (рис. 55), но подробнее см. ниже, при описания состава пищи других видов, относящихся к этой категории.

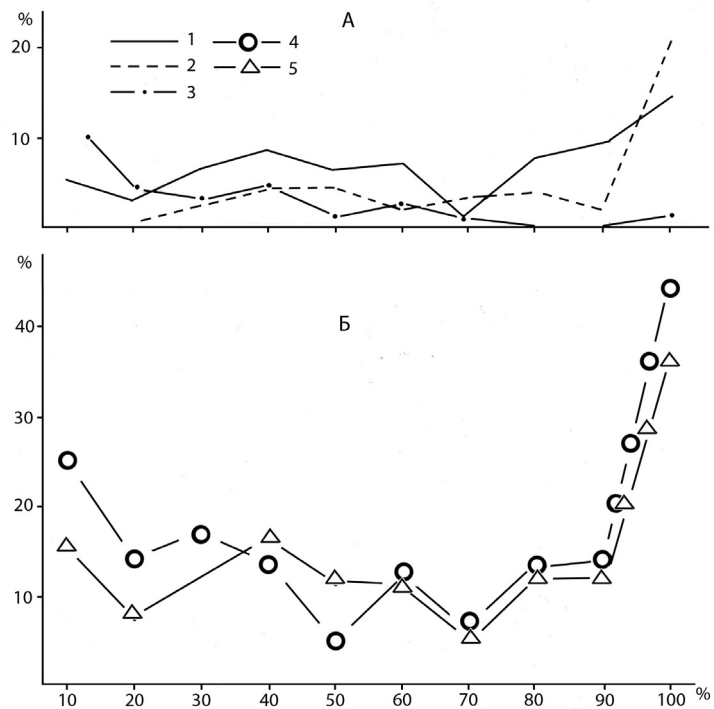


Рис. 55. Частота встречаемости разных «порций» пищи в желудках хищников-оппортунистов: А — *Plesionika martia*; Б — суммарное распределение частот встречаемости разных порций пищи у *Plesionika martia* и *P. edwardsii*; 1 — детрит; 2 — креветки; 3 — остатки мертвых животных; 4 — *Plesionika martia*; 5 — *P. edwardsii*

В следующей части главы мы приводим собственно описание состава пищи и реконструкции стратегий питания у креветок преимущественно западноафриканских вод. В тех случаях, когда данная жизненная форма в водах Западной Африки представлена преимущественно креветками одной таксономической группы, мы будем привлекать материалы по креветкам этой жизненной формы из других таксонов, обитающих за пределами субтропиков и тропиков Восточной Атлантики.

Исследованные виды группируются в зависимости от их принадлежности к одной из жизненных форм: от зарывающихся и живущих в укрытиях до батипелагических.

Внутри подразделов, объединяющих отдельные жизненные формы креветок, они располагаются в соответствие с их таксономическим статусом.

# 1. Характеристика состава пищи зарывающихся и живущих в укрытиях креветок

## а) Зарывающиеся креветки

Информация по составу пищи западноафриканских креветок, относящихся к этой жизненной форме, к сожалению, ограничена только видами из подотряда Dendrobranchiata. Креветки из инфраотряда Caridea (подотряд Pleocyemata) (семейства Crangonidae, Processidae) в западноафриканских водах слишком мелки, редко попадают в уловах промысловых тралов единичными экземплярами. Поэтому для большей объективности мы использовали наши материалы по зарывающимся и живущим в укрытиях креветкам из других регионов. Это *Crangon crangon* (Crangonidae), состав пищи которого мы изучали по материалам, собранным в Балтийском и Белом морях (Буруковский, 2009; Буруковский, Трунова, 2007).

### Семейство Penaeidae

#### *Farfantepenaeus notialis* (Pérez Farfante 1967)

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

*Farfantepenaeus notialis* — единственный амфиатлантический вид рода. В водах Западной Африки он встречается от южных границ Западной Сахары (21°00' с. ш. — Буруковский, 1982) до Анголы, на глубинах от 6 до 90 м (Буруковский, 1978). Промысловые концентрации образует на глубинах 30–55 м. Взрослые особи живут в море, молодь подрастает в эстуариях и лагунах. Характеризуется высокой плодовитостью (миллион и более яиц). Нерест круглогодичный, с хорошо выраженным пиком, приуроченным к сухому сезону. В это время личинки, вылупляющиеся из яиц и обитающие в пелагиали, используя ослабший береговой сток, с приливными течениями входят в устья рек и лагуны, где постличинка садится 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 происходит в дождливый сезон. Выход молоди облегчается не только возросшим стоком рек, но и приуроченностью его к периодам сизигий. В это время в уловах 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 креветки смещаются за пределы креветочного поля, образуя, как правило, на пятне илистого грунта. В течение жизни, видимо, способны нереститься до 2–3 раз.

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

Мы обращались к изучению питания этого вида неоднократно, в том числе на относительно небольшом материале, собранном в водах Мавритании и залива Биафра (Bugukovsky, 1965; 1968). Результаты этих работ полностью поглощены более поздним исследованием, проведенным нами совместно с С. Г. Птициным (Буруковский, Птицин, 1976) по материалам, собранным в 1965–1971 гг. в Восточно-Центральной Атлантике, Мавритании (у мыса Тимирис, 19°30' с. ш.), в водах Экваториальной Гвинеи (Рио-Муни, 03° с. ш.), а также в заливе Биафра (Гвинейский залив, его восточная часть). Исследовано 1232 желудка с пищей, из них 933 были полными.

Пищевой комок *F. notialis* в полных желудках, как правило, сформирован из фрагментов тела съеденных креветкой животных. Особенно это характерно для полихет и различных ракообразных. У офиур, видимо, тело 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. 20. Брюхоногие моллюски 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 характер говорит о том, что креветка питалась живой добычей, а регулярные находки скелетных остатков, несущих на себе следы переваривания, свидетельствуют, что это не так называемая «траловая пища», то есть части животных, захваченных креветкой уже в трале. По характеру пищевых остатков можно заключить, что *F. notialis* — хищное животное.

К сожалению, в тот период, когда я изучал питание данного вида, мне еще не было понятно значение детрита в питании креветок и не отмечал его встречаемость в желудках. Однако по аналогии с другими видами (например, *Crangon crangon*) можно предположить, что она сравнима с песком и растительными остатками. Песчинки не служат жерновыми, перемалывающими пищу, так как у пенеидных креветок (за некоторыми исключениями) желудочная мельница хорошо развита (Factor, 1989).



Таблица 20

Состав пищи у креветки *Farfantepenaeus notialis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в объеме виртуального пищевого комка, %
Моллюски (Gastropoda, Bivalvia)	66,0	16,5
Полихеты	62,5	23,0
Офиуры	46,6	10,3
Амфипода, изопода	44,6	10,3
Креветки	31,2	10,0
Крабы	31,0	8,0
Рыба	29,5	10,0
Головоногие	22,6	7,0
Раки-отшельники	15,8	3,0
Фораминиферы	3,7	0,2
Икринки	4,6	0,1
Кумовые раки	2,1	0,4
Олигохеты	0,8	—
Рак-богомол	0,6	—
Остракоды	0,6	—
Лангуст	0,5	—
Копеподы	0,4	—
Морской еж	0,2	—
Эуфаузида	0,2	—
Нематоды	0,1	—
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
Растительные остатки	8,7	0,7
Частота доминирования	70,4	
Коэф. Фроермана	3,7	
Итого желудков	1232	933

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

Судя по  $K_{\phi}$  (3,7) и по распределению частот встречаемости определенных порций данного пищевого компонента (см. рис. 50, А), *F. notialis* — хищник-собирающий. В его полных желудках встречаются 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, общий  $I_T$  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-собирающего.

Состав пищевого комка подвержен онтогенетической изменчивости (рис. 56).

Молодь, только вышедшая 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. 56).

Следовательно, *F. notialis* постепенно переходит к питанию более подвижными животными и ее спектр питания заметно расширяется. Это не применение разных тактик питания по отношению к разным жертвам, а онтогенетическая смена его стратегий.

Итак, *F. notialis* — хищник, имеющий довольно широкий спектр питания, в котором, однако, выделяются и по частоте встречаемости, и по значению в пищевом комке три основных (моллюски, полихеты, амфиподы) и пять дополнительных (см. табл. 21) объектов. Эти восемь 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

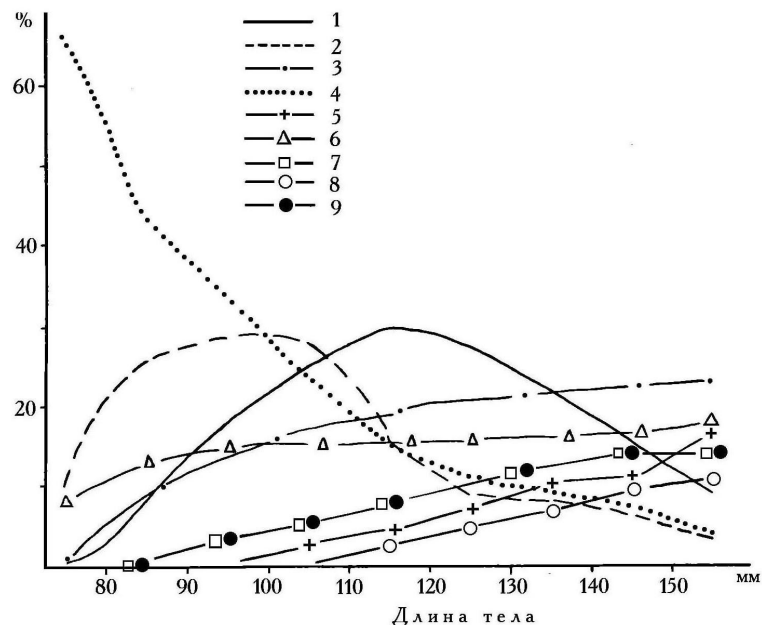


Рис. 56. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка у креветки *Farfantepenaeus notialis*:  
 1 — полихеты; 2 — моллюски (брюхоногие и двустворчатые); 3 — креветки;  
 4 — амфиподы и изоподы; 5 — офиуры; 6 — рыбы; 7 — крабы; 8 — головоногие моллюски; 9 — раки-отшельники

и возникает онтогенетическая изменчивость питания. Последняя служит для разобшения креветок разного возраста и снижения внутривидовой конкуренции из-за пищи. Это, как правило, дополняется пространственным разобнением особей разных размеров и, следовательно, возраста (Никольский, 1949; Ивлиев, 1955). Описанный двойной механизм хорошо выражен у *F. notialis* и реализуется с помощью изменчивости питания, и целого ряда специальных миграций (Буруковский, 19726). 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 онтогенетическая изменчивость состава пищи становится причиной изменения стратегии питания.

Второй причиной изменчивости спектра питания служит тоже изменение доступности для креветок тех или иных пищевых объектов. Но теперь это обусловлено особенностями жизненного цикла самих объектов питания.

Нечто подобное наблюдается у креветок *Penaeus kerathurus* (ныне *Melicertus 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, в результате, недоступностью для креветки. Подростшие моллюски просто не пролезают в ее ротовое отверстие. Кстати, именно этим авторы объясняют летнюю миграцию креветки, покидающей район, обедневший пищей. Это может быть причиной того, почему в некоторых ситуациях хищник резко меняет свою «специализацию», используя другую стратегию питания в качестве тактического приема. Но это не отменяет того факта, что креветку *F. notialis* необходимо отнести к разряду хищников-собираателей.

### *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; Lagardère, 1971; Буруковский, 1972, 1978, 1980, 1989). Ее образ жизни сходен с тем, что описан выше для *F. notialis*. Днем, видимо, зарывается в грунт. Размеры креветок 8,5–19,5, чаще 10–14 см, масса 30–90 г.

Информацию о содержимом желудка у этого вида из вод Туниса приводит Лагардер (Lagardère, 1971), из приустьевых вод реки Эбро (Испания) Сан-Фелью и Алькарас (San Feliú, Alcaraz, 1971), а Скалера 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 Рас-Нуадибу 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 *Dentalium entale* — летом и в начале осени. 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 (Lagardère, 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. 21).

Таблица 21

Состав пищи у *Melicertus kerathurus*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %
Полихета	77,0	26,8
Моллюски	77,0	19,8
Амфипода	65,0	18,2
Ракообразные вообще	22,5	4,7
Креветки	13,8	7,3
Краб	15,0	4,5
Раки-богомолы	1,2	0,4
Эуфаузида	1,2	0,4
Остракода	1,2	0,4
Иглокожие (офиуры)	18,5	2,5
Рыба	7,5	3,9
Фораминифера	6,3	0,4
Мшанки	2,5	0,4
Головоногие	1,2	—
Песчинки	68,9	10,3
Всего желудков	80	66
Коэф. 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  $K_{\phi}$  равна 3,1. По распределению частоты встречаемости порций пищи различных размеров (см. рис. 50 Б, 3) этот вид очень похож на *F. notialis*. Исходя из этого, можно заключить, что *M. kerathurus* — бентофаг, хищник-собиратель.

### *Holthuispenaeopsis atlantica* (Bals 1914)

*Holthuispenaeopsis atlantica* в западноафриканских водах встречается повсеместно от южных районов Мавритании (16°31' с. ш.) до Анголы. Обнаружен в Восточной Африке, в водах Мозамбика. 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 желудков, из них 13 были полными. Общая длина креветок 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 *Pseudoholtilius 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 амфипода. Далее следуют брюхоногие моллюски и фораминиферы (ЧВ 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. 22)).

Детрит попадает довольно редко и, как правило, в очень небольших количествах и чаще всего у мелких креветок. Обращает на себя внимание высокая ЧВ 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 *H. atlantica* — мелководный вид, обитающий в верхней части шельфа. Остатки съеденных креветок относятся к семействам Crangonidae (*Philocheas* sp.?) и Processidae (*Processa* sp.), т. е. к зарывающимся формам. В устье реки Нью-Калабар в желудках *H. atlantica* найдены остатки мелкой креветки *Nematopalaemon hastatus* (Marioghae, 1989).

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

Состав пищи у креветки *Holthuispenaeopsis 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	—
Амфипода	25,2	10,7	—
Фораминоферы	13,6	—	—
Брюхоногие моллюски	11,4	10,0	7,7
Детрит	10,2	2,3	—
Копепода	8,0	1,1	—
Неопределенные ракообразные	6,2	—	—
Креветка	5,6	2,3	—
Щетинкочелюстные	5,6	—	—
Лопатоногие моллюски	4,6	—	—
Краб	3,4	2,7	—
Танаидасеа	2,3	6,8	7,7
Икринки	2,3	—	—
Мизида	1,1	0,7	—
Морской еж (игла)	1,1	—	—
Нематода	1,1	—	—
Губка	1,1	—	—
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	

Это позволяет сделать вывод, что *H. atlantica* 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 (коэф. Фроермана 3,04).

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

*Metapenaeopsis miersi* — эндемик Западноафриканской тропической зоогеографической области, распространенный от Западной Сахары (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).

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 бал наполнения желудка 1, 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 gruvelli* (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 попадались изредка эмбриональные раковинки длиной 0,2 мм. Мягкое тело идентифицировать не удалось. 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 экз. мизид. Фрагменты тела попадались очень редко. Копеподы (вероятно, харпактициды) попадались 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 встречается почти в каждом желудке (ЧВ 72%), лишь дважды составлял 10% от объема пищевого комка. Размеры песчинок варьируют от 0,2 до 1,5 мм, но абсолютно преобладают песчинки с размерами меньше миллиметра. Наряду с песчинками изредка попадались спикулы губок и фораминиферы. Последние встречались примерно в каждом третьем желудке (ЧВ 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. Так же, как и детрит, ЧВ которого невелика (14,4%), и попадает он в очень небольших количествах, хотя в двух полных желудках он составлял 20 и 50% от их объема. Неопределенные остатки, встреченные единственным раз, представляли собой тельца сферической формы 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. Следовательно *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.

Чаще всего (табл. 23) встречаются двустворчатые моллюски (почти в каждом желудке ЧВ 74,0%). Второстепенные объекты питания попадались примерно в каждом втором желудке. Это морские ежи, кумовые раки и полихеты (54,8–44,2%). Амфипода, мизиды, офиуры можно считать характерными объектами питания (37,5–21,1%). Все остальные встреченные в желудках гидробионты — случайные жертвы.

В виртуальном пищевом комке полностью доминируют кумовые раки (30,5%), двустворчатые моллюски (21,6%) и полихеты (20%). Кумовые раки, встречающиеся в полтора раза реже двустворчатых моллюсков, занимают в объеме виртуального пищевого комка места в полтора раза больше, чем полихеты и двустворчатые. Эти три жертвы составляют более 70% его объема. Все они сугубо бентосные, отчасти даже зарывающиеся животные. Это подчеркивается частотой доминирования именно кумовых раков и полихет. Относительно часто встречающиеся амфиподы занимают меньшую часть объема виртуального пищевого комка (11,6%). Остальные жертвы не превышают 4% его объема.

Можно констатировать, что *M. miersi* — ярко выраженный бентофаг, питающийся относительно мелкими жертвами. Его можно отнести к хищникам-собираателям, что подтверждается большим  $K_{\phi}$  (4,18), и отчасти к пасущимся хищникам.

Состав пищи креветки *Metapenaeopsis 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
Амфипода	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	—	—
Креветка	3,8	0,6	—
Гидроидный полип	2,9	—	—
Раки-отшельники	1,9	—	—
Нематода	1,9	—	—
Остракода	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	

### *Parapenaeus longirostris* (Lucas 1846)

*Parapenaeus longirostris* 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 обычен на кромке шельфа, в диапазоне глубин 150–400 м. Предпочитает илистые или илесто-песчаные грунты (Буруковский, 1978, 1980, 1982, 1989; Буруковский, Роменский, 1985, 1989; Holthuis, 1952, Burukovsky, 1969, 1981; Lagardère, 1971; Crosnier, Forest, 1973).

Картез 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 устьем рек Кашеу и Шербро (12–07° с. ш.) в рейсах СРТР 9019 (1963 г.) и СРТР 9086 (1965, 1967 гг.), СРТМ 8015 (1965 г.), СРТМ «Маяк» (1964–1965 гг.), БМРТ «Атлант». Объем материала — 285 желудков с пищей. На первом этапе исследования этого вида мы еще не 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 нашей первой публикации представлены данные только по частоте встречаемости пищевых объектов с достаточно грубыми их определениями (Burukovsky, 1969). Размеры креветок (полная длина — от основания роострума 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.

Наиболее полное исследование *P. longirostris* провел Л. Л. Роменский (2001). Он изучал креветок, собранных в 1968–1983 гг., но в основном в 1973 г. в южной части ареала, 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. С его разрешения я использовал полученные им результаты в данной книге.

В желудках *P. longirostris* (табл. 24) были обнаружены представители 10 типов: простейшие, книдарии, 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

Состав пищи в желудках креветки *Parapenaeus longirostris* в водах Анголы (Роменский, 2001), с дополнениями

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %
Рыба	81,2	37,4
Фораминиферы	77,2	3,1
Ракообразные (всего)	93,8	35,3
Копепода	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	+
Рак-отшельник	3,7	1,9
Мегалопы крабов	1,6	0,2
Галатеиды	1,3	0,8
Кумовые	0,7	+
Изопода	0,3	+
Стереомастис	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
Книдария	5,5	0,4
Нематоды	2,9	—

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %
Радиолярии	1,4	—
Губки	1,3	+
Мицелий грибов	0,5	+
Диатомовые	0,5	+
Детрит	0,1	0,2
Гидроиды	+	—
Неопределенные остатки	1,0	0,1
Песчинки	58,0	1,0
Коэффициент Фроермана	4,94	

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 Mucrophidae (*Diaphus* sp., *Lampanictodes* sp) и Scombridae (*Scombercolias*) (мы не исключаем, что это может быть «траловая пища» — РБ), донно-придонных рыб из сем. 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 поедании креветкой живых особей. Нам кажется, что это еще одно подтверждение факта поимки их в трале. 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 % длины креветки) были вдвое выше обычно встречаемых в желудках, что дало автору возможность обоснованно предположить наличия у данного вида некрофагии.

Ракообразные встречаются в желудках в виде фрагментов карапакса, мандибул, клешней и т. п. зарывающихся креветок семейств Penaeidae (*P. longirostris*, *Solenocera africana*), эпибентосных и придонных Pandalidae (*Plesionika heterocarpus*, *P. carinata*), зарывающихся Crangonidae (*Parapontophilus* sp.) и реже пелагических Pasiphaeidae (*Pasiphaea semispinosa*). Размеры съеденных креветок составляли около 25–35 мм (20–30 % длины тела съевшей их креветки).

В желудках найдены 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, встречено, по меньшей мере, два вида эуфаузиид. 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 экз. при преобладании бентосных форм. Планктонные *Globigerina* встречались редко.

Из головоногих моллюсков доминировали остатки придонно-пелагических кальмаров семейств Ommastrephidae (*Illex coindetii*, *Todaropsis eblanae*) и Enoplateuthidae (*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 важную роль в питании играют лишь первые (см. табл. 24). 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). Встреченные в желудках копеподы (0,4–1,2 мм) активно поедались только молодью креветок длиной 20–39 мм. У более крупных особей копеподы *Oncaea* sp., *Candacia* sp. и редко *Pleuromamma* sp. были, вероятно, 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 размерных 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 (см. табл. 24, у Роменского табл. 1, с. 783) среди прочих объектов питания абсолютно доминируют рыба и фора-

миниферы, 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 случайным, спутниковым, компонентом 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) полагал, 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-два с лишним раз 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. 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»: ЧВ 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 креветке транзитными или попутными пищевыми объектами, коэффициент все равно будет больше 4-х. Это говорит о том, что *P. longirostris* — ярко выраженный хищник-собирающий. Однако заметную роль в его питании должна играть некрофагия.

Роменский (2001) сообщает, что креветка служит важным объектом питания для некоторых рыб Анголы и Намибии. На глубинах 50–360 м *P. longirostris* встречался в питании донно-придонных рыб: *Chlorophthalmus atlanticus* длиной 17–19 см (с частотой встречаемости 15%), *Dentex*

*macrophthalmus* длиной 20–31 см, ЧВ 6% и *D. angolensis* длиной 22–27 см (с частотой встречаемости 4%), *Umbrina canariensis* длиной, 15–42 см (ЧВ 3,5%) и *Merluccius polli* длиной 18–25 (частота встречаемости 2%). Отмечен *P. longirostris* в желудках и тяготеющих к мезопелагическому образу жизни *Synagrops microlepis* (ЧВ 12–16,2%) и *Trichiurus lepturus* (почти в каждом желудке). В дополнение к тому, что пишет Роменский (2001), нужно отметить, что мы этот вид 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.

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-собирающий.

## Семейство Solenoceridae

### *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 *S. 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 (Kensley, 2006). Встречается в районе от Западной Сахары (Буруковский, 1982б) до Южной Африки (банка Агульяс), и даже в Юго-Восточной Африке — Кронье, Форест, 1973; Kensley, 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 в водах Сенегала (15°15' с. ш., 16°57' з. д.) на глубине около 50 м (дата и название судна не сохранились), а также 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, хищник (табл. 25, 26). Так, полихеты, среди которых преобладают эррантные длиной 20–23 мм, попадались до 14–16 экз. в одном желудке. На них, как показали наблюдения в аквариуме (Heegaard, 1967), креветка ведет целенаправленную охоту. Остатки рыб представлены чешуей (1–2 мм), косточками,



Таблица 25

Состав пищи *Solenocera africana* в Юго-восточной Атлантике

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %
Фораминиферы	68,9	1
Полихеты	64,4	74
Иглокожие	57,0	2
Рыба	57,0	6
Брюхоногие моллюски	37,0	5
Амфиподы, изоподы	34,8	1
Десятиногие раки	11,1	6
Двустворчатые моллюски	33,3	1
Лопатоногие	5,9	—
Копепода	5,2	—
Кумовые	3,7	—
Мизиды	1,5	—
Неопределенные ракообразные	1,5	—
Головоногие моллюски	7,4	2
Радиолярии	8,1	—
Нематода	3,7	—
Икра	7,4	—
Неопределенные остатки	14,8	1
Песок	65,3	1
Всего желудков	135	63
Коэффициент Фроермана	2,87	

хрусталиками и отолитами, которые иногда достигают 20–40% объема пищевого комка.

Главным объектом питания служат полихеты (см. табл. 25). Им сопутствуют креветки и рыба. Остальные объекты питания встречаются редко.

Состав пищи *S. africana* варьирует от района к району и в процессе онтогенеза. Вероятно, наблюдается примерно то же самое, что мы описывали у *Farfantepenaeus notialis* (см. выше), когда второстепенный объект

Таблица 26

Состав пищи *Solenocera africana* из района Сенегала (15°15' с. ш., 16°57' з. д.)

Объекты питания	Креветки до 49 мм		Креветки 50 мм и более мм и более	
	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %
Полихеты	10,7	7,8	67,5	55,2
Остракода	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
Эуфаузида	0,9	1,2	9,3	8,3
Копепода	5,3	0,7	2,3	—
Фораминиферы	0,9	0,3	39,6	2,9
Двустворчатые моллюски	7,2	1,0	20,9	2,9
Брюхоногие моллюски	1,8	0,1	4,7	0,4
Головоногие моллюски	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
Коэф. Фроермана	1,66		2,53	

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, т. е. у верх-

ней границы обитания вида (табл. 26). У креветок с длиной тела менее 50 мм и по встречаемости, и по значению в объеме пищевого комка доминируют остракоды (51,5%).

У многих желудок буквально набит десятками остракод, которые в других районах регулярно встречаются в желудках креветки, но никогда в таких количествах отмечены не бывают.  $K_{\phi}$  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 увеличением размеров тела 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 различается с тем, что мы наблюдали в Юго-Восточной Атлантике. Сходны у них и  $K_{\phi}$  (2,66 и 2,53 соответственно), что говорит о сдвиге их к стратегии питания хищника-собираателя. Судя по наблюдениям Хеegaарда (Heegaard, 1967) в аквариуме за охотничьим поведением близкого вида *S. membranacea*, который демонстрирует способ охоты, типичный для хищника-собираателя, и исходя из их морфологического сходства (они различимы с трудом), по типу питания взрослые особи *S. africana* тоже хищники-собиратели.

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, составляя 100% его объема. 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*. Это, соответственно, донный и придонный виды.

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 Гвинея-Бисау встречалась в желудках таких типично донных рыб, как *Raja montagui* (Rajidae), *Umbrina canariensis* (Umbridae), *Priacanthus arenatus* (Priacanthidae) и *Brotula barbata* (Brotulidae).

#### ***Solenocera membranacea* (Risso 1816)**

*Solenocera membranacea* очень близка к предыдущему виду. По Хеegaарду (Heegaard, 1967) — это зарывающаяся форма.

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

Питание этого вида исследовано Лагардером (Lagardère, 1977) в Бискайском заливе. К сожалению, Лагардер приводит лишь сведения о том, сколько раз был встречен данный компонент пищевого комка. В его работе по питанию этого вида в водах Марокко (Лагардер, 1972) приводится, в скольких желудках он был встречен. Это позволило нам рассчитать частоту встречаемости, и сравнить ее с нашими данными. К сожалению, в работе о питании *S. membranacea* Бискайского залива нет и этого. Сам автор делает вывод, что она 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.

Наши данные получены из районов Южной Ирландии и Марокко (табл. 27). Несмотря на некоторые отличия, которые, вероятно, вызваны

Таблица 27

Состав пищи у креветки *Solenocera membranacea*

Объекты	Встречаемость, %	Виртуальный пищевой комок, %
Полнхеты	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	—
Неопред. 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	

разницей в размерном составе креветок и тем, что они были собраны в разных районах, здесь тоже доминируют полихеты как по ЧВ (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 креветкой регулярно поедалась 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»). С головоногими сравнимы по значению в пище амфиподы и изоподы (17,6% в объеме пищевого комка). Остальные компоненты резко уступают перечисленным трем, будучи второстепенной и случайной пищей. Следовательно, как и предыдущий вид, *S. membranacea* — хищник-бентофаг, потребляющий в первую очередь полихет; по типу охоты она, по-видимому, тоже очень близок к предыдущему, то есть с некоторыми оговорками может быть отнесена к хищникам-собираателям. Как и предыдущий вид, на нем лежит отпечаток более узкой специализации к питанию полихетами.

### Семейство Sicyonidae

#### *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 ним в аквариуме на борту судна. Креветка с легкостью зарывается даже в песчаный грунт.

*S. galeata* — эндемик тропической западной Африки, встречается от Западной Сахары до Анголы (Хольтхойс, 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 с пищей, среди которых оказалось лишь 10 полных (табл. 28).

Компоненты пищи в основном были представлены скелетными остатками. Только ракообразные присутствовали в желудке в виде кусочков панциря и конечностей. Это чрезвычайно затруднило идентификацию жертв. Учет количества гастропод облегчался тем, что в желудках попадались их оперкуломы (крышечки раковины). Их форма позволила установить, что они принадлежали моллюскам из семейств Bursidae и Naticidae. Последние абсолютно преобладали по числу видов (1 вид

Состав пищи у креветки *Sicyonia galeata*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в пищевом комке, %	Частота доминирования, %
Полихета	48,3	8,0	—
Брюхоногие моллюски	46,7	16,0	—
Двустворчатые моллюски	45,0	5,0	—
Амфипода	28,3	7,0	—
Детрит	21,7	2,0	—
Фораминиферы	20,0	—	—
Краб	18,3	21,0	20,0
Рыба	18,3	—	—
Креветка	15,0	6,0	10,0
Офиура	15,0	2,0	—
Копепода	13,3	6,0	10,0
Калианасса	13,3	—	—
Щетинкочелюстные	10,0	—	—
Остракода	10,0	—	—
Рак-отшельник	8,3	4,0	—
Нематода	6,7	—	—
Гидроидный полип	3,3	—	—
Растительные остатки	3,3	8,0	10,0
Пикногониды	1,7	—	—
Лопатоногий моллюск	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

из Bursidae, 4–5 — из Naticidae), но количественно доминировали первые. Число оперкулюмов в пищевом комке варьировало от одного до 15. Они имели размеры 0,5–0,9 мм, то есть это были ювенильные особи. Полихеты были представлены преимущественно обрывками эррантных форм. Их количество варьировало от одного до восьми экземпляров, судя по количеству псевдочелюстных пластинок этих животных. Измерить полихет не удалось, так как это были обрывки. Остракоды встречались как поодиночке, так и по несколько рачков (до 10 экз.), длина их 0,3–1,1 мм.

В желудках *S. galeata* по частоте встречаемости (табл. 28) на первом месте стоят полихеты, брюхоногие и двустворчатые моллюски (соответственно 48,3, 46,7 и 45,0 %). Чаще всего попадающиеся песчинки и вместе с ними обломки игл 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 экз.

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 тоже полностью преобладают бентосные организмы. Несколько раз полные желудки были заполнены остатками очень мелкого рачка (видимо, постличинкой) из неполнохвостых раков (*Calianassidae*) — не просто бентосного, а довольно глубоко зарывающегося норного ракообразного. К зарывающимся формам относятся и съеденные креветки из сем. Crangonidae (*Philocheras bidens?*) длиной примерно 5–7 мм). Следовательно, *S. galeata* бентофаг, питающийся в основном мелкими полихетами и молодью моллюсков, а также других бентосных животных. По способу добывания пищи это, видимо, хищник-собирающий (об этом говорит величина  $K_{\phi}$ , равная 3,55), и отчасти пасущийся хищник. Последнее подтверждается довольно большим количеством однородных и относительно мелких жертв в одном пищевом комке.

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

### б) Дополнение к разделу о составе пищи зарывающихся креветок

К сожалению, западноафриканские зарывающиеся креветки из других таксономических групп (семейства Processidae и Crangonidae) попадались в траловых уловах настолько редко и в таких небольших ко-

личествах, что по содержанию их желудков дать им уверенную трофическую характеристику не удалось (Буруковский, 2009). Поэтому мы привлекли данные по составу пищи зарывающейся креветки *Crangon crangon*, обитающей в бореально-арктической зоне северо-восточной Атлантики (Буруковский, Трунова, 2007; Буруковский, 2009).

Нами было исследовано 1536 желудков, из которых в 1011 была пища, а 416 были полными. Они принадлежали креветкам от ювенильных до взрослых крупных особей. Поэтому мы смогли установить, что *C. crangon* на разных этапах онтогенеза демонстрирует разные стратегии питания. Он начинает как пасущийся хищник, питающийся мейобентосными организмами, преимущественно веслоногими рачками из отряда *Harpacticoida*. Затем он становится хищником-собирающим на протяжении большей части жизни. А самые крупные особи ведут себя как нападающие хищники. В течение всего этого времени *C. crangon* не пренебрегает некрофагией. Но все же основная стратегия питания, характерная для этого вида, — стратегия хищника-собирающего. Об этом свидетельствует и суммарное распределение частот встречаемости различных порций пищи у этого вида (рис. 52).

Подводя итог обсуждению трофических предпочтений зарывающихся креветок западноафриканских вод, можно заключить следующее.

1. Большинство зарывающихся креветок — шельфовые виды. Лишь три из них обитают и на шельфе, и захватывают в своем батиметрическом распределении его кромку (*Parapenaeus longirostris*, *Solenocera membranacea*, *S. africana*).

2. Стратегия питания хищника-собирающего — трофическая доминанта зарывающихся креветок независимо от таксономического статуса и климатической зоны. Основными их жертвами служат высшие ракообразные, полихеты, моллюски, рыбы и иглокожие, то есть самые массовые представители бентоса. Одновременно мелкие виды демонстрируют специализацию к использованию в пищу определенных групп беспозвоночных. Например, полихет (*Solenocera* spp.), мелких гастропод (*Metapenaeopsis miersi*).

### в) Креветки, живущие в укрытиях

#### Семейство Alpheidae

К сожалению, из всех западноафриканских креветок, живущих в укрытиях, нам оказались доступными только представители семейства Alpheidae, а из этого семейства — только два вида из рода *Alpheus*, к тому же в ничтожных количествах (см. ниже). Поэтому мы вынуждены будем тоже дополнительно привлекать наши и литературные данные по креветкам этого рода из других регионов.

### ***Alpheus glaber* (Olivi 1792)**

*Alpheus glaber* — средиземноморско-лузитанский вид, обитающей в северо-восточной Атлантике от побережий Ирландии и Англии, Бискайского залива, до Марокко. В водах Марокко довольно обычен, хоть и малочисленен, 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; Lagardère, 1971; Буруковский, 1980; Anker, 2001).

Картес с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли его к потребителям отложенного материала («deposit» — детрита?). Это заключение авторы привели в общей таблице без каких-либо комментариев. Непонятно, сколько креветок было исследовано, и что, в конечном итоге, было обнаружено в желудках.

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. (на глубине между 50 и 100 м).

В одном из желудков (полном) 70% его объема действительно составлял детрит с многочисленными спикулами губок и непонятными спикулообразными предметами. Мы предположили, что это все вместе — остатки съеденной кремне-роговой губки. 20% объема были заняты многочисленными донными фораминиферами, и 10% — песчинками. Во втором (полупустом) желудке мы обнаружили десятки фораминифер и песчинки.

То, что *A. glaber* — бентофаг, несомненно. Но относить его к детритофагам мы бы пока остереглись.

### ***Alpheus macrocheles* (Hailstone 1835)**

*Alpheus macrocheles* — амфиатлантический вид, в западной Атлантике обитающий у Антильских о-вов, а в восточной — от Англии до Анголы и Намибии, а также в Средиземном море. Найден также у о-ва Святая Елена. Живет в губках, образующих пленки на камнях, среди ризоидов 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 обычен в приливной зоне (Holthuis, 1952; Zariquiey Alvarez, 1968; Lagardère, 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°03'1 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 оперкулумом диаметром 0,7 мм.

В районе Гвинеи-Бисау был найден в желудках *Pseudotholitus typus* (Sciaenidae).

### **г) Краткая характеристика питания некоторых других креветок из рода *Alpheus***

#### ***Alpheus* cf. *longiforceps* (Hayashi et Nagata 2002)**

Вид *Alpheus longiforceps* Hayashi et Nagata 2002 относится к обширному семейству Alpheidae, насчитывающему 47 родов с 663 видами, 286 из которых — это род *Alpheus* (De Grave, Franssen, 2011). Креветки были собраны И. Н. Мариным (Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН) в сентябре–ноябре 2004 г., в июле–ноябре 2005 г. и в апреле–декабре 2006 г. Общее количество — 44 экземпляра (40 самцов и четыре самки). Все желудки содержали пищу, а 25 желудков были полными.

Длина карапакса варьирует 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.

Самки (четыре экз.) по размерам сопоставимы с самцами групп 60–64 мм 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 0,45–0,55 мм. Следовательно, это только взрослая часть населения *A. cf. longiforceps* залива Нячанг.

Песчинки (0,14–1,6 мм) встречались почти в каждом желудке: преобладали песчинки размером 0,7–0,9 мм, относящиеся к категории крупных песков (0,5–1 мм) (Петелин, 1967). Их количество варьировало от нуля 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 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, т. е. они были съедены живыми. Размеры фораминифер варьировали от 0,5 до 2,6 мм. Наблюдается слабая связь между размерами креветки и диаметром фораминифер. У креветок с менее 60 мм общей длины тела преобладали фораминиферы диаметром 0,7–0,9, а у более крупных — 1,1–1,9 мм.

Двустворчатые моллюски были встречены в желудках как целыми, так и в виде осколков (последний вариант чаще). Размеры целых ра-

ковин моллюсков 0,3–3,7 мм, гастропод — 1,3–2,8 мм. Количество моллюсков в желудках не превышало 4–5 экз. Это была, как правило, молодь, по размерам сравнимая со съеденными фораминиферами.

Останки других животных (креветки, крабы, рыба) встречались в желудке в виде отдельных кусков, по форме которых можно судить о том, что они были съедены живыми. Съеденные креветки преимущественно относились к донным представителям семейства Penaeidae, в одном случае — к семейству Alpheidae. Длина тела съеденной альфеиды была равна 10 мм, что составило около 15 % длины креветки, которая съела её. Среди полихет преобладали эррантные формы, хотя попадались и седентарные, которые, судя по форме щетинок, относились к семейству Spionidae. Размеры фрагментов были равны 1,9–5,6 мм.

По частоте встречаемости в желудках доминирует детрит, находимый практически в каждом желудке (79,5 %). За ним следуют Bivalvia (59,1 %). Креветки (52,3 %), Gastropoda (50 %) и фораминиферы (40,9 %) попадают 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 — непиковый компонент — попадает в каждом втором желудке (45,5 %), но в виртуальном пищевом комке составляет лишь 2,8 %, а следовательно, поступает в него случайно вместе с другими пищевыми объектами.

При анализе состава виртуального пищевого комка и учете данных по частоте доминирования соотношение пищевых объектов становится иным. 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 %, свидетельствует о том, 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 ЧД достигает 20 %, что в 2,5 раза больше, чем у детрита. Следовательно, у большинства исследованных креветок детрит, креветки, фораминиферы и двустворчатые моллюски в сумме составляют почти 80 % объема пищевого комка. Все остальные пищевые объекты играют второстепенную роль.

Можно заключить, что *A. cf. longiforceps* плотоядная креветка, Главные объекты питания взрослых особей — бентосные креветки и фораминиферы. Детрит, вероятно, побочный компонент пищевых комков и попутный источник энергии.

Все объекты питания этого вида — бентосные животные. Можно утверждать, что *A. cf. longiforceps* — бентофаг, питающийся в первую очередь фораминиферами, креветками и моллюсками. Коэффициент Фрорермана равен 3,41, т. е. в каждом исследованном желудке находилось три-четыре пищевых объекта. Следовательно, по способу добывания пищи *A. cf. longiforceps* — хищник-собирающий, а по отношению к фораминиферам он ведет себя как пасущийся хищник. Вероятно, они — спорадический объект питания.

Ниже мы приводим данные по питанию альфеусов, почерпнутые из литературных источников. К сожалению, состав пищи у креветок семейства Alpheidae изучен очень слабо. Это, видимо, объясняется тем, что большинство видов семейства не образуют плотных поселений и их убежища труднодоступны. Среди них обнаруживают большое количество видов-двойников. По этим причинам изучение альфеид до сих пор наталкивается на серьезные препятствия из-за проблем с их идентификацией. Первостепенное значение при их исследовании придается, кроме морфологии, окраске, поведению, образу жизни и проблемам симбиоза. В самом полном на сегодняшний день обзоре систематики и экологии креветок этого таксона (Anker, 2001) содержатся отрывочные сведения о питании отдельных видов, в том числе полученные при наблюдениях за поведением креветок в аквариуме.

*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. Он питается детритом и мертвой растительностью (молодь креветок) или листьями zostеры (взрослые особи). Второй вид, живущий в норах и полостях, проделанных в мертвых кораллах Мексиканского залива и прилегающих вод, по наблюдениям в аквариуме, захватывают куски водорослей клешнями переопод 2, подносимых к отверстию их убежищ. Однако результаты наблюдений в аквариуме нельзя считать полностью адекватными поведению вида в естественных условиях (Anker, 2001).

*A. edwardsii* (Audouin 1826) — типичный индо-востпацифический вид, обитающий на жестких, предпочтительно гравийных, грунтах с малым количеством ила, на 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 Индо-Вестпафики от Кореи до Австралии, Тасмании и Новой Зеландии, обитает в манграх и на илистых литоральных, в том числе в районах эстуариев и даже в солоноватых водах. Предельная глубина обитания — 22–24 м. В желудках этого вида найдена зоостера наряду с фораминиферами, полихетами, немногочисленными моллюсками и различными ракообразными (Anker, 2001).

*A. heterochaelis* Say 1818 — западноатлантический вид, встречающийся у побережья США от Северной Каролины до юга Флориды, в Мексиканском заливе и далее до Бразилии. Встречается на глубинах от литорали до 30 м, но чаще всего до 10 м. В дневное время прячется среди камней или ракушечника, обычен на устричных банках, на мелководьях — среди морской травы. Питается мелкими морскими животными (червями, ракообразными, моллюсками и мелкой рыбой). Может питаться водорослями, но это наблюдалось лишь в лабораторных условиях. Хищник-засадчик: подкарауливает добычу, убивая или оглушая ее затем струей воды, создаваемой при шелчке большой клешни (Ratliff, 2014).

*A. californiensis* Holmes 1900 встречается в бухтах штата Калифорния (США) и Калифорнийского залива (Мексика), где он обитает на илистых литоральных, — настоящий хищник-засадчик. Он нападает на gobiидных 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).

*A. macellarius* Chase 1988 известен лишь с Филиппинских островов, где считается вездесущим обитателем зарослей морской травы (*Thalassia hemprichii* и *Cymodocea rotundata*). Образует ассоциацию с двумя видами gobiидных рыб (*Cryptocentrus octafasciatus* и *C. singaporensis*) (Palomar et al., 2004). В желудках креветок были обнаружены микроскопические водоросли, в том числе диатомовые, остатки упомянутых выше видов морской травы, черви, ракообразные, простейшие, спикулы и неидентифицированное органическое вещество («*unidentified organic matter*»), которое по изотопному составу углерода близко к морской траве. Остатки морской травы и упомянутой выше органики встречались в каждом желудке и доминировали в 46% из них. Авторы высказывают предположение, ссылаясь на аналогичные наблюдения других исследователей, что *A. macellarius* демонстрирует так называемый «*biological gardening*» (буквально «биологическое садоводство»): обрывки листьев морской травы альфеусы затаскивают в свои норы, где они, разлагаясь, становятся питательной средой для микроорганизмов. Последние, вместе с водорослями и простейшими — эпифитами морской травы, и служат главным источником органики для креветок. Некоторую незначительную роль в их питании играют и беспозвоночные (Palomar et al., 2004).

Такой тип питания можно, вероятно, условно назвать «тепличной» детритофагией.

Даже такие краткие и поверхностные характеристики питания позволяют убедиться в том, что все исследованные креветки рода — бентофаги. Но по составу пищи среди них обнаруживается вся гамма переходов от облигатных травоядных и таких неспециализированных хищников, как хищники-собиратели (Буруковский, 2009) до нападающих хищников и «тепличных» детритофагов.

Это, несомненно, следствие того, что понятие «укрытие» охватывает огромное разнообразие биотопов, которые могут служить убежищем для гидробионтов, в данном случае креветок. Налицо и широчайший спектр адаптаций, в том числе к доступности тех или иных трофических ресурсов. И это же делает их труднодоступными для количественного учета. Но чисто интуитивно мы предполагаем, что живущие в укрытиях креветки несравнимы по своим удельным биомассам зарывающимся видам креветок. Поэтому мы считаем, что этой жизненной формой креветок можно пренебречь в данном исследовании, поскольку на шельфе по удельным биомассам доминируют зарывающиеся формы и, следовательно, хищники-собиратели. Однако необходимо отметить, что подавляющее большинство креветок рода *Alpheus* — обитатели мелководья от литорали до нижней части шельфа (Anker, 2001), что вполне укладывается в нашу концепцию общих закономерностей батиметрического распределения креветок (см. 3 главу).

## 2. Эпибентосные креветки

### Семейство Nematocarinidae

#### *Nematocarinus africanus* Crosnier et Forest 1973

*Nematocarinus africanus* — эндемик Западноафриканской Тропической зоогеографической области. Встречается от 21°10' с. ш. до 20°30' ю. ш. (Буруковский, Роменский, 1976, 1985, 1989; Буруковский, 2012). 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., республики Кот-Дивуар, в устье Рио-Муни, в районе устья Конго, в водах Юго-Восточной Атлантики от 7°31' до 12°01' ю. ш. (Буруковский, Роменский, 1976; Буруковский, 2012). По литературным данным, обитает на глубинах 190–850 м (Crosnier, Forest, 1973; Franssen, 1991). Но наиболее достоверно — от 290 до 800–805 м (Буруковский, Роменский, 1976, 1992; Буруковский, 2012). Самые плотные скопления образуются на глубинах 450–550 м. От района к району наименьшая глубина оби-

тания 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* встречен на глубинах 290–700 м (Буруковский, Роменский, 1976, 1992). Размеры тела 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.

Чаще всего желудки заполнены темно-серой или зеленовато-коричневой рыхлой или плотно слежавшейся бесструктурной массой — детритом (табл. 29). 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), оперкулы брюхоногих, обломки и целые раковинки брюхоногих моллюсков (размером 0,2–0,3 мм), заполненные детритом, оперкулы 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 эуфузиид. 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 (Буруковский, 2012). Вероятно, кроме детрита *N. africanus* может потреблять остатки полуразложившихся мертвых животных, так как столь 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. 57), обитающих на более мелких глубинах, в пище пол-

Таблица 29

Состав пищи у креветки *Nematocarcinus africanus*

Объекты	ЧВ, %	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	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	—
Морской еж	0,5	—
Яйца креветок	0,5	—
Неопределенные остатки	12,7	1,6
Количество желудков	379	177

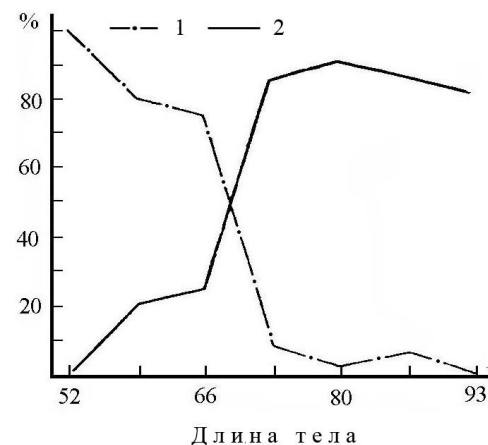


Рис. 57. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка у креветки *Nematocarcinus africanus*: 1 — мелкие остатки креветок; 2 — детрит



ностью 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 некрофагия с переходом на чистую детритофагию.

#### ***Nematocarcinus sigmoides* Macpherson 1984**

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 своего объема был заполнен рыхлой бесструктурной коричневатой массой, содержащей множество обрывков чешуи и косточек рыб, обрывки хитина, шипики неопределимых ракообразных. Там же попадались обломки щетинок щетинкочелюстных, обрывки мелких планктонных ракообразных, крышечка гастроподы, напоминающую таковые у трохидных моллюсков, диаметром 0,2 мм.

Следовательно, и *N. sigmoides* демонстрирует в качестве типа питания детритофагию и, возможно, некрофагию.

Поскольку приведенными выше данными исчерпываются наши знания о составе пищи эпибентосных креветок семейства Nematocarcinidae из западноафриканских вод, мы привлекли материалы (как литературные, так и собственные из нашей книги, посвященной этим креветкам (см табл. 12–15: Буруковский, 2012).

#### ***Nematocarcinus exilis* (Bate 1888)**

Питание этого вида в западной части Средиземного моря (так называемое Каталанское море) на глубинах 1578–2266 м было изучено Картеc (Cartes, 1993). Ею были вскрыты желудки 288 особей, у которых 169 желудков были очень сильно наполнены пищей. Во избежание влияния на результаты исследования эффекта переваривания пищи ею были исследованы только полные желудки. Несколько отличалась от принятой нами и методика оценки содержимого желудков. Картеc так же, как и мы, подсчитывала процент встречаемости отдельных объектов питания, и определяла процент обилия, то есть долю каждого компонента пищевого комка в общем числе встреченных экземпляров.

Частоту встречаемости детрита («*amorphous mass of stomach contents*»), фораминиферы и микропланктонные организмы, содержащиеся в нем, количественно не оценивались (Cartes, 1993). Следовательно, в процессе обработки материалов автором не принималось в расчет пищевое значение детрита.

Картеc не обнаружила заметных сезонных вариаций в составе пищи. Среди других полностью доминируют 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* — траловая пища? — прим. РБ), гастроподы и фораминиферы. Реже и в меньших количествах встречаются 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 полуразрушенных остатков, то есть *N. exilis* — детритофаг и некрофаг.

Исходя из нашего опыта исследования питания креветок рода *Nematocarcinus*, можно заключить, что, судя по описанию Картеc (1993), этот вид питается детритом, содержащим остатки пелагических и придонных организмов, захороненных в нем.

Кроме этого, в литературе имеются отрывочные сведения о составе пищи еще нескольких видов.

Уиннер (Wenner, 1979, p. 389) исследовала содержимое 411 желудков *N. ensifer*, 86 желудков *N. rotundus* и 19 — *N. cursor* из района Среднеатлантической излучины, но описание ее результатов и сделанные ею выводы укладываются в следующие несколько строк текста (цитирую Wenner, 1979, p. 389): «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 (пелагические *Globigerina*), щетинки полихет и осадок, в котором в большинстве случаев встречался детрит. Пустых желудков было мало».

Формальность описания и небрежность выводов Уиннер были мною комментированы в книге (Буруковский, 2012), поэтому здесь я не буду на этом задерживаться.

Гори (Gore, 1985), напротив, исследовал содержимое желудков всего у четырех особей *N. ensifer*, собранных в 1981 г. рейсе USNS «Bartlett» в Венесульском бассейне Карибского моря на глубинах 3411–3549 м, но его описание очень продуктивно. В желудках находилось большое количество аморфной желтоватой или желтовато-коричневой массы, в которой были заключены фораминиферы, спикулы губок, щетин-

ки ракообразных, коричневые (хитиновые) обрывки и целые тергиты каких-то глубоководных ракообразных (амфипод?).

Это позволяет сделать вывод, что *N. ensifer* тоже детритофаг и, возможно, некрофаг. Совпадение описания Гори, сделанного по результатам анализа содержимого четырех желудков, и суть описания приведенного выше описания Уиннер (1979), выполненного по результатам исследования 411 желудков, дают основание утверждать это с достаточной уверенностью.

Таблица 30

Состав пищи у некоторых видов креветок рода *Nematocarcinus* (доля в объеме виртуального пищевого комка, %)

Объекты питания	Виды				
	<i>N. africanus</i> Западная Африка (400–700 м)	<i>N. novaezealandicus</i> Новая Зеландия (895–1117 м)	<i>N. pseudocursor</i> Подводные горы Наска (Индло-Вестпаффика, 580–1058 м)	<i>N. romenskyi</i> (Подводные горы Вальдивия (Южная Атлантика, 930 м))	<i>N. lanceopes</i> Субантарктика (Индийский океан, 1100–1300)
Детрит	60,7	69,1	86,7	70,7	27,3
Кости, обрывки чешуи рыбы	1,0	13,6	7,2	15,7	—
Обрывки хитина	1,0	7,3	—	—	8,7
Фораминиферы	0,1	0,9	1,7	5,0	—
Обрывки креветок	35,3	—	—	—	4,6
Эуфаузида	—	—	—	—	50,7
Танаидацеа	—	—	—	—	0,7
Изопода	—	—	—	—	0,7
Гастропода	—	—	1,0	—	—
Крабы	—	—	1,0	2,9	—
Щетинки полихет	—	—	—	—	—
Неопределимые остатки	1,6	19,1	—	—	—
Количество желудков	177	11	18	14	15

Для удобства обсуждения наших данных по *N. africanus* и другим, исследованным нами видам рода *Nematocarcinus*, мы свели их в таблицу (табл. 30). Итак, нами и другими исследователями было изучено питание представителей рода *Nematocarcinus*, обитающих в южнобореальной зоне и субтропиках, тропиках, в нотальных, субантарктических и антарктических водах. Среди изученных видов были эндемик Западноафриканской тропической зоогеографической области (*N. africanus*), амфиатлантический вид (*N. ensifer*), Средиземноморско-Лузитанский вид (*N. exilis*), эндемик островной провинции Индо-Вестпафической тропической области (*N. pseudocursor*), нотальные виды (*N. romenskyi*, *N. sigmoides*, *N. novaezealandicus*) и, наконец, циркумантарктический вид (*N. lanceopes*). Несмотря на такой огромный диапазон разброса ареалов исследованных видов, состав их пищи удивительно сходен. Даже сверххрупкое 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, то есть облигатная детритофагия представляет собой общее свойство всех видов по крайней мере рода *Nematocarcinus*.

### 3. Бенто-пелагические креветки

#### Семейство Hippolytidae

##### *Merhippolyte agulhasensis* Bate 1888

*Merhippolyte agulhasensis* известен только из Южной Африки, где он обитает на глубинах 70–380 м (Holthuis, 1951; Macpherson, 1988, 1991).

Наши материалы были собраны Л. Л. Роменским в рейсе НИС «Бахчисарай» (05.02.1986 г., 27°36' ю. ш., 14°36' в. д., на глубине 387 м) и переданы нам для исследования. Было изучено содержимое 65 желудков, в 42 из которых обнаружена пища, а восемь из них были полными. Длина тела креветок варьировала от 56 до 71 мм (самцы — 58–60 мм). Самки имеют гонады во II стадии зрелости.

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. 31). Доля песчинок могла достигать 10 % объема пищевого комка, а детрит просто присутствовал в небольшом количестве. Среди жертв были 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 семейства Sergestidae, рыба и, наконец, мягкие ткани

Состав пищи у креветки *Merhippolyte agulhasensis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %	Частота доминирования в пищевом комке, %
Детрит	59,5	—	—
Фораминифера	9,5	—	—
Амфипода	9,5	12,5	12,5
Эуфаузида	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
Рак-богомол	2,4	11,2	11,2
Капли жира	2,4	—	—
Неопред. остатки	9,5	11,2	11,2
Песчинки	85,7	3,8	—
Всего желудков	42	8	8
Коэф. Фроермана	1,26		100

непонятного происхождения, со следами разложения. В полупустых желудках практически всегда присутствовали песчинки (ЧВ 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 креветки и эуфаузииды, что еще сильнее подчеркивает противоречивость трофического облика *M. agulhasensis*. Вероятно, это гетеротопный вид, который может охотиться на дне и, по крайней мере, над дном. *M. agulhasensis* все же ближе к нападающим хищником, но окончательное заключение делать по имеющемуся материалу затруднительно.

### Семейство Pandalidae

#### *Plesionika martia* (A. Milne-Edwards 1883)

*Plesionika martia* — широко распространенный вид. В Атлантическом океане она встречается на западе — у Бермудских и Багамских островов, 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

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.) (Lagardère, 1972; Crosnier, Foreast, 1973). По нашим данным распространение *P. martia* у западноафриканского побережья выглядит следующим образом. В районе от 35°11' до 11°24' с. ш. очень обычна. Между 11°24' с. ш. 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. неизвестна, 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 говорит поимка нескольких экземпляров на одной из банок хребта Вавилова (08°00' ю. ш., 00°56' в. д.).

Известный по литературе диапазон глубин обитания очень широк — 190–1215 м (Crosnier, Foreast, 1973), но в каждом конкретном районе *P. martia* использует лишь часть этого диапазона вполне закономерно, в зависимости от широты места (подробнее — см. выше).

У средиземноморского побережья Франции (Maurin, Carries, 1968) в желудках креветок найдены остатки мелких ракообразных, фрагменты губок, чешуя рыб, многочисленные зерна песка и фораминиферы. Лагардер (Lagardère, 1972, 1976, 1977) проанализировал 50 желудков этого вида из Бискайского залива, а также из вод Марокко. В первом районе он питается, в основном, полихетами семейства Aphroditidae и останками мертвых животных. На основании изучения желудков из вод Марокко был сделан вывод, что *P. martia* — хищник-планктофаг, питающийся у дна и на дне. Картес (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 *Eusergestes 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 (*P. multidentata*, *S. arcticus*).

В другой, 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, что противоречит выводам предыдущей

цитированной статьи, в которой перечислен явно мигрирующий макропланктон и донные жертвы.

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 было полных и в рейсе НИС «Эврика» водах Южной Африки (4–10.12.1975 г., 31°38'–33°51' ю. ш., 400–512 м) — 77 желудков, 37 из них было полными (см. также Буруковский, 1993б, 2009).

Наши результаты, при общем сходстве, настолько контрастировали с тем, что описали Лагардер и Картес, что мы сочли необходимым передать часть желудков для контроля М. Н. Соколовой (ИОАН СССР), одному из ведущих в те годы специалистов по питанию беспозвоночных в нашей стране. Ее выводы полностью совпали с нашими (табл. 32).

В обоих регионах пищевой комок *P. martia* часто представляет собой темно-серую, коричневую, иногда черную с красноватым отливом массу, под иглой в капле воды распадающуюся на бесструктурные хлопья. В ней попадаются комочки 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, т. е. пелагические виды), амфипод или эуфаузиид (у молоди). Остатки рыб представлены, как правило, чешуей диаметром 3–5 мм, реже хрусталиками глаз и отолистами 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 исследованных им креветок. Даже если расхождение в составе пищи креветок 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. Вероятно, здесь сыграл свою роль метод учета жертв в желудках, с одной стороны, и предвзятый подход к определению роли детрита в пище креветок — с другой.

Регионы Марокко и Южной Африки расположены симметрично по отношению к экватору. И это, по-видимому, обуславливает некоторые черты сходства в распределении обитающих в этих регионах креветок. Например, сходство в батиметрическом распределении *P. martia* (Буруковский, 1993б, также см. выше). 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

Состав пищи у *Piesionika martia* из разных частей ареала

Объекты питания	Марокко		Южная Африка Африка	
	Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %	Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %
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	—
головногие	1,5	—	3,9	—
крылоногие	3,0	—	—	—
Крабы и близкие группы	—	—	1,3	—
Копепода	—	—	1,3	—
Мегалопа краба	1,5	—	1,3	—
Личинки ракообразных	—	—	1,3	2,7
Мизиды	1,5	—	1,3	—
Полихета	—	—	2,6	—
Диатомовые	1,5	—	—	—
Морской еж	—	—	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
Коэфф. Фроермана	2,17	—	2,80	—

Атласской области Африки. Как мы уже писали в соответствующем разделе, посвященном Марокко, его северная часть, 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). Дно здесь относительно ровное и апвеллинг слабо выражен (Egimesco, 1967; Лушин, 1970; Furnestin, 1969, Allain, 1968; Maurin, 1968).

Южная Африка относится к южной аридной зоне (Физико-географический атлас мира, 1964) с чрезвычайно устойчивой в пространстве и времени системой ветров — юго-восточных пассатов. 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).

В водах Марокко (табл. 32, два левых столбца) 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 (ЧВ 27,3%) и, наконец, рыба (21,2%).

Все прочие компоненты пищевого комка резко уступают им по частоте встречаемости и, вероятно, в районе Марокко служат 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 *P. martia* совершает вертикальные миграции, или она добывает пелагических животных во время их пребывания у дна. Уверенный вывод сделать трудно, так как во многих желудках остатки эуфаузиид и креветок бук-

вально перемешаны с донным осадком. Это и позволяет склониться к тому, что креветка должна была поймать свою добычу или на дне, или у дна.

У креветок, обитающих в водах Южной Африки (табл. 33, два правых столбца), спектр питания в общих чертах сходен с описанным выше, но, за исключением детрита, который встречается здесь почти в каждом желудке (ЧВ 81,8%) и составляет практически половину усредненного пищевого комка (49,7%), роли других объектов меняются. Резко возрастает ЧВ рыбы (72,7%), а ее роль в питании увеличивается в три раза (12,4%). ЧВ 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 случайные объекты питания щетинкочелюстные (их щетинки попадают в каждом втором желудке), креветки и эуфаузииды, так как в отдельных желудках они составляли значительную часть пищевого комка. Скорее они факультативны для данного сезона или района. Виртуальный пищевой комок креветок из Южной Африки содержит значительно большее количество жертв. Возможно, это признак более бедной кормовой базы, что привело к расширению спектра питания? Или это косвенное следствие обеднения органикой терригенных осадков в данном районе, что сказалось на кормовой ценности детрита? К тому же песок у креветок из Южной Африки встречается почти в каждом желудке (ЧВ 74%), составляя 5,9% в объеме пищевого комка.

Наряду с вышесказанным, *P. martia* демонстрирует несомненную детритофагию и некрофагию. О последнем говорят, например, размеры чешуи рыб, попадающих в желудках — она должна была принадлежать особям, как минимум, тех же размеров, что и креветка. Кроме того, *P. martia* попадает в ловушки (King, 1984), т. е. привлекается мертвой приманкой. В то же время находки только что съеденных креветок и эуфаузиид говорят о том, что она может вести себя как нападающий хищник, питающийся макропланктоном. Известна находка одного экземпляра этого вида в желудке желтоперого тунца (*Thunnus albacares*) в юго-западной части Тихого океана. Это заставляет отнести *P. martia* к разряду преимущественно бентофагов, способных отрывать от грунта и питаться макропланктоном, по способу охоты хищников-оппортунистов (Буруковский, 1985, 2009).

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. 58). Главное, это своеобразные «ножницы» между изменением

Состав пищи у креветки *Plesionika edwardsii*

Объекты питания	Частота встречаемости, %		Значение в виртуальном пищевом комке, %		Частота доминирования в пищевом комке, %	
	З. А.	С. и Г.	З. А.	С. и Г.	З. А.	С. и Г.
	З. А.	С. и Г.	З. А.	С. и Г.	З. А.	С. и 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	—
Копепода	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	—
Краб	9,4	—	2,3	—	2,1	—
Полихета	6,6	—	1,0	—	—	—
Эуфаузида	5,6	—	—	—	—	—
Кальмар	5,2	5,4	1,6	—	1,0	—
Крылоногие моллюски	3,3	29,7	0,1	16,7	—	—
Гастропода	2,3	—	—	—	—	—
Амфипода, изопода	2,3	—	0,2	—	—	—
Мегалопа крабов	1,4	—	0,4	—	—	—
Аномура (рак-отшельник)	0,9	—	1,0	—	—	—
Мизида	0,9	—	—	—	—	—
Остракода	0,9	2,7	—	—	—	—
Личинки декапод	0,9	—	—	—	—	—
Постличинка стоматопод	0,5	—	0,1	—	—	—
Танаидацея	0,5	—	—	—	—	—
Стоматопода	0,5	—	0,4	—	—	—
Радиолярия	0,5	—	—	—	—	—

Объекты питания	Частота встречаемости, %		Значение в виртуальном пищевом комке, %		Частота доминирования в пищевом комке, %	
	З. А.	С. и Г.	З. А.	С. и Г.	З. А.	С. и Г.
Капельный жир	0,5	—	—	—	—	—
Неопред. ракообразные	1,9	—	—	—	—	—
Книдария	—	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.

роли детрита и эуфаузиид в питании. Особенно они хорошо выражены в изменении соотношения компонентов виртуального пищевого комка в онтогенезе. У молоди креветок в полных желудках доминируют эуфаузииды (до половины объема пищевого комка, а доля детрита составляет около 20%), но затем доля эуфаузиид очень быстро падает, замещаясь именно детритом (до 57% от объема желудка). Затем роль детрита начинает снижаться, в какой-то степени замещаясь креветками и другими объектами питания, в их числе останками мертвых животных. И все равно, детрит продолжает доминировать в питании креветок. Именно это постоянное сочетание стратегий питания нападающих и пасущихся хищников со стратегией типичного собирателя (не хищника) и превращает их в тактики питания, лишая *P. martia* одной определенной стратегии питания хотя бы на каком-то этапе онтогенеза и позволяя отнести ее к хищникам-оппортунистам. Некая промежуточность положения этой категории креветок проявляется и в коэффициенте Фроермана, колеблющимся между 2,17 (ближе к пасущимся) и 2,80 (ближе к хищникам-собирателям). То же самое наблюдается и в распределении частот встречаемости порций пищи разного размера (рис. 55).

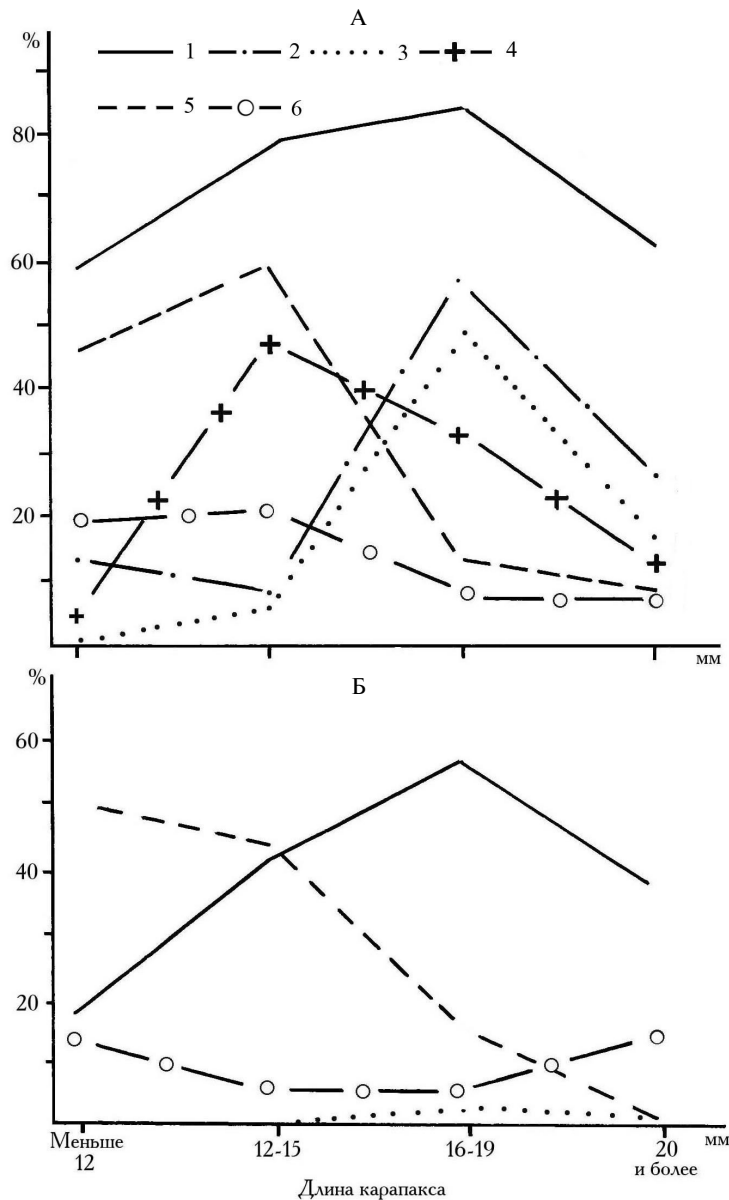


Рис. 58. Онтогенетическая изменчивость состава пищи креветки *Plesionika martia*: А — частота встречаемости различных объектов питания; Б — изменение состава виртуального пищевого комка:  
1 — детрит; 2 — рыба; 3 — щетинкочелюстные; 4 — фораминиферы; 5 — эуфаузииды; 6 — креветки

### *Plesionika edwardsii* (Brandt 1851)

*Plesionika edwardsii* почти космополит тропиков и субтропиков. Она встречается в Атлантическом океане от Багамских островов и в Мексиканском заливе на западе, и на востоке — в Средиземном море, от юга Испании и Канарских островов до Анголы. В Индо-Востпацифике встречена на банке Сая-де-Малья, у о-ва Реюньон, в водах Тайваня, Филиппин (залив Давао, Минданао) и Индонезии (Северный Калимантан), Восточной Австралии, а также у о-вов Новая Британия, Новая Каледония, Вануату, Фиджи и Французской Полинезии. Поймана 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. (Crosnier, Forest, 1973; Santaella, Bravo de Laguna, 1975; Chase, 1985; Буруковский, 1981, 1990; Chan, Yu, 1991).

У южного побережья Франции (Maurin, Cartie, 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 Картес (Cartes, 19936), в зимнее время по частоте встречаемости доминируют *Meganctiphanes 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 Картес с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесла 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'–11°34' с. ш., 17°14'–17°19' з. д., глубина 150–200 м, а также 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 соотношениях 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 находится 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 вида в районе, 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 чешуя рыб), и остатки различных животных, 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 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).

Среди первых — 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 булавы 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. Полупереваренные обрывки хитина креветок и его лохмотья, заключенные в детрите, хорошо отличимы друг от друга, 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. 33), и предполагая, что интенсивность нападений на креветок и кальмаров в трале сравнимы между собой, эта часть незначительна.

Видовое разнообразие креветок в желудках *P. edwardsii* довольно велико. Правда, на подводных возвышенностях Сала-и-Гомес среди них полностью преобладают креветки семейства Sergestidae, то есть пелагические формы. У Западной Африки, напротив, среди съеденных креветок доминируют эпибентосные донные (семейство Pandalidae: *Plesionika* sp., в том числе *P. ensis*, *Parapandalus narval*, и зарывающиеся (семейство Crangonidae: *Philocheras* sp. (?)) и семейство Processidae: *Processa* sp.). Среди представителей семейства Penaeidae тоже преобладали остатки донных форм. Их фрагменты не поддавались измерению, но было ясно, что *P. edwardsii* питалась ювенильными особями. Единственный раз в детрите был найден обломок тельсона креветки из семейства Ophrophoridae.

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 в виде костей или их обломков. 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 cadenati*?). 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. Среди редко попадающихся гастропод была опознана *Marginella* sp. с раковиной высотой 5 мм.

Мизиды и зуфаузииды встречаются только в виде статолитов (первые) или жевательных площадок мандибул (вторые) вместе с детритом. Крылоногие моллюски (и птеропода — раковина Cavolinidae, и гетеропода — радулярные зубы *Carinaria*) встречались преимущественно у кре-



веток 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.

Определение копепод из питания *P. edwardsii* было затруднено тем, что рачки были всегда разорваны на кусочки. Один раз удалось определить *Oncaea* sp., дважды — *Pareuchaeta* sp. Эти фрагменты выглядели особенно контрастно по сравнению со 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, 10 экз. которых были встречены один раз.

Можно заключить, что *P. edwardsii* хищник, преимущественно бентофаг, но не пренебрегает и пелагическими жертвами, поэтому и был нами отнесен к бенто-пелагическим формам. 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. 33) по частоте встречаемости доминирует детрит, встречающийся почти в каждом желудке (64,8%). Ему сопутствует группа жертв (щетинкочелюстные, креветки, рыбы; копепод мы не включаем в этот список), которые попадают к каждому второму-третьему желудку (42,2–32,9%). Это второстепенные объекты питания. Рыбья чешуя и фораминиферы вряд ли можно считать объектами питания. Они, подобно песчинкам, встречающимся с такой же частотой встречаемости, как и детрит, сопутствуют последнему. Остатки иглокожих и крабов, а также обрывки хитина, служащие признаком некрофагии (ЧВ 12,2, 9,4 и 7,0 % соответственно) 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 (ЧД 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 *P. edwardsii* (табл. 38) 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 ЧВ 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 это тоже 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 (из семейства Sergestidae), 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; с другой стороны, — и это нельзя исключать — креветки питались обитателями ЗРС, опускающимися в дневное время (траление производилось в 09–09.25) на большие глубины и в районе подводных возвышенностей, благодаря этому становящиеся доступными донным хищникам.

Онтогенетические изменения частоты встречаемости и роли в виртуальном пищевом комке различных пищевых объектов можно свести к следующему (рис. 59 и 60). ЧВ 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.

Можно заключить, что за исключением детрита, который почему-то не упоминается Картез (Cartes, 1993б) в составе пищи *P. edwardsii* из Средиземного моря, наши данные по остальным объектам питания

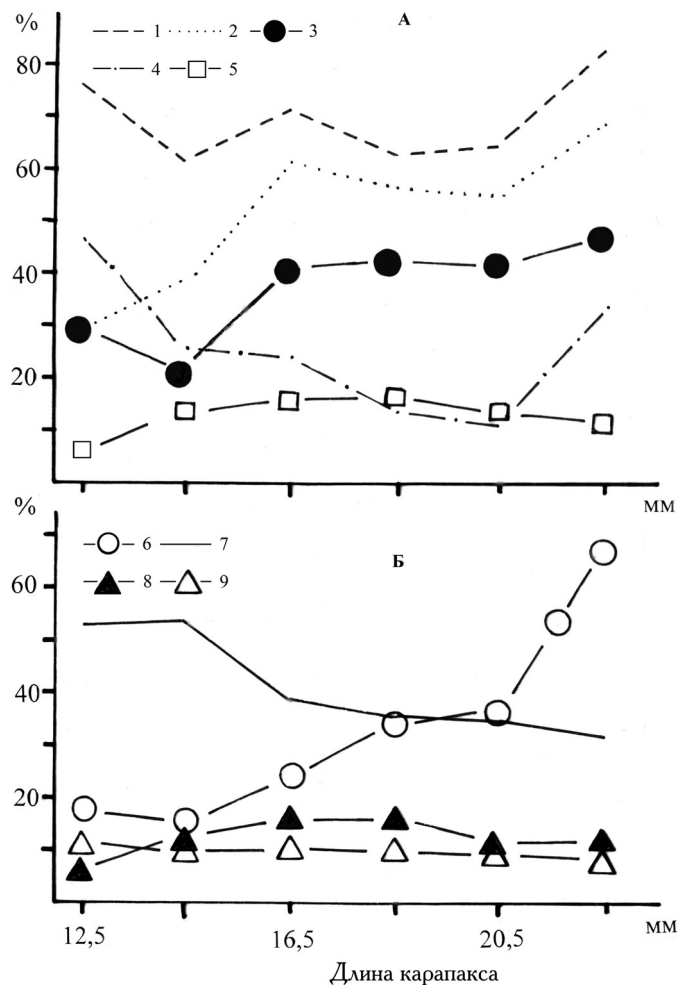


Рис. 59. Онтогенетическая изменчивость состава пищи креветки *Plesionika edwardsii*:

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

в общих чертах совпадают. Вероятнее всего, *P. edwardsii* — хищник, детритофаг и некрофаг, в питании которого обязательно присутствуют эпипентосные, придонные и пелагические креветки.

Распределение частот встречаемости разных порций пищи удивительно совпадает с таковой у *P. martia* (см. рис. 55, Б). Правда, коэф-

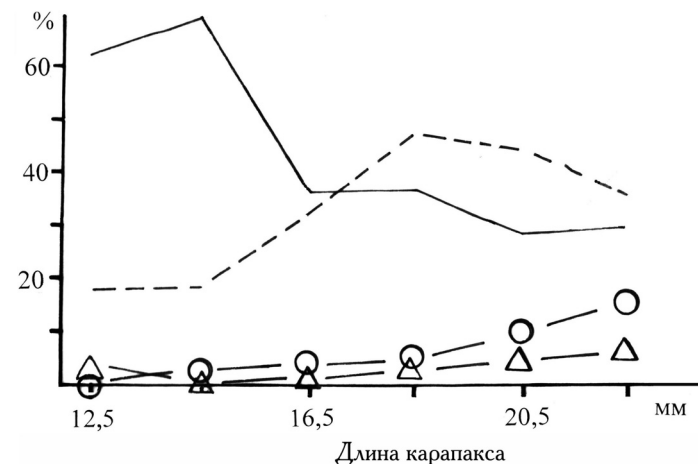


Рис. 60. Онтогенетическая изменчивость состава пищи креветки *Plesionika edwardsii*. Доля в объеме виртуального пищевого комка (обозначения, как на предыдущем рисунке)

фициент Фроермана ближе все-таки к таковому хищника-собираателя. Несмотря на это, мы считаем, что *P. edwardsii* должен быть отнесен к хищникам оппортунистам.

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, ЧВ которой возрастает в 4 раза у самых крупных особей. Ей сопутствуют крабы и раки отшельники.

Еще одно наблюдение. ЧВ 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.

#### *Plesionika acanthonotus* (Smith 1882)

*Plesionika acanthonotus* амфиатлантический вид. Она известна на западе — у Южной Каролины и Флориды, в Мексиканском заливе и до Бразилии. В Восточной Атлантике — 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; Pequegnat, 1970; Буруковский, 1981a; 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). Были 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 доминировали креветки в нагульном состоянии (II стадия зрелости гонад, без яиц на плеоподах).

По данным Картес (Cartes, 1993б), в западной части Средиземного моря в питании этого вида выделяются четыре 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 эуфаузида *Meganictyphanes norvegica*, напротив, встречаются очень редко. Осенью в средней части склона начинают доминировать эуфаузииды. 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 не мигрирующего макропланктона. Состав пищи в верхней части материкового склона летом значительно более разнообразен чем в его нижней части. Наибольшее значение играли сифонофоры и гиперииды (*Vibilia armata*). Им сопутствовали остатки рыбы. Осенью первое место занимают остатки рыб, им сопутствуют эуфаузииды, остатки птеропод, гастропода *Benthonella tenella*, полихеты и фораминиферы.

В водах Намибии наиболее заметен в желудках *P. acanthonotus* — детрит. Это бесструктурная, рыхлая, в капле воды хлопьевидная, масса преимущественно серого или коричневатого цвета. Он присутствует почти во всех желудках, хотя бы в виде следов, но иногда заполняя желудок больше чем на половину его объема. Его сопровождают мелкие песчинки — десятками, а максимально до сотни и более, размерами 0,05–0,2, максимум до 0,5 мм (крупные алевриты, и до мелких псаммофитов, по Петелину, 1967). По ЧВ они совпадают только у самых мелких креветок (рис. 63). С увеличением размеров ЧВ песчинок падает в два раза. А в объеме виртуального пищевого комка они почти не играют никакого значения. С детритом же связаны и фораминиферы, хотя они встречаются в три с лишним раза реже. С увеличением размеров тела их ЧВ возрастает, меняясь так же, как ЧВ детрита. Среди фораминифер попадают 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 до полутора-двух десятков.

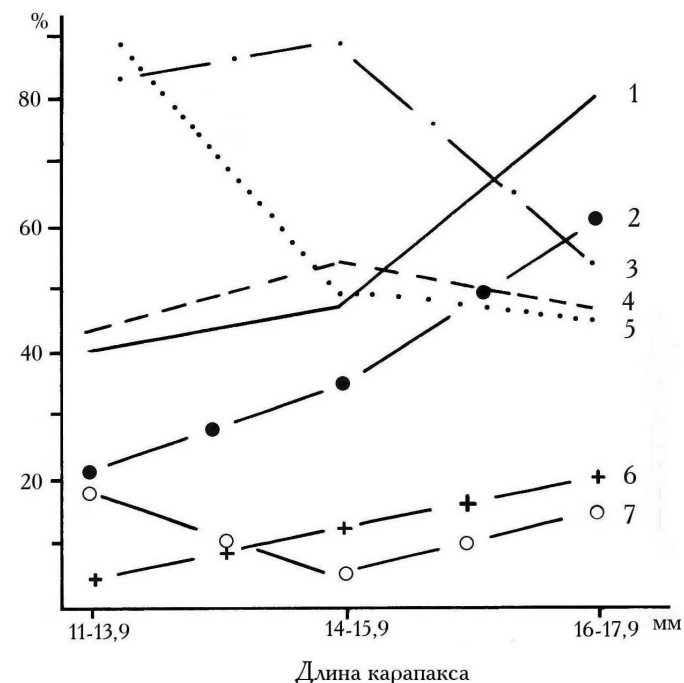


Рис. 63. Онтогенетическая изменчивость состава пищи креветки *Plesionika acanthonotus* (частота встречаемости): 1 — детрит; 2 — фораминиферы; 3 — рыба; 4 — эуфаузида; 5 — песчинки; 6 — щетинкочелюстные; 7 — креветки

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 трупами рыбы. Если учесть, что материалы по данному виду собраны в районе активного промысла, 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 ЧВ остатков рыбы уменьшается в два раза, образуя «ножницы» с детритом. Последний словно сменяет ее в питании креветки.

Состав пищи у креветки *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
Эуфаузида	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	4,8	—	—
«Фекалии»	4,0	—	—
Гастропода	2,4	—	—
Бивальвия	2,4	—	—
Амфипода	2,4	1,9	—
Иглокожие	2,4	—	—
Полихеты	1,6	—	—
Мизиды	1,6	—	—
Копепода	0,8	—	—
Краб	0,8	—	—
Гидроид	0,8	1,6	—
Рак-отшельник	0,8	3,1	—
Радиолярия	0,8	—	—
Тинтиноидея	0,8	—	—
Сифонофора	0,8	—	—
Обломки	0,8	—	—
Песок	85,6	10,3	—
Всего желудков	125	32	32
Коэфф. Фроермана	2,41		
Частота доминирования			53,0
Число доминант			5

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 их фрагменты, так и одни лишь мандибулы. Это же относится к съеденным креветкам, среди которых преобладали остатки *Pasiphaea semispinosa*.

Поэтому *P. acanthonotus* можно считать преимущественно детритофагом и некрофагом, а также хищником, питающемся как на дне, так и над ним.

По ЧВ (табл. 34) абсолютно доминирует детрит (84,0%), На втором месте, встречаясь почти в два раза реже (45,6%), находится мертвая рыба (судя по ЧВ 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 встречаются с частотой меньше 5%, хотя, например, встретившийся единственный раз (ЧВ 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 четвертом 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 микропектонную *Pasiphaea semispinosa*.

Коэффициент Фроермана (2,41) больше, чем у нападающего хищника, но меньше, чем у хищника собирателя. Можно, по-видимому, отнести *P. acanthonotus* к преимущественно хищникам-бентофагам, способным к детрито- и некрофагии, а также к нападению на макропланктонных и микропектонных жертв. Вероятнее всего, этот вид можно считать хищником-оппортунистом.

#### *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 островов, у Бразилии (от 20°49' с. ш. до 9°05' с. ш.), а на востоке — от Касабланки и Канарских островов до Анголы (11°56' ю. ш.). В Индо-Вестпацифике известна 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).

В нашем распоряжении был 31 желудок с пищей (табл. 40), 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 Юго-Восточной Атлантике (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 три были полными. Они были собраны в рейсе НИС «Профессор Штокман» на подводных возвышенностях Наска и Сала-и-Гомес (28.04.1987 г., 25°41' ю. ш., 86°35'9 з. д., глубина 380 м).

Наиболее бросающимся в глаза пищевым объектом был детрит. Он представлял 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*, *Meganictyphanes 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 сем. Scangonidae 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 % 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 диаметром 1 мм, а также крючок со щупальца эноплетевтидного кальмара. Это рисует противоречивый трофический облик данного вида, сочетающий в себе черты хищника (полные желудки, забитые остатками свежесъеденной креветки, эуфаузииды, рыбы, как правило, единственный экземпляр), а также явные остатки мертвых животных и детрит. Вероятно, *P. ensis* — хищник-оппортунист. Может охотиться как на дне, так и у дна, о чем говорят остатки эуфаузиид и крылоногого моллюска.

Суммарный состав пищи приведен в табл. 35. ЧВ характеризуется выровненностью четырех наиболее обычных объектов питания — детрита, фораминифер, эуфаузиид и рыбы, встречающихся в каждом втором желудке. Однако основу питания, конечно, составляют детрит, эуфаузиида и рыба, в значительно меньшей степени — креветка (вме-

Состав пищи у креветки *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	—	—
Кальмар	6,4	0,7	—
Креветка	6,4	5,6	5,5
Крылоногий моллюск	3,2	0,7	—
Остракода	3,2	—	—
Икра	3,2	—	—
Мизиды	3,2	—	—
Неопределен. остатки	9,7	0,7	—
«Фекалии»	19,3	5,3	—
Песок	35,5	0,7	—
Всего желудков	31	18	—
Коэфф. Фроермана	2,68	—	—

сте — 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 эуфаузиида 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 попадались овальные черные образования (0,1–0,4 мм), напоминающие фекалии, подобные тем, что мы обнаруживали в желудках креветки *Parapandalus narval* (см. ниже). Фораминиферы не были встречены.

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 раз.

По столь небольшому объему материалы трудно делать уверенные заключения о типе питания данного вида, но все-таки он ближе к такому хищников оппортунистов. Об этом говорит хотя бы присутствие детрита наравне с зуфаузиидами.

### *Plesionika carinata* Holthuis 1951

*Plesionika carinata* — эндемик Западноафриканской тропической зоогеографической области. Северная граница ее распространения — воды Западной Сахары (23°35' с. ш.: Буруковский, 1982), а южная — Намибии (25°49' ю. ш. по материалам донных тралений и 29° ю. ш. — пелагических ловов: Буруковский, Роменский, 1985; Буруковский, 2017, в печати).

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 расстояние, так как и осенью, и летом наиболее часто этот вид ловится на горизонте 200 м (Буруковский, 1992в, 2011).

Большая часть наших материалов была собрана донными тралями 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, т. е. 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., 11°31'–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, 21°03' с. ш., 17°47' з. д., на глубине 770–780 м).

Пелагическим тралом (РТАК-Самышева) материал был собран 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°51' ю. ш., 12°41'–10°55' в. д., над глубинами 690–2330 м, на горизонтах 100–750 м), тоже из района Намибии (Буруковский, 2011).

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. 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 имеют гонады во II стадии зрелости. Лишь у 7 % самок они демонстрируют созревание (III–V стадии зрелости) и ни у одной из самок нет яиц на плеоподах. Следовательно, 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 девять имело гонады во II стадии зрелости, и лишь четыре из них (с размерами тела 59–68 мм) несло 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). Они несли на плеоподах 750–3330 яиц диаметром 0,45–0,5×0,5–0,65 мм.

Можно констатировать, что *P. carinata* — гетеротопное животное, на ранних этапах онтогенеза обитающее в мезопелагиали над материковым склоном. Для нереста, возможно, может покидать придонные слои воды. В летний период, когда был собран материал, проникает дальше на юг, вероятно, 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 мириадом мельчайших бесформенных частиц, среди которых попадаются пустые книдоцисты, обломки раковин диатомовых. Основная масса сохраняет свою слабую зернистость даже при увеличении ×900. Часто в ней по-

падают 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 эуфаузиид, 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, 1989а), позволяет предположить, что креветка питалась автохтонным 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 их состояния. В первую очередь это эуфаузииды, среди останков которых можно было лишь определить *Thysanopoda* sp. Они попадались и в виде иногда довольно многочисленных (до 10 экз.) жевательных поверхностей мандибул диаметром полмиллиметра, заключенных в детрит, и в виде целеньких, 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 полураспада рачков, в той или иной степени заключенных в детрит. В первом случае можно было наблюдать один экземпляр свежепойманной эуфаузииды 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 эуфаузиидка. 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, локализующиеся 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 мягких тканей. Судя по зубам, это были остатки хищной рыбы — мелкого вида или, что вероятнее, молодой. Возможно, она была съедена мертвой.

Остатки кальмаров (семейство Euploteuthidae) — обрывки щупалец длиной 14 и 20 мм. Вероятно, 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 танаидацей).

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 в толще воды, а будучи на дне, предпочитает трупы и детрит.

В пище *P. carinata* по частоте встречаемости (табл. 36) доминируют полностью и в равной мере эуфаузииды и детрит, встречающиеся почти в каждом желудке (73 и 68,1 % соответственно). Фораминиферы попадают реже более чем в 3 раза, 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: эуфаузииды, составляющие 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 занята рыбой. Остальные примерно 7 % остаются на долю девяти пищевых объектов (см. табл. 36), которые встречались редко, но занимали не менее 10 % конкретного пищевого комка.

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 гетеротопного животного, который одинаково активно охотится в толще воды на макропланктонных и молодью микронектонных ракообразных, и 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

Таблица 36

Состав пищи у креветки *Plesionika 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	19,2	—	—
Креветки	12,2	13,0	11,2
Рыба	10,6	2,9	2,2
Рыбья чешуя	9,9	0,4	—
Копепода	7,2	0,8	0,7
Щетинкочелюстные	7,2	0,3	—
Иглокожие	4,6	—	—
Тинтиноидеи	3,4	—	—
Книдария	2,7	—	—
Изопода	1,9	1,4	—
Кальмар	1,1	1,3	—
Жир капельный	1,1	0,2	—
Танаидацея	0,4	—	—
Полихета	0,4	0,1	—
Амфипода	0,4	—	—
Радиолярия	0,4	—	—
Неопределенные остатки	5,3	2,8	0,7
Песчинки	14,1	0,7	—
Спикулы губок	10,3	—	—
Всего желудков	263	138	138
Коэффициент Фроермана	2,31	Частота доминирования 84,9	

выявляется лишь следующая тенденция онтогенетических изменений состава пищевых комков. ЧВ 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. ЧВ 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.

Распределение частот встречаемости различных порций пищи (рис. 61) в общих чертах сходна с таковой у *P. martia* и *P. edwardsii*.

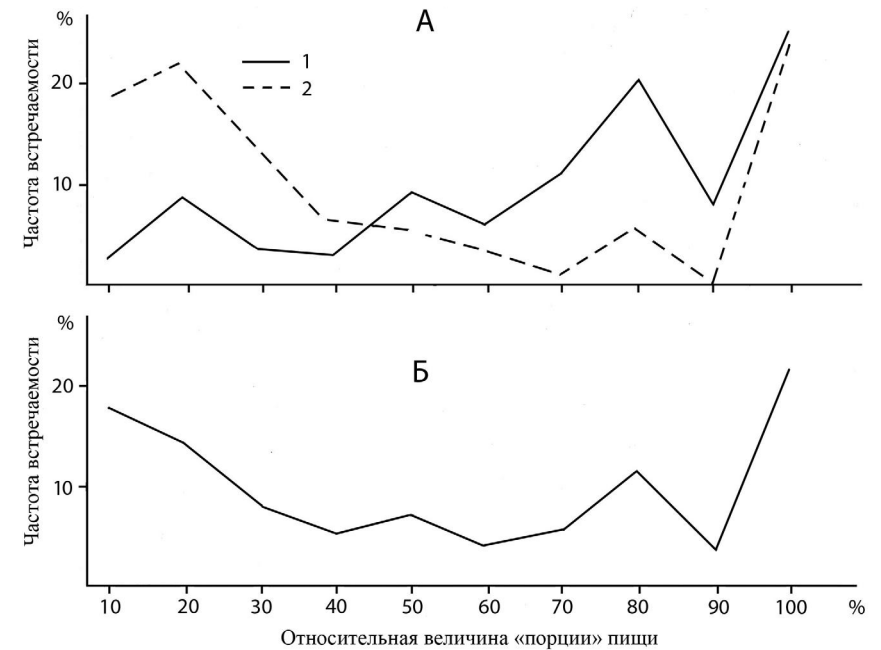


Рис. 61. Распределение частот «порций» пищи в виртуальном пищевом комке *Plesionika carinata*:

А — по отдельным виам; Б — суммарная; 1 — эуфаузииды; 2 — детрит

Все вместе это позволяет на данном этапе изученности (мы имеем сборы лишь в летний период) считать *P. carinata* хищником-оппортунистом, сочетающим 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 с жизнью на дне, переходя в основном к детрито- и некрофагии.



### *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.). В последнем случае это была ювенильная особь, пойманная над глубинами 1590–1410 м на горизонте 500 м. Возможно, она оказалась здесь в результате выноса в зону экспатриации, но, не исключено, что *P. heterocarpus*, как и *P. carinata*, на ранних этапах онтогенеза обитает в пелагиали. Поэтому мы отнесли этот вид к бенто-пелагическим. Косвенным подтверждением этому могут служить находки ее в желудках кальмара *Todarodes sagittatus* в водах Западной Сахары. Но обычно *P. heterocarpus* попадает в донные тралы на глубинах от 30 до 680 м (Holthuis, 1951; Zariquiey Alvarez, 1955; Lagardère, 1971; Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978, 1982, 1989, 1992в, 2011; Буруковский, Островский, 1983; Буруковский, Роменский, 1989, 1985, 1995). Обитает в двух зоогеографических областях — Средиземноморско-Луситанской и Западноафриканской тропической, то есть это интеррегиональный вид (см. выше, а также Буруковский, 1998а).

Диапазон его вертикального распределения (см. выше) захватывает всю нижнюю часть шельфа, его кромку и заходит в самую верхнюю часть материкового склона. Однако в каждом из конкретных районов обитания его вертикальное распространение в целом, или же диапазон глубин, где *P. heterocarpus* встречается чаще всего, или создает максимальную биомассу, значительно меньше (Буруковский, 1978, 1980, 1982, 1989, 2016; Буруковский, Островский, 1983; Буруковский, Роменский, 1989, 1985, 1995).

Материал был собран 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-ву Рас-Нуадибу) 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 (Lagardère, 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 приводит к завышению роли в питании животных с трудно перевариваемыми скелетными остатками. Значительно 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 отмечает, что в зависимости от глубины обитания список жертв может меняться, в результате чего мизиды в диете креветки сменяются зуфаузидами. Изучение его материалов, кроме этого, позволило сделать вывод, что *P. heterocarpus* — хищник-бентофаг, в питании которого доминируют (по частоте встречаемости) фораминиферы, двусторчатые моллюски, но вместе с ними — зуфаузидами и рыба (от 60,9 до 39%). Все остальные можно считать встречающимися спорадически.

Данные Лагардера (1977) о питании *P. heterocarpus* в Бискайском заливе рисуют 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 зуфаузидам приходят полихеты. Лагардер в данном случае делает вывод, что *P. heterocarpus* — хищник, нападающий на ракообразных, моллюсков и полихет и лишь демонстрирующий некоторую тенденцию к некрофагии.

Различия в питании креветок Бискайского залива и Марокко объясняются им выбором наиболее доступных жертв своего конкретного биотопа. Он подчеркивает важность некрофагии, сохраняющейся в обоих районах. Но в любом случае складывается несколько противоречивое представление о характере питания этого вида.

Картес с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания *P. heterocarpus* в средиземноморских водах Иберийского п-ова почему-то отнесли ее тоже к потребителям не мигрирующего макропланктона. По их данным 100% объема желудка занимают зуфаузидами.

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 кашичу 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: округлые или угловатые песчинки (преимущественно 0,1–0,15 мм, т. е. по Петелину, 1967,

мелкие и средние псаммофиты). Часто встречался такой мелкий песок, что он выглядел своеобразной пылью при размельчении пищевого комка в капле воды. Вместе с песком попадались поврежденные и целые мелкие спикулы губок.

Фораминиферы, встречавшиеся вместе с песком, были представлены как донными, так и планктонными формами (глобигерина). Среди них были и целые, и разбитые раковинки, заполненные детритом. Вероятнее всего, 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 них попадались как эррантные, так и седентарные формы. Иногда встречались слизистые домики седентарных полихет. Однажды попались фрагменты эррантной полихеты, которые позволили примерно реконструировать ее длину (25 мм). Возможно, креветка может питаться как живыми, так и мертвыми особями.

Рыба представлена в желудках отдельными фрагментами косточек и чешуей. Целиком попадались лишь мелкие косточки из скелета головы, в том числе отолиты (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 были более или менее обтрепаны. Размер костей не превышал 0,2 мм, а чешуи 0,2–3 мм, т. е. они принадлежали мелким видам рыб или их молоди. Можно полагать, что креветка питалась исключительно трупами рыб. Это подтверждает вывод Лагардера (1972, 1977) о некрофагии этого вида.

Ракообразные встречались в виде отдельных фрагментов тела: обрывки конечностей, кусочки мандибул. Особенно обычны жевательные отростки эуфаузиид (размером 0,2–0,26 мм). Их количество варьировало от 1–2 до 50, т. е. креветка способна съесть до 25 экз. эуфаузиид. Но обычно в желудки встречаются остатки 2–3 экз. Дважды были встречены практически целые эуфаузииды с длиной тела одна около 10, а вторая – 15–20 мм.

Иногда встречались целые веслоногие раки (в частности *Oncaea* sp.). В одном из желудков, целиком заполненном фрагментами копепод, мы насчитали остатки 15 экз. Это говорит о том, что по отношению к эуфаузидам и копеподам *P. heterocarpus* может себя вести как пасущийся хищник (Буруковский, 2009).

Один раз попался панцирь крабика размером 0,2 мм, заполненный детритом и песком. По обрывкам определены зарывающаяся креветка из рода *Processa* (обломки мандибулы характерной формы), хвостовые и головогрудные части ювенильной особи эпибентосной креветки *Merhippolyte ancistrota*, также наполненные детритом и песком, и остатки пелагической креветки из рода *Pasiphaea* (*P. sivado?*). Попадались

и фурки личинок Decapoda в потрепанном состоянии, сперматофоры копепод, статоцисты мизид и отдельные амфиподы (Gammaridea длиной до 6 мм). Единственная встреченная Ostracoda была совершенно целой.

Моллюски представлены чаще всего осколками раковин двустворчатых. Дважды были найдены радулярные зубы крылоногого моллюска *Carinaria* и один раз — брюхоногого моллюска (из семейства Conidae или Turridae). Тоже 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 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.

Можно заключить, что *P. heterocarpus* в первую очередь бентофаг, хотя питается и планктонами (копеподы, личинки десятиногих раков) и макропланктонами (эуфаузииды и крылоногий моллюск), и что в ее пище присутствуют остатки мертвых животных. 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. 37).

#### 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, а фораминиферы — на третьем месте (36,5%). Эти три пищевых объекта полностью доминируют по частоте встречаемости в желудках. Мизиды встречаются уже в три раза реже эуфаузиид (19,2%), а прочие объекты питания можно считать случайными.

Почти в каждом желудке присутствовал песок (ЧВ 84,6%), доля которого в реконструированном пищевом комке достигает 12,9%. Это еще раз подчеркивает, что даже в тех случаях, когда креветка нападает на макропланктонные эуфаузииды, она это делает на дне или у дна. Но возможно, она, как *Crangon crangon*, использует его в качестве жерновов желудочной мельницы (Буруковский, Трунова, 2007).

Таблица 37

Состав пищи у креветки *Plesionika heterocarpus*

Объекты питания	Встречаемость, %			Роль в питании, %		
	1	2	3	1	2	3
Эуфаузида	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
Бивальвия	3,8	2,8	48,5	—	—	0,5
Кальмар	3,8	—	—	1,5	—	—
Амфипода	3,8	5,7	2,0	0,8	—	—
Креветка	3,8	2,8	5,9	0,5	1,9	—
Копепода	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 р-образных	1,9	—	—	—	—	—
Гастропода	1,9	2,8	—	0,5	—	—
Краб	—	2,8	—	—	—	—
Калианасса	—	2,8	—	—	—	—
Икринки	1,9	5,7	—	—	—	—
Остракода	—	—	2,0	—	—	—
Неопред остатки	17,3	14,3	+	2,1	1,4	+
Карбонат. 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
Коэф. Фроермана	2,36	3,51	4,52			

Примечание: 1 — средиземноморские воды Марокко; 2 — воды Западной Сахары; 3 — Мавритания.

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 составляет песок. На долю всех прочих компонентов (в том числе и неопределимых остатков) остается очень мало. Итак, в средиземноморских водах Марокко исследуемый вид сочетает хищничество на дне и над ним с некрофагией (в незначительных размерах) и детритофагией.

## 2. Воды Западной Сахары.

В пробе присутствовали креветки с ОД 47–70 мм (ДК 12,5–18 мм), полноты преобладали особи с ОД более 55 мм.

Список объектов питания изменился незначительно по сравнению со Средиземным морем и только за счет случайных объектов питания (см. табл. 37). Главные компоненты пищевого комка присутствуют, но частота их встречаемости заметно отличается. Почти не изменилась ЧВ только фораминифер. Практически в каждом желудке попадают обрывки мелкой чешуи рыб (94,3 %), тогда как ЧВ эуфаузиид уменьшилась до 46,4 %. На второе место вышел детрит, тоже встречающийся почти в каждом желудке (88,6 %). Именно эти компоненты питания можно считать фоновыми для креветок из вод Западной Сахары. Заметно возросла ЧВ офиур и полихет (соответственно 20 и 28,6 %). Прочие объекты питания можно считать случайными.

Упала и ЧВ песка (42,3 %), но почти в каждом пищевом комке появились характерные белые обломки, которые мы условно назвали «карбонатные остатки». Вероятно, это компонент грунта, характерный именно для данного района. А именно — продукт разрушения крупных раковин двусторчатых моллюсков. В уловах донных тралов в этом районе мы постоянно обнаруживали как живых *Glycimeris* sp., так и танатоценоз. При задевах в трал попадали куски ракушечника, сложенные из фоссилизованных раковин этого вида. Поскольку для района Западной Сахары характерен биогенный седиментогенез, что обычно в зоне аридного климата, это вполне логично.

Реконструированный средний пищевой комок и в этом районе сложен в основном двумя компонентами, но здесь на смену эуфаузидам приходит рыба чешуя (37,1 %), то есть остатки мертвой молоди или мелких видов рыб (возможно, из траловых уловов, так как креветки собраны в районе активного рыболовного промысла). Доля детрита снижается, но очень незначительно, до 29,0 %. Вместе они составляют почти 70 % объема реконструированного пищевого комка. Бенитофагия подчеркивается тем, что заметно возрастает доля офиур (7,6 %) и полихет (5,2 %). Одновременно возросла 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

### 3. Воды северной Мавритании южнее мыса Рас-Нуадибу.

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 (см. табл. 37) попадают детрит и остатки полихет (ЧВ 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 крупные особи *P. heterocarpus* в водах Мавритании преимущественно детритофаги, использующие также в пищу остатки мертвых донных и придонных животных.

### 4. Онтогенетическая изменчивость (рис. 62).

Уже при описании состава пищи в разных частях ареала вида можно было заметить различия размерного состава креветок в пробах. Наибольшее количество мелких особей было в пробах из средиземноморских вод Марокко. В двух других районах креветки были заметно крупнее. Это заставляет предполагать, что отличия в составе пищи креветок отчасти объясняются онтогенетической 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, эуфаузииды, остатки рыбы и фораминиферы).

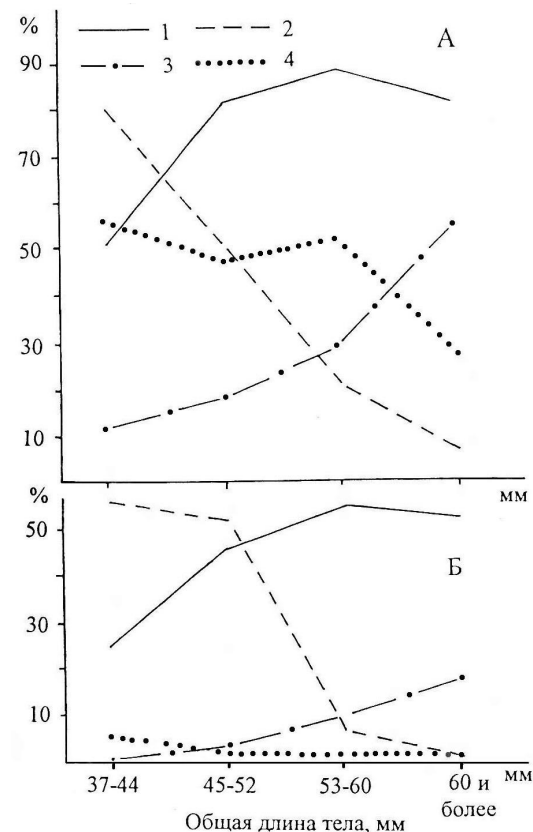


Рис. 62. Онтогенетическая изменчивость состава пищи креветки *Plesionika heterocarpus*:

А — частота встречаемости; Б — доля в объеме виртуального пищевого комка; 1 — детрит; 2 — эуфаузиида; 3 — рыба; 4 — фораминиферы

У самых мелких особей по частоте встречаемости и особенно по занимаемой ими части объема (более половины) реконструированного среднего пищевого комка доминируют эуфаузииды. 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 указы-

вают на наличие в желудках *P. heterocarpus* детрита. Однако нами был исследовано некоторое количество желудков креветок этого вида из атлантических вод Марокко (не вошли в книгу, 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, охотящийся не только на дне, но и над ним. Следовательно, его можно отнести к хищникам-оппортунистам. Однако с увеличением размеров этот вид почти полностью переходит к детритофагии и некрофагии.

#### ***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 (10.02.1981 г., 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 ЧВ варьируют. В районе от 11° до 7° с. ш. *P. longicauda* живет 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. ЧВ 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 таксоценах креветок снова уменьшается.

В водах Сьерра-Леоне *P. longicauda* был встречен в питании такой донной рыбы, как *Brotula barbata* (Brotulidae).

Во всех районах 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. 38).

#### **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 (см. табл. 38), 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 шетинкочелюстные (истинное значение которых в пище креветки не ясно, 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, эуфаузииды, возможно, поедаются креветкой живьем, будучи случайными объектами питания.

Следовательно, несмотря на очень большой коэффициент Фроермана (4,06), *P. longicauda* можно считать в этом районе детритофагом и некрофагом.

#### **Сьерра-Леоне**

Детрит встречается лишь в каждом третьем желудке (см. табл. 38). Как правило, желудок или полупустой, или содержит значительное

Состав питания креветки *Parapandalus longicauda*

Объект питания	I*		II**		III***	
	Частота встречаемости	Виртуальный пищевой комок	Частота встречаемости	Виртуальный пищевой комок	Частота встречаемости	Виртуальный пищевой комок
Детрит	100	51,8	33,6	7,8	83,3	42,2
Рыба (кости и чешуя)	73,9	8,6	35,5	3,9	63,3	7,4
Насекомые	52,2	11,3	—	—	—	—
Щетинки сагитт	52,2	0,5	35,5	0,4	33,3	2,6
Краб	21,7	5,9	3,7	0,2	10,0	1,3
Амфипода	17,4	6,8	16,8	2,2	—	—
Копепода	13,0	0,5	5,6	—	—	—
Личинки ракообразных	13,0	—	9,3	2,2	80,0	27,3
Креветка	8,7	0,5	3,7	0,2	3,3	—
Рак-отшельник	8,7	0,5	—	—	16,6	4,4
Фораминиферы	8,7	—	29,9	—	43,3	—
Брюхоногие	8,7	0,9	5,7	—	10,0	0,4
Изопода, анизопода	4,3	2,3	56,1	15,7	13,3	2,6
Эуфаузида	4,3	2,3	29,0	11,2	16,6	—
Мизида	4,3	0,9	0,9	—	—	—
Стоматопода	4,3	—	—	—	—	—
Мегалопа	4,3	0,5	0,9	0,2	—	—
Иглокожие	4,3	—	8,4	—	13,3	—
Сифонофора	—	—	45,8	28,6	—	—
Икринки	—	—	5,7	—	—	—
Постларва стоматоподы	—	—	19,6	11,0	—	—
Филлозома	—	—	4,7	2,7	—	—
Пантопода	—	—	0,9	—	—	—
Щетинки полихет	—	—	13,1	0,4	33,3	2,6

Объект питания	I*		II**		III***	
	Частота встречаемости	Виртуальный пищевой комок	Частота встречаемости	Виртуальный пищевой комок	Частота встречаемости	Виртуальный пищевой комок
Двустворчатые	—	—	2,8	—	3,3	—
Лопатоногие	—	—	2,8	—	—	—
Крылоногие	—	—	2,8	0,6	—	—
Мшанки	—	—	—	—	3,3	—
Каллианасса	—	—	0,9	—	—	—
Остракода	—	—	0,9	—	—	—
Неопр. ракообр.	21,7	4,5	—	—	—	—
Осколки раковин	17,4	1,8	35,5	—	—	—
Спикулы губок	—	—	11,2	—	—	—
Нематода	4,3	—	—	—	—	—
Фекалии	—	—	88,8	4,7	—	—
Неопред. остатки	—	—	14,9	3,5	6,7	5,7
Песок	4,3	—	91,6	4,5	96,7	1,3
Количество желудков	23	—	107	—	30	—
Коэффициент Фроермана	4,06	—	4,67	—	4,29	—

\* Экваториальная Гвинея; \*\* Сьерра-Леоне; \*\*\* Гвинея-Бисау.

количество полурасложившихся 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, что отразилось почти на рекордном коэффициенте Фроермана (4,67). Складывается впечатление, что в желудках находится практически все, что может попасться на дне и у дна (табл. 38). 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 третьем желудке. В каждом втором 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 уступают изоподам (56,1 % — изоподы, 45,8 % — нектофоры), но почти в два раза превышают их по доле в объеме виртуального пищевого комка (соотв. 15,7 и 28,6 %).

Эта двойственность питания вообще типична для *P. longicauda* в районе Сьерра-Леоне. Среди дополнительных объектов питания танаидацея и изоподам можно противопоставить пелагических зуфаузиид и всю совокупность личинок десятиногих раков, вероятно, переходящих к донному образу жизни постличинок стоматопод и филлозом. В наших предыдущих публикациях (Буруковский, 1992, 2009) мы пытались эту двойственность объяснить тем, что, поскольку проба на питание была взята после наступления темноты (20 ч 50 мин — 21 ч 20 мин), когда планктонные организмы поднимаются к поверхности, можно полагать, что такие планктеры, как филлозома и сифонофоры, попадают в желудок *P. longicauda* в мертвом состоянии. Тем более что в Сьерра-Леоне *P. longicauda* вел себя, как донный хищник (собирателем и пасущийся), способный, тем не менее, к некрофагии. Сейчас же, после написанного нами выше о *P. carinata*, мы скорее склонны предположить, что *P. longicauda*, как и этот вид, характеризуется гетеротопностью и способен добывать пищу как на дне, так и в толще воды. Поэтому он был включен нами в группу бенто-пелагических креветок.

#### Гвинея-Бисау

Детрит присутствует почти в каждом желудке (ЧВ 83,3 %), составляя около половины объема реконструированного пищевого комка (см. табл. 38). 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, обогащенном органикой. Действительно,

сходное значение по частоте встречаемости в желудках *P. longicauda* этого района имеют обрывки копепоид, личинки десятиногих раков, ювенильная особь пелагической креветки *Pasiphaea semispinosa* и другие, не поддающиеся определению, мелкие ракообразные, буквально вываливающиеся 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 (ЧВ — 63,3 %), порванной и словно 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 того обстоятельства, что в данном районе *P. longicauda* типичный детрито- и некрофаг. Практически не отразилось на величине коэффициента Фроермана (4,29).

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. На этом фоне очень высокий и сравнительно мало варьирующий от района к району коэффициент Фроермана (4,07–4,67) только подчеркивает это, так как на способ охоты хищника-собирателя накладываются другие, что и приводит к заметному расширению списка жертв, как в районе Сьерра-Леоне.

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 онтогенетической изменчивостью питания, но у крупных особей доля детрита в пище не уменьшается. Вероятно, поэтому уменьшение доли детрита и мертвых животных и возрастание роли хищничества здесь связано с условиями питания креветок.

С глубиной в желудках креветок в 5 раз возрастает ЧВ фораминифер. Это не связано с изменением встречаемости песка (см. табл. 38), и, следовательно, фораминиферы неслучайно 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 (см. рис. 15) 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 происхожде-

ния (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, ЧВ 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 питания. Такая характеристика питания, вероятно, очень типична для *P. longicauda*, который, в зависимости от размеров тела (и, следовательно, возраста), типа грунта и доступности того или иного объекта питания, может переходить от детритофагии с некрофагией и поеданием мелких живых ракообразных на дне, к преимущественно некрофагии, а затем и к хищничеству. Значение в пище детрита зависит не только от размеров креветки, но в какой-то степени и от типа грунта в каждом данном районе. Объектами питания креветки в первую очередь становятся донные ракообразные, а также широкий круг пелагических жертв. Следовательно, по способу добывания пищи *P. longicauda* типичный пример хищника-оппортуниста.

#### ***Parapandalus narval* (Fabricius 1787)**

*Parapandalus narval* 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, Сейшельские), 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 ЧВ 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, то есть относительно крупных особей).

В водах Марокко после исследования состава пищи 137 видов рыб (11407 желудков с пищей) мы находили *P. narval* в питании или у ти-

пично донных рыб (*Raja montagui*, *Trigla hirundo*, *T. pini*), или у ярко выраженных бентофагов (*Mullus barbatus*, *Pagellus acarne*, *Dentex polli*) (Буруковский, Патокина, 2001; Буруковский, 2009). Это позволяет предположить, что *P. narval*, если и может жить и охотиться в толще воды, как другие виды семейства Pandalidae, упомянутые нами выше, то не настолько долго и постоянно, чтобы стать объектом питания придонных или пелагических рыб.

На первом месте в питании *P. narval* находятся креветки. Они встречаются почти в каждом желудке (ЧВ 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. 39),

Таблица 39

Состав питания креветки *Parapandalus narval*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в объеме виртуального пищевого комка, %
Креветка	74,3	40,0
Детрит	42,8	22,3
Сифонофора	42,8	16,4
Рыба (кости и чешуя)	28,6	1,8
Щетинки сагитт	28,6	—
Эуфаузида	22,8	15,0
Амфипода	11,4	0,9
Изопода, анизопода	5,7	—
Копепода	8,6	—
Щетинки полихет	5,7	0,6
Крылоногие	5,7	—
Икринки	2,8	—
Неопред. остатки	8,6	0,4
Осколки раковин	14,3	—
Песок	60,0	2,3
Всего желудков		
Коэффициент Фроермана		3,19



но встречается в каждом втором желудке (ЧВ 42,8%), 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 словно окутаны осадком. Размеры их колеблются от 6 до 20 мм (в одном желудке найдено три нектофора). В виртуальном пищевом комке они занимают третье место после креветок и детрита (16,4%). Относительно велико значение зуфаузиид, которые тоже достигали в нескольких случаях 100% объема пищевого комка. Они встречаются в два раза реже, но по значению в объеме реконструированного пищевого комка приближаются к нектофорам сифонофор. Напротив, резко снижено в пище количество мелких амфипод, изопод и рыбы. Следовательно, в районе Марокко *P. narval* ведет себя как нападающий хищник, охотящийся на донных креветок, как пелагические хищник, нападающий на относительно малоподвижных сифонофор и очень подвижных зуфаузиид, и как хищник-собиратель, питающийся на дне амфиподам.

Коэффициент Фроермана близок к таковому хищников-собирателей (3,19, табл. 39). Морфология *P. narval* и *P. longicauda* чрезвычайно близка. Из-за этого их долгое время путали. Некоторая пестрота картины объясняется, вероятно, малым количеством исследованных креветок. Но несомненно, что, *P. narval* тоже должен быть отнесен к хищникам-оппортунистам.

#### ***Parapandalus brevipes* Crosnier, Forest 1968**

*Parapandalus brevipes* — западноафриканский эндемик. Известен из юго-восточной Атлантики 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, 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 ракообразных, таксономическую принадлежность которых установить не удалось. Это была сплошная мешанина щетинок и обрывков розового цвета. Возможно, она принадлежала каким-то планктонным формам.

В пяти желудках найден детрит довольно плотной консистенции, с трудом распадающийся на хлопья в капле воды. В одном случае он содержал мельчайшие рыбьи косточки, в двух — обрывки копеподы. Остатки копепод были найдены всего в четырех желудках — от одного 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 имелись 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 не только на дне, но и над ним. Последнее подтверждается тем, что этот вид был встречен в водах Анголы в питании *Merluccius polli* (Merlucciidae), у которой пелагические креветки встречаются почти в каждом желудке и составляют треть объема виртуального пищевого комка. *P. brevipes* среди них занимает второе место (Буруковский, 2009).

Наличие детрита в пище этого вида наравне с копеподами позволяет, хоть и с оговорками, отнести его к хищникам-оппортунистам.

Итак, бентопелагические креветки:

1. Все не только относятся к семейству Pandalidae, но и к двум «смежным» родам *Plesionika* и *Parapandalus*, которые Чейсом (Chase, 1985) были объединены в один род *Plesionika* (с чем мы несогласны).

2. Для каждого из этих видов характерен свой диапазон глубин обитания, но оптимум у них у всех приходится на кромку шельфа и примыкающую к ней верхнюю часть материкового склона, то есть глубины от 200–300 до 800–1000 м.

3. Основная часть виртуального пищевого комка заполнена тремя группами объектов. Это детрит, доля которого варьирует от одной четвертой-одной трети объема виртуального пищевого комка, до его половины; остатки рыбы, которые, вероятно, съедены мертвыми (от ее следов в пище почти до 40% объема, но чаще около 10%), и облигатно пелагические объекты питания (креветки, зуфаузииды, у двух видов — эвдоксии сифонофор), доля которых варьирует тоже примерно от трети до половины объема виртуального пищевого комка. Вместе эти три группы пищевых объектов формируют около 90% его объема. И это подчеркивает гетеротопность данных видов, которые, как некрофаги и детритофаги, питаются на дне в пределах кромки шельфа и самой верхней части склона, и как макропланктофаги или микронектонные нападающие или пасущиеся хищники, способны отрываться далеко от дна.

Следовательно, все эти виды, с уверенностью могут быть отнесены к хищникам-оппортунистам.

## **4. Пелаго-бентосные креветки**

#### ***Chlorotocus crassicornis* (Costa 1871)**

*Chlorotocus crassicornis* встречается в Средиземном и Адриатическом морях, а также в Восточной Атлантике от юга Испании до Конго. Кро-

ме того, известен из Южной и Восточной Африк, Андаманского моря, Южно- и Восточно-Китайских морей и Австралии. Обитает на глубинах 75–450 м (Maurin, 1961, 1963; Lagardère, 1971; Holthuis, 1952; Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1980).

Считается донным видом (Crosnier, Forest, 1973), но имеется информация о находке одного экземпляра *Ch. crassicornis* в улове пелагической сети 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 (Lagardère, 1972, 1977). Им было исследовано 29 желудков, в которых чаще всего встречались эуфаузииды (72,3%), фораминиферы (27,5%) и рыба (20,6%).

Картес с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания этого вида в средиземноморских водах Иберийского п-ова почему-то отнесли его к потребителям инфауны, 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 имело гонады во II–III стадиях зрелости.

Наиболее бросающийся в глаза компонент питания *Ch. crassicornis* — эуфаузииды (табл. 40). Состояние их сильно варьирует. Среди них имеются и только что съеденные особи, разорванные на части так, что можно лишь предполагать об их принадлежности к роду *Euphausia*. Имеются и все переходы в степени их перевариваемости вплоть до того, что в желудках находятся 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, имеется одна недавно съеденная особь и мандибулы еще нескольких, оставшихся, вероятно, от предыдущих актов питания. Максимальное количество недавно съеденных рачков — четыре экземпляра. А количество мандибул достигает 10–18, то есть это остатки как минимум 5–9 эуфаузиид, съеденных ранее. Это позволяет нам быть уверенным, что *Ch. crassicornis* действительно питается эуфаузиидами, а не нападает на них в трале. И это позволяет отнести его к нападающим хищникам.

Еще одним заметным компонентом пищевых комков оказались головоногие. Точнее кальмар *Alloteuthis (subulata?)* (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 прак-

Состав пищи у креветки *Chlorotocus crassicornis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Эуфаузиида	70,0	73,0	80,0
Детрит	28,0	3,0	—
Фораминиферы	24,0	0,5	—
Кальмар	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	—	—
Гетеропода	2,0	—	—
Гастропода	2,0	—	—
Неопред. остатки	10,0	3,0	5,0
Песок	20,0	0,5	—
Всего желудков	50	20	20
Коэфф. Фроермана	1,96		
Частота доминирования			100
Число доминант			3

тически 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.

По частоте встречаемости (см. табл. 40) 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 сопровождается высокой частотой доминирования эуфаузиид (80 %). А суммарный  $I_T$  равен 100 %. Следовательно, во всех полных желудках обязательно имеется пищевой объект, составляющий более 60 % его объема.  $K_p$  равен 1,96, что сближает этот вид с нападающими хищниками.  $I$  по отношению к эуфаузиидам так оно и есть.

Сочетание детрита и других донных остатков с эуфаузиидами, обломками мандибул пелагической креветки *Pasiphaea* sp. (*sivado?*), радикулярными зубами крылоногих моллюсков (*Carinaria* sp.) позволяет предположить, что *Ch. crassicornis*: с одной стороны 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). А в целом позволяет его все-таки отнести к хищникам-оппортунистам.

### ***Heterocarpus ensifer* (A. Milne Edwards 1881)**

*Heterocarpus 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 этого, *H. ensifer* встречается в юго-западной части Индийского океана (Мадагаскар), а в Тихом океане, вероятно, у островов Кирибати и Гавайских (Crosnier, 1988).

*H. ensifer* с одной стороны, обитатель кромки шельфа и верхней части материкового склона. Встречается на глубинах 57–885, но чаще всего 400–600 м. В диапазоне этих глубин он попадает в донные орудия лова (тралы, ловушки). Но, наряду с этим, он ловится и пелагическими тралами. (Holthuis, 1952; Forest, 1974; Crosnier, 1976, 1988; Crosnier, Forest, 1973; Clark, 1972, 1972a; Gooding, 1984; Struhsaker and Aasted, 1974; King, 1981, 1984, 1988; Saunders and Hastie, 1992). Одновременно *H. ensifer* находят в желудках крупных пелагических рыб, иногда над очень большими глубинами. Нами был найден в желудках большеглазого (*Thunnus obesus*) и желтоперого (*T. albacores*) тунцов, выловленных над абиссальными глубинами в центральных районах Гвинейского залива. В отношении последнего вида это подтверждает Бородулина (1981), обнаружившая в желудках шести тунцов 312 экз. *H. ensifer*. В водах Либерии был найден нами в желудке кальмара *Illex coindetii*. Поэтому мы и относим *H. ensifer* к пелаго-бентосным видам (Буруковский, 1986).

Материал для данной работы был собран в рейсах научно-исследовательского судна Запрывпромразведки РТМ «Белогорск» в западноафриканских водах в период с 1969 по 1970 г., и с 1980 по 1981 г. 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 мелкоячейной вставкой в кутце.

Исследованы 121 желудок с пищей, 46 из них были полными. Среди креветок, которым они принадлежали, было 52 самки и 36 самцов (пол остальных креветок не был определен). 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 креветки, у одной из которых детритоподобная масса, состоявшая из частиц белого и черного цвета, заполняла желудок полностью, а в желудке второй 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. Следовательно, *H. ensifer* преимущественно хищник, а 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, жгутов антенн, 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 его выборке. Съеденные креветки относятся к семействам Sergestidae (*Sergestes* и *Sergia sensu lato*, среди которых до вида удалось определить *Challengerosergia 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. *Ch. talismani* — обитатель мезопелагиали. 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 *Ch. talismani* в дневное время. Восстановленная длина съеденных креветок равна 20–50 мм, что составляет 60–80 % длины хищника. К пелагическим относятся и креветки из семейства Pasiphaeidae. Креветки из рода *Plesionika*, обитающие на этих глубинах, бенто-пелагические, часть онтогенеза (см. выше, *P. carinata*) проводят в пелагиали, 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 (Hyperiid? — длиной 6 мм). Все они относятся к макропланктону. Единственный раз в желудке были найдены остатки равноногого рака (*Isopoda*), то есть донного ракообразного. Веслоногие раки попадают редко, в виде фрагментов. Иногда это фрагменты, связанные с остатками рыбы. Можно предположить, что копеподы, так же, как диатомовые (*Nitzschia bicaipitata*) и тинтиноидеи из желудков *H. ensifer*, относятся к транзитным объектам питания (Нигматуллин, Топорова, 1982), попадая в пищевой комок креветок вместе с пищеварительными трактами жертв, съевших этих копепод.

Итак, подавляющее большинство ракообразных, служащих жертвами для *H. ensifer*, макропланктонные или бентопелагические. 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 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, (40–50 % длины хищника). Они относились к семействам Mystophidae 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 его 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 и двустворчатые моллюски представлены или эмбриональными раковинами или очень мелкими обломками. 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. Следовательно, *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.

Из описания складывается облик креветки-макропланктофага и микронектонного хищника. Но в желудках креветки попадают обломки, встречающиеся на дне: мелкие песчинки, полихеты, скелетные остатки офиур. Можно заключить, что *H. ensifer*, ведущий бентопелагический образ жизни, питается бентопелагическими, макропланктонными и микронектонными животными в толще воды и у дна, иногда на дне.

По частоте встречаемости (табл. 41) 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 можно отнести детрит (33,9 %), щетинкочелюстных (23,1 %), фораминифер (17,4 %) и эуфаузиид (11,6 %). Сифонофора, головоногие моллюски и веслоногие раки (ЧВ 9,1–5,0 %) занимают промежуточное положение между второстепенными и случайными объектами питания. Их можно назвать характерными объектами питания.

Таблица 41

Состав пищи у креветки *Heterocarpus ensifer*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Креветка	56,0	45,0	46,8
Рыба	54,5	18,2	17,0
Детрит	33,9	5,4	2,1
Сагитта	23,1	1,1	—
Фораминифера	17,4	0,9	—
Эуфаузида	11,6	4,1	2,1
Сифонофора	9,1	8,9	10,6
Головоногие	5,8	4,1	2,1
Копепода	5,0	2,2	—
Икринки	3,3	0,7	—
Мегалопа краба	2,5	0,7	—
Иглокожие	2,5	—	—
Двуств. моллюски	2,5	—	—
Пелагич. моллюски	1,7	1,3	—
Диатомовые	1,7	—	—
Изопода	0,8	1,9	—
Амфипода	0,8	—	—
Полихета	0,8	—	—
Неопр. ракообр.	0,8	—	—
Мизида	0,8	—	—
Тинтиниды	0,8	—	—
Неопр. остатки	16,5	4,8	4,2
Песчинки	8,3	—	—
Донные обломки	3,3	0,7	—
Всего желудков	121	46	
Коэф. Фроермана	2,5		87,0

И главные, и второстепенные объекты питания (за исключением детрита) — пелагические или бентопелагические формы. Они же преобладают и среди других групп жертв. Выделяется несколько лишь ЧВ песчинок. Песчинки могут попадаться вместе с другими объектами питания, когда *H. ensifer* охотится у дна, или же вместе с 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 содержит значительно меньшее количество компонентов питания (см. табл. 41). Среди них выделяются креветки, которые составляют почти половину объема пищевого комка (45%). Они — главный объект питания *H. ensifer*. Рыба, ЧВ 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 эуфаузида (4,1% у тех и у других).

Роль креветок в питании *H. ensifer* подчеркивается уровнем их доминирования. Частота их абсолютного доминирования составляет 46,8%. Это почти в четыре и более раза чаще, чем у остальных компонентов виртуального пищевого комка.

Небольшое количество исследованного материала, всего 46 полных желудков, не позволяет оценить пищевую ценность детрита для данного вида. Высокая ЧВ в совокупности с его второстепенной ролью в виртуальном пищевом комке говорят о том, что детрит преимущественно встречается в желудках в очень небольших количествах, как сопутствующий компонент.

Можно сделать вывод, что *H. ensifer*, в основном, креветкоядна, питаясь в основном бенто-пелагическими креветками. Судя по размерам съеденных жертв, *H. ensifer* в процессе охоты на них ведет себя как нападающий хищник.

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. 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 ЧВ рыбы и креветок примерно одинаковы: находятся на уровне 50–60%. У самых крупных особей их ЧВ возрастает для креветок до 76,9%, а рыбы — уменьшается до 53,8%, ЧВ в пище *H. ensifer* детрита и шетинкочелюстных 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.

### ***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 Югрыбпромразведок, в том числе НИС «Фиолент», в водах Габона (19.04.1976, 03°17' ю. ш., 09°33' в. д., на глубинах 510–495 м), РТМ «Белогорск» в районах Западной Сахары (04.12.1980, 22°42'9 с. ш., 17°26'2 з. д. на глубинах 1080–1090 м) и Либерии (19–21.02.1981, 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, 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 иногда 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 до десятков и сотен. Размеры их колебались от 0,1 до 0,5 мм.

С детритом в какой-то степени были связаны и шетинки 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, *Parasergestes diapontius*). Длина *P. diapontius* была равна примерно 37 мм или 30% длины тела съевшей его креветки. Изредка попадавшиеся кумовые были съедены целиком. Их длина равно 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 тоже 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 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.

Можно предположить, что *H. grimaldi* объединяет в себе черты хищника, питающегося на дне и над ним, сочетающего способы охоты нападающего хищника, детритофага и трупоеда.

По частоте встречаемости (табл. 42) доминируют детрит и фораминиферы (соответственно 60 и 54,5%). 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 (ЧВ 21,2 и 18,2%). Остальные объекты питания (за исключением обрывков хитина, служащих скорее маркерами некрофагии) можно считать случайными.

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% объема полного желудка. Нечто подобное обнаруживается при сравнении доли в пищевом комке рыбы, головоногих и креветок. Рыба составляет лишь 5% виртуального пищевого комка, головоногие и креветки, встречающиеся в полтора-два раза реже, составляют, соответственно, 10 и 9,3% от объема виртуального пищевого комка, а в шесть раз реже встречавшийся кумовый — 5,7%. Даже с учетом небольшого количества исследованных полных желудков можно констатировать, что полихеты, креветки и головоногие потребляются значительно большими порциями, чем другие объекты питания, в том числе

Состав пищи у креветки *Heterocarpus grimaldii*

Объекты питания	ЧВ, %	Значение в виртуальном пищевом комке, %	ЧД в пищевом комке, %
Детрит	60,6	27,2	28,6
Фораминифера	54,5	—	—
Полихеты	36,4	40,0	35,7
Рыба	33,3	5,0	—
Головоногие	21,2	10,0	7,1
Креветка	18,2	9,3	7,1
Иглокожие	9,1	—	—
Эуфаузида	6,1	1,4	—
Кумовый	6,1	5,7	—
Гидроид	3,0	—	—
Зеленоватая масса	3,0	1,4	—
Обрывки хитина	6,1	—	—
Песчинки	36,4	—	—
Всего желудков	33	14	14
Коэф. Фроермана	2,58	Част. доминирован.	78,5

и детрит. Коэффициент Фроермана относительно высок (2,58), но все равно *H. grimaldii* сочетает в себе черты нападающего хищника, питающегося на дне, и собирателя, не пренебрегающего трупами животных и детритом. Он может нападать и на креветок-микронектеров, для чего необходимо отрывать от дна.

#### *Heterocarpus laevigatus* Spence Bate 1888

*Heterocarpus laevigatus* почти космополитический вид. Он встречается в Восточной Атлантике у о-вов Мадейра и 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°21' 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; Chace, 1985; Буруковский, 1986; Hanamura, Takeda, 1987).

Наши материалы собраны на хребте Сала-и-Гомес в рейсе НИС «Профессор Штокман» (04.05.1987 г., 25°04'–25°09' ю. ш., 90°18'–97°21' з. д., на глубинах 545–800 м, донный трал). Было исследовано 34 желудка, пища обнаружена в 24, из них 11 желудков были полными. Самки *H. laevigatus* имели длину тела 47–175, а самцы — 110–155 мм.

Самки представлены двумя размерными группами: 47–102 и 135–75 мм. Первая — ювенильные особи. У большей части особей второй группы гонады на II стадии зрелости и недавно отложенные яйца на плеоподах. Одна самка имела гонады на IV стадии зрелости.

Как ни странно, наиболее заметны в питании *H. laevigatus* фораминиферы. Они не встречаются поодиночке. Иногда их число достигает сотни экземпляров. Детрит не выглядит самостоятельным объектом питания, а в одном случае это был почти чистый грунт. Креветки, головоногие и рыба попадают довольно крупными фрагментами, как и пелагический моллюск *Carinaria* sp. Нет сомнений, что *H. laevigatus* — хищник.

Полностью доминирующих по частоте встречаемости пищевых объектов нет, что, вероятно, объясняется небольшим объемом материала (табл. 43). 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 ЧД равна 100%.

Небольшой материал не позволяет точно определить, каким объектам креветка отдает предпочтение, но ясно, что этот вид — нападающий хищник, охотящийся не только на дне, но и над ним, и 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.

Состав пищи у креветки *Heterocarpus laevigatus*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в объеме виртуального пищевого комка, %	Частота доминирования, %
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	12,3	1,8	—
Гастроподы	8,3	9,1	9,1
Гетероподы ( <i>Carinaria</i> )	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		100
Всего желудков	24	11	11

Кроме тех видов, состав пищи которых был описан выше, нами были исследованы желудки четырех Индо-Вестпафического (*H. sibogae* de Man 1917; *H. dorsalis* Bate, 1888; *H. woodmasoni* Alcock, 1901; *H. gibbosus* Bate, 1888) и одного восточно-пафического (*H. vicarius* Faxon, 1893) вида. К сожалению, полных желудков оказалось совсем немного, поэтому эти материалы всего лишь характеризуют их состав пищи в момент их поимки.

Обнаруживается, что все виды, чей состав пищи здесь описан, довольно сильно варьируют по отношению к субстрату. От почти бентосных *H. grimaldii* и *H. vicarius*, до почти пелагического *H. ensifer*. Но в целом выясняется следующее. У всех их в полных желудках присутствует детрит, хотя его доля в объеме виртуального пищевого комка у большинства меньше, чем у бенто-пелагических видов. Присутствуют и песчинки или другие донные компоненты пищевого комка (например, спикулы губок). В желудках того же *H. grimaldii* доминируют, наряду с детритом, донные полихеты, вместе с ними и кумовыми раками составляя более 70% объема виртуального пищевого комка. Но там же имеются эуфа-

узииды и пелагические креветки из сем. Sergestidae. Это же относится и к другим упомянутым выше видам. У большинства из них эти две группы макропланктеров и микронектеров занимают существенную часть объема виртуального пищевого комка. У тех же, у которых их мало или они отсутствуют, их место занято сифонофорами, планктонным моллюсками (у *H. dorsalis*, *H. woodmasoni*) или оболочниками-пиросомами (у *H. dorsalis*), а у *H. sibogae* и *H. laevigatus* — кальмарами.

И в этом с ними неожиданно близким оказался *Chlorotocus crassicornis* (табл. 44).

Таблица 44

Состав пищи у некоторых креветок рода *Heterocarpus* и *Chlorotocus crassicornis* (доля в объеме виртуального пищевого комка, %)

Объекты питания	<i>Heterocarpus ensifer</i>	<i>Heterocarpus grimaldii</i>	<i>Heterocarpus laevigatus</i>	<i>Heterocarpus sibogae</i>	<i>Heterocarpus dorsalis</i>	<i>Heterocarpus woodmasoni</i>	<i>Heterocarpus gibbosus</i>	<i>Heterocarpus vicarius</i>	<i>Chlorotocus crassicornis</i>
Детрит	5,4	27,2	1,8	23,9	+	+	+	100	3,0
Кости, обрывки чешуи рыбы	18,2	5,0	16,4	21,4	+	+	+	+	1,5
Креветка	45,0	9,3	15,5	32,5	—	—	+	—	0,5
Эуфаузида	4,1	1,4	—	—	—	—	+	—	73,0
Copepoda	2,2	—	—	—	—	—	—	+	
Siphonophora	8,9	—	—	—	+	—	+	—	
Heteropoda	—	—	15,4	—	+	—	—	—	
Cephalopoda	—	—	27,3	15,7	—	—	—	—	17,5
Polychaeta	—	40,0	—	—	—	—	+	—	
Cumacea	—	5,7	—	—	—	—	—	—	
Пиросома	—	—	—	—	100	—	—	—	
Песок	+	+	+	+	+	+	+	+	
Глубина обитания, м	80–400	488–1090	545–800	380–1080	185–1544 (430–960)	289–655 (310–335)	247–1289 (375–420)	73–1453 (180–270)	75–450
Количество желудков	46	14		28	3	— (11)	2	1	20



Следовательно, они проявляют явное сходство с бенто-пелагическими креветками, но роль пелагических объектов питания у них заметно выше. Еще одно совпадение с ними состоит в особенностях их батиметрического распределения. В среднем креветки рода *Heterocarpus* более глубоководны, чем *Plesionika* и *Parapandalus* (Буруковский, 1981, 1982, 1986), что хорошо заметно по сводному рис. 78. Но на нем же видно, что большинство видов всех трех родов обитают постоянно или хотя бы часть времени на кромке шельфа и в самой верхней части материкового склона до глубин 800 м. Именно здесь они и ведут донный образ жизни, питаются детритом и другими донными гидробионтами.

Как мы стараемся показать ниже, это чрезвычайно важное обстоятельство.

## 5. Придонные креветки

### Семейство Aristeidae

#### *Aristeus varidens* Holthuis 1952

*Aristeus varidens* — эндемик Западноафриканской 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 было полными. 23–25.01.1983 г. в рейсе НИС БМРТ «Эврика» 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 восемь было 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 — относятся 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 его устья, обуславливая мощное развитие терригенных осадков (Авиллов, Гершанович, 1967). Благодаря этому нижняя часть шельфа, его кромка, и верхняя часть материкового склона выстланы мягкими илами, богатыми терригенным 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 нем доминируют креветки (Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989а, а также см. ниже), среди которых *A. varidens* — один из доминирующих видов.

Второй район располагается южнее устья реки Кунене, служащей важнейшей границей, отмечающей самое южное положение южной гидроклиматической зоны (Berrit, 1973). Воды Намибии в результате этого оказываются в южной аридной климатической зоне, в которой доминирует чрезвычайно устойчивая в простанстве и времени система ветров — юго-восточные пассаты с мощными апвеллингами, слабо развитыми береговым стоком, и, соответственно, терригенным седиментогенезом аридного типа в виде песка и алевролитов. Имеющиеся илистые грунты автохтонного происхождения темно-зеленого цвета с запахом сероводорода возникли в результате высокой биологической продуктивности диатомового фитопланктона (Сенин, 1974). В этих районах на шельфе 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 2 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. 49) приводятся результаты обработки материалов, охватывающих как зимний, так и летне-осенний сезоны в водах Анголы.

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. 45). Судя по форме их остатков, он хищник. Так, креветки были представлены раздробленными остатками карапаксов, конечностей, других придатков, а также кусками

Состав пищи у креветки *Aristeus varidens* в водах Анголы и Намибии

Пищевые объекты	ЧВ в желудке, %		Значение в объеме пищевого комка, %	
	7°–12° ю. ш.	17–18° ю. ш.	7°–12° ю. ш.	17–18° ю. ш.
Ракообразные:				
креветки	74,0	28,4	47,7	40,0
амфиподы	15,8	17,6	5,8	—
эвфаузииды	2,3	29,7	0,6	6,3
танаидацеи	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	—
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:				
головногие	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
Оболочники	0,3	—	0,3	—
Гидроидные полипы	0,5	—	—	—

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 глаз. 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 относились к семействам Macruridae, Mucrophiidae, Paralipidae и, возможно, среди них был *Synagrops mucrolepis* из Aragonidae.

Креветки и рыбы доминируют над другими объектами питания и по значению в объеме пищевого комка (75% — см. табл. 45). 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, — возможно, из кишечников полихет. Длина отдельных фрагментов составляла 11,4–18,8 и однажды — 46 мм (10–30% длины тела хищника).

Головоногие моллюски (исключительно кальмары) встречаются в 4 раза реже полихет, но по значению в объеме пищевого комка уступают им менее чем в 2 раза. В пищевом комке можно найти куски щупалец или рук (длиной 3,1–18 мм), мантии, гладиуса. Это 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 экз., размеры — 2,3–5,6 мм. Танаидацеи, изоподы, эвфаузииды, частично копеподы, крабы, раки-отшельники, омары, лангусты, офиуры и, возможно, оболочники — случайная добыча, редко попадающая в желудки креветок. Остальные (щетинкочелюстные, гидроиды, диатомовые, радиолярии, отчасти 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 креветок определить 15–16 видов (табл. 46), среди которых как по встречаемости, так и по зна-

Пищевые объекты	ЧВ в желудке, %		Значение в объеме пищевого комка, %	
	7°–12° ю. ш.	17–18° ю. ш.	7°–12° ю. ш.	17–18° ю. ш.
Диатомовые	1,1	—	—	—
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, цесто- дибеллинии, скребни)	1,8	1,3	—	—
Число вскрытых желудков	565	74	411	8
Коэффициент Фроермана	3,33	3,06	—	—

чению в виртуальном пищевом комке главенствует эпибентосный вид — *Nematocarcinus africanus*. На втором месте — бенто-пелагический 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 Crangonidae, остальные съеденные креветки — батипелагические виды, совершающие вертикальные миграции.

*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 тоже донные животные — амфиподы и полихеты.

Онтогенетическая изменчивость состава пищи определяется переходом от питания преимущественно креветками (рис. 64), что присуще

Креветки в питании *Aristeus varidens* из вод Анголы

Надсемейства семейства, подсе- мейства	В % от всех видов креветок	Виды	В % от всех видов креветок
Надсемейство Penaeoidea	25,4		
Сем. Penaeidae	3,2		
Сем. Benthescymidae	103	<i>Gennadas brevirostris</i>	0,9
		<i>Gennadas</i> sp.	9,4
Надсемейство Sergestoidea	11,9	<i>Robustosergia extenuata</i> (?)	0,4
Сем. Sergestidae		<i>Phorcosergia grandis</i>	0,4
		<i>R. regalis</i>	0,9
		<i>Challengerosergia talismani</i>	0,4
		<i>Sergestes</i> sp.	9,8
Инфраотряд Caridea	74,6		
Семейство Oroporphoridae	6,5	<i>Acanthephyra kingsley</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 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 Crangonidae	0,5		1,4

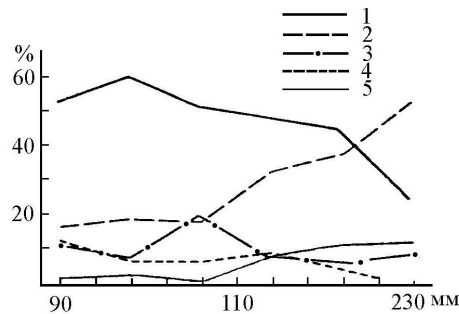


Рис. 64. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка креветки *Aristeus varidens*:  
1 — креветки; 2 — рыбы; 3 — полихеты; 4 — амфиподы; 5 — кальмары

особям с размерами тела до 110 мм (т. е. 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 их пищи. Но в целом выпадают из списка жертв только те объекты питания, которые в водах Анголы относились к разряду случайных (см. табл. 45). Все основные объекты питания сохранились и появились новые, но тоже из разряда случайных. В содержимом желудков выделяются по частоте встречаемости конгломераты склеенных между собой песчинок (48,6%), напоминающие обломки агглютинированных форминифер. Но, вероятнее всего, это обломки трубочек каких-то седентарных полихет. Кроме этого, в два с половиной раза уменьшается ЧВ креветок (28,4%), хотя в виртуальном пищевом комке они играют примерно ту же роль (40%).

Среди остатков креветок лишь однажды попался фрагмент, 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 тоже возросла в 10 раз (6,3%). ЧВ рыбы практически не изменилась (соответственно 70,6 и 62,2%), а доля в пищевом комке упала в два раза. Полихеты встречаются в полтора раза чаще, а их доля в пищевом комке возросла в 2 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 ЧВ креветок в пище *A. varidens* уменьшается почти в 3 раза. Кроме того, *A. varidens* в водах Намибии сильнее связан с субстратом: по частоте встречаемости на первом месте находится 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 количества (до 33 экз.) убеждают нас, что мы имеем дело с пасущимся хищником. А величина коэффициента Фроермана, близкого к 3, заставляет заподозрить, что *A. varidens* вообще хищник-собирающий!

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

Возможно, одна из загадок 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 (при их исключении коэффициент принимает величину 2,36). Следовательно, его можно объяснить большой доступностью разнообразной пищи. Поэтому мы все же относим *A. varidens* преимущественно к бентофагам, креветкоедом, по способу охоты в основном 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 было показано выше).

### ***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, о-вов Зеленого Мыса, Гвинеи-Бисау, у берегов 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; Lagardère, 1971; Crosnier, 1978; Perez Farfante, Kensley, 1997).

Лагадер (Lagardère, 1977) по результатам исследования небольшого количества желудков указал, что в них у *A. antennatus* встречаются донные и пелагические жертвы (различные ракообразные и эррантные полихеты) и предположил, что для этого вида характерна ночная активность. Картеc и Сарда (Cartes, Sarda, 1989; Cartes, 1994) изучали питание *A. antennatus* из вод Каталонии (Северо-Восточная Испания) на глубинах 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.); 3) 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 отнесены к типично донным или даже зарывающимся видам. Кроме того, встречаются эуфаузииды, в том числе *Meganycitiphanes norvegica*, и рыбы. Пищевые объекты, встречающиеся редко, относились, как правило, ко 2-й и 3-й категориям. Несмотря на это, Картеc 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 Картеc (Cartes, 1994) возрастает, в том числе, например, фораминифер (*Globigerina* — пелагического происхождения, на дно попадающие в мертвом состоянии — *прим. авт.*), 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 го-

ризонтах 200–10 м (Степаньянц, 1967), батипелагические креветки, амфиподы-гиперииды (*Phrosina semilunata*, *Vibilia armata*), и особенно крылоногие моллюски (Pteropoda), которые буквально встречаются в каждом желудке креветок (Картеc их относит почему-то к неподвижным жертвам).

Наш материал был собран в рейсе НИС «Витязь» 25–26.11.1988 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 три желудка, которые принадлежали двум самкам с длиной 116 и 166 мм, 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 раковинок), а также детрит, спикулы стеклянных губок и песчинки. Это хорошо соответствует вышеприведенному описанию.

Несмотря на некоторую противоречивость описания Картеc и Сарда, 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 — Valores climatológicos normales. Valencia // 2015), имеет мало развитую речную сеть и, следовательно, слабый береговой сток и относительно малое количество выносимого в море детрита.

### ***Aristeopsis edwardsiana* (Johnson 1867)**

(Таксономический статус по Perez Farfante, Kensley, 1997)

*Aristeopsis edwardsiana*, как и другие представители семейства Aristeidae, — придонный вид. Соответствующие морфоанатомические особенности, характерные для придонных видов (заметно недоразвитые 4–5 переоподы, 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, Аравийском море, центральной части океана, в Андаманском море, у Суматры, Японии, в Южно-Китайском море, юго-восточной Австралии, Океании. Неизвестен 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 соответственно (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 и в меньшей степени более мелкими ракообразными (в том числе *Meganictyphanes norvegica*) и головоногими (Lagardère, 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) в пищевом комке полностью доминировали ракообразные (к сожалению, не идентифицированные автором статьи) — 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 с пищей.

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. 47) охватывает представителей 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 то, что наблюдается у *A. varidens*. По обоим показателям в пище доминируют креветки и рыбы. Амфиподы и головоногие моллюски — сопутствующие объекты питания. Все остальные пищевые объекты относятся к разряду случайной или спорадической пищи. Таковы, например, Decapoda Reptantia: они изредка составляют даже 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. 48), доминируют *Nematocarcinus africanus* и креветки семейства Pandalidae (*Plesionika*). Значительная их часть — донные формы, их размеры составляют 30–50% размеров *A. edwardsiana*. Меньше придонных и батипелагических видов (*Gennadas* sp., *Benthesicymus bartletti*, Sergestidae).

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. Поскольку отолиты не определенных до вида рыб из желудков *A. edwardsiana* были примерно таких же размеров, можно считать, что он питается мальками и мелкими видами

Состав пищи у креветки *Aristeopsis 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
неполнохвостые раки	3,5	1,5
эвфаузииды	2,4	1,1
лангуст	1,4	—
омар	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
Шетинкочелюстные	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	—

Пищевые объекты	Частота встречаемости в желудке, %	Значение в объеме, пищевого комка, %
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	

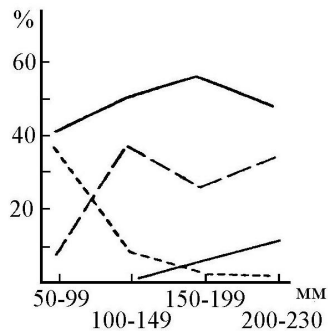


Рис. 65. Онтогенетическая изменчивость состава виртуального пищевого комка креветки *Aristeopsis edwardsiana* (обозначения — как на предыдущем рисунке)

рыб. Среди головоногих моллюсков — кальмары *Abralia veranyi* и молодь *Illex coindetii*. Амфиподы представлены преимущественно гаммаридами (до 20–24 экз. в одном желудке); как правило, они перекушены. Фораминиферы встречаются иногда десятками в каждом желудке, но их доля в пище ничтожна, хотя они попадаются в 6 раз чаще, чем песок.

Онтогенетическая изменчивость питания *A. edwardsiana* (рис. 65) осуществляется переходом от потребления преимущественно креветок и амфипод к поеданию, в дополнение к креветкам, рыб и головоногих моллюсков. С увеличением размеров 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*, жертву хищник использует не целиком. По отношению к более крупной добыче (креветки, кальмары, рыба) ведет себя как нападающий, а мелкой (например, амфиподы), как пасущийся хищник. Черты нападающего хищника у него выражены ярче, чем у *A. varidens*, что проявляется и в меньшей величине коэффициента Фроермана (2,70).

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

### *Austropenaeus nitidus* (Risso, 1827)

(Таксономическое положение — по Pérez 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 Уолтерс, у о-вов Сен-Поль и Амстердам, и Бассовом проливе между Австралией и Тасманией. Обитает на глубинах 500–1500 м (Буруковский, 2009; Pérez Farfante, Kensley, 1997).

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 Уолтерс (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, но 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 выделяются обрывки тел амфипод и креветок, оперкулюмы гастропод (0,5 и 1,5 мм), большое количество фораминифер, число которых в некоторых желудках достигает сотен, а мелких фораминифер — многих сотен экземпляров. Среди них абсолютно преобладают донные виды. Глобигерины, обитающие в планктоне, встречены лишь однажды. Среди прочих обращают 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.

Попадали в желудках и обрывки хитина, однако они не имели того обтрепанного, частично мацерированного облика, что обычен

Таблица 48

Роль креветок в питании *Aristeopsis edwardsiana*

Таксономический статус	В % от всех видов	Виды	В % от всех видов
Подотряд Dendrobranchiata			
Надсемейство Penaeoidea	10,2		
Семейство Penaeidae	5,1	<i>Aristeus varidens</i>	0,8
		<i>Benthescymus bartletti</i>	0,8
		<i>Gennadas</i> sp.	0,8
Семейство Solenoceridae	0,8	<i>Hymenopenaeus chacei</i>	0,8
		Прочие	1,9
Надсемейство Sergestoidea		<i>Robustosergia robusta</i>	0,8
Семейство Sergestidae	5,1	<i>Sergestes</i> spp.	3,4
		Прочие	0,9
Подотряд Pleocyemata			
Инфраотряд Caridea	89,8		
Семейство Acanthephyridae	2,5	<i>Acanthephyra</i> spp.	2,5
Семейство Oplophoridae	0,8	<i>Systellaspis</i> sp.	0,8
Семейство Pasiphaeidae		<i>Pasiphaea</i> sp.	0,8
		<i>Psathyrocaris infirma</i>	0,8
Семейство Nematocarcinidae	37,3	<i>Nematocarcinus africanus</i>	37,3
Семейство Pandalidae	33,9	<i>Parapandalus brevipes</i> ?	0,8
		<i>Plesionika carinata</i>	0,5
		<i>Plesionika</i> sp.	12,7
		Прочие	11,9
Семейство Crangonidae		<i>Crangonidae</i> gen. spp.	1,7
Прочие	12,0		

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 имеются как донные (фораминиферы, амфиподы, полихеты, брюхоногие, офиуры, некоторые креветки и прочие), так и пелагические объекты питания (часть креветок, крылоногий моллюск, копеподы), но донные объекты встречаются чаще.

По частоте встречаемости (табл. 49) среди всех прочих компонентов пищевого комка полностью доминируют фораминиферы, попадаясь практически в каждом желудке (ЧВ 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. ЧВ последних в желудках *A. nitidus* значительно меньше (25,0 и 1,8% соответственно), чем фораминифер.

Таблица 49

Состав пищи у креветки *Austropenaeus nitidus*

Объекты питания	ЧВ, %
Фораминиферы	83,3
Амфипода	37,5
Креветки	35,7
Рыба	28,6
Гастропода	26,8
Птеропода (Каринария)	21,4
Щетинкочелюстные	14,3
Копепода	12,5
Полихета	12,5
Эуфаузида	8,9
Книдарии	7,1
Морской еж	7,1
Студенистые шары	7,1
Кальмар	5,4
Яйца беспозвоночных	3,6
Краб	3,6
Офиура	3,6



Объекты питания	ЧВ, %
Остракода	3,6
Радиолярии	1,8
Танаидацеи	1,8
Изопода	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

Следующая группа жертв встречается реже в 2–4 раза. Сюда входят креветки, амфиподы, рыба и каринария. 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-собираателей. Вероятно, *A. nitidus* сочетает в себе черты хищника-бентофага, который может питаться и планктонными животными, сочетая способы охоты нападающего и пасущегося хищников. Несмотря на недостаток материалов, обнаруживается сходство в составе пищи с другими креветками, относимыми нами к этой жизненной форме.

### Семейство Pasiphaeidae

#### *Psathyrocaris infirma* Alcock & Anderson 1894

*Psathyrocaris infirma* встречается в Индийском океане от Аденского залива и берегов Восточной Африки до южных районов океана, и в Андаманском море. В Атлантическом океане известен из Мексиканского залива и у западноафриканского побережья от Бискайского залива и Мавритании (наши данные, табл. 3) до Анголы (Holthuis, 1951; Pequegnat, 1970; Crosnier, Forest, 1973; Буруковский, 1978, 1980;

Буруковский, Роменский, 1995). Считается, что обитает на глубинах 900–2000 м, но в водах Западной Африки 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 особями.

Лагардер (Lagardère, 1976) в Бискайском заливе исследовал содержимое восьми желудков *P. infirma* 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°25'6 ю. ш.; 12°48' в.д., глубина 500–480 м) и 31.01.1983 г. (21°09'3 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 (общая длина) 41–57 мм (три самца и четыре преднерестовые самки).

В пяти желудках были найдены остатки копепод. В одном из них (почти полном) копеподы составляли 100% (три совершенно целых, съеденных только что, и как минимум две полупереваренных). Длина тела копепод (без фурки) 2–5 мм. Это были *Pleuromamma* sp., *Aetidopsis carinata* (♀), *Eucalanus elongatus* (♀) и *Euchirella* sp. (*Pseudochirella* sp. —?). Последние три 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, занимавший 10–30% от объема желудка.

На данном уровне изученности можно отнести *P. infirma* к планктофагам, пасущимся хищникам, которые, однако, могут собирать пищу и непосредственно со дна.

Мы дважды находили остатки этого вида в желудках рыбы *Merluccius polli* (Буруковский, 2009).

Поскольку большинство придонных видов оказались принадлежащими к семейству Aristeidae, за основу обсуждения примем именно их. Семейство Aristeidae хорошо выделяется среди не только пенеонидных, но и прочих креветок своим обликом. Он недвусмысленно свидетельствует о пелагическом образе жизни его представителей. Об этом говорят относительно слабо кальцифицированные покровы, заметно редуцированные роострум (сильнее всего у самцов) и особенно последние две пары переопод. Они настолько утончены по сравнению с клешневыми переоподами, что не оставляют сомнения: такими переоподами 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 переопод, но у первого рода — плеоподы 2 и 3, а 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 самец *Hepomadus tener*. Гори была представлена глубоководная цветная фотография, на которой видна крупная особь *Plesiopenaeus armatus* непосредственно над дном.

Некоторые авторы вообще считают аристеид донными животными (Roberts, Pequegnat, 1970; Crosnier, 1978). И действительно, промысловый вид Средиземного моря *A. antennatus* ловят донными тралами. Однако 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). Исходя из этого, мы и отнесли 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).

Семейство Aristeidae невелико. В него входят девять родов с 26 видами (De Grave, Franssen, 2011). Большая часть видов (среди них те, состав пищи которых описан выше) — обитатели кромки шельфа и верхней части материкового склона. Но имеются два рода (*Hemipenaeus* и *Hepomadus*) и отдельные виды в родах *Plesiopenaeus* и *Pseudaristeus*, которые живут в абиссали на глубинах две с половиной и более тысяч метров (De Grave, Franssen, 2011).

Наши данные относятся к видам первой группы. Они питаются на кромке шельфа преимущественно донными, но также бенто-пелагическими, придонными и пелагическими креветками. Самые крупные особи, однако, теряют связь со дном, переходя на питание пелагическими жертвами (кальмарами и рыбой).

Состав пищи абиссальных видов почти не изучен. Имеются лишь отрывочные сведения в работе Гори (Gore, 1985). Им были исследованы

желудки трех видов креветок семейства Aristeidae с абиссальных глубин так называемого Венесуэльского бассейна Карибского моря.

У четырех экземпляров креветок *Hemipenaeus 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. Следовательно, креветка питалась на дне.

У *Hepomadus 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 клешнеобразных ног каких-то крабов (возможно, из семейства Xanthidae или Goneplacidae). В желудках других исследованных креветок найдены остатки ракообразных (кусочки 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 особей *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 (*Syringodium*) с обрывками ризомов и листовых пластинок. Креветки, несомненно, питались на дне, и явно достаточно свежим аллохтонным детритом.

Итак, мы имеем данные о содержимом желудков девяти видов креветок семи родов из девяти. Все они придонные или придонно-пелагические. Те из них, что обитают в основном на кромке шельфа и верхней части материкового склона до глубин 800–1000 м, тесно связаны с дном, питаются преимущественно донными и бенто-пелагическими креветками, а на поздних стадиях онтогенеза переходят в толщу воды и охотятся на пелагических жертв (кальмаров и рыбу). Абиссальные виды, судя по имеющимся отрывочным данным, питаются детритом и облигатно донными объектами (например, губками и крабами). Образуется что-то вроде «вилки», один зубец которой направлен в пелагиаль, а другой — в бентос абиссали. Это своеобразный «слепок» с тех эволюционных тректорий, которую прошли придонные креветки после того, как миновали кромку шельфа и верхнюю часть склона (подробнее — ниже).

## 6. Батипелагические креветки

### Семейство Acanthephyridae

#### *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. На западе *A. pelagica* встречается от Девисова пролива до Бермудских о-вов (Chase, 1940; 1947), то есть примерно от 60° до 30° с. ш. В открытом океане, между 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.: Hargreaves, 1984). Собственно в Восточной Атлантике самая северная находка *A. pelagica* — Бискайский залив (47°24 с. ш.: Abbes, Casanova, 1973). Кроме этого, она обитает в Средиземном море (Zariquiey Alvarez, 1968; Udekem d'Acoz, d', 1999). Далее на юг она не была нами встречена в водах Марокко (Буруковский, 1980), хотя Лагардер (Lagarde, 1971), ссылаясь, правда, на других авторов, указывает на ее находки здесь. Но уже в водах Западной Сахары (24–21° с.ш) она довольно обычна (Буруковский, 1982), так же, как в водах 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 феврале-марте 1981 г., характеризующемся 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 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 (Wasmer, 1986), а также южнее Австралии (Iwasaki, Nemoto, 1987). Здесь она обитает от субтропиков (33° ю. ш.) до Субантарктики (66° ю. ш.) (Wasmer, 1986; Буруковский, Андреева, 2010).

*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 совершающие миграции в мезопелагиаль.

В районе Североатлантической субтропической конвергенции, который можно считать центром атлантической части ареала вида, материал был собран в рейсе польского НИС «Профессор Седлецкий» к северу и востоку от Азорских о-вов в районе, ограниченном координатами 55–30° с. ш., 2–35° з. д., в августе-сентябре 1984 г. (103 лова разноглубинным тралом для лова светящихся анчоусов и других мелких батипелагических гидробионтов; исследовано 766 экземпляров *A. pelagica*). Пища обнаружена в 623 желудках, 181 из них был полным (Буруковский, Андреева, 2010). Кроме этого, было исследовано 440 желудков креветок, собранных в 2004 г. в этом же районе во время работы международной экспедиции MAR-ECO-2004 (в 374 желудках была пища, 160 из них были полными (Burukovsky, Falkenhaus, 2015)).

В водах северо-западной Африки материал был собран в нескольких рейсах научно-исследовательских и научно-поисковых судов Запрыб-промразведки. В рейсе НИС «Белогорск» — в водах Западной Сахары (31.10–11.11.1980 г., 23°35'–21°03' 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 Североатлантической субтропической конвергенции, поскольку она получена на достаточно большом материале (Буруковский, Андреева, 2010).

Размеры креветок (ДТ) колеблются от 25 до 104 мм. Ювенильные (особи, лишенные визуально определяемых 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 в 1984 г., креветка нерестилась. Пополнение популяции приходится на сентябрь. Вылупление личинок происходит на глубинах более 1000 м, затем, по мере роста

и дифференциации полов по внешним половым признакам, они поднимаются на глубины 700–800 метров, 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 метров. Разноразмерные и разновозрастные креветки совершают вертикальные онтогенетические миграции по-отдельности (Буруковский, Андреева, 2010).

Рое (Roe, 1984 — цит. по Cartes, 1993) описал состав пищи этого вида в северо-восточной Атлантике, а Картес (Cartes, 1993) — из западного Средиземноморья.

В водах Североатлантической субтропической конвергенции во время наших исследований креветка активно питалась в ночные часы. В период с 20 до 0 часов, за который имеются наиболее представительный материал для сравнения, наполнение желудков у креветок с глубин 500–700 м и 800–1000 м отличалось незначительно. В водах северо-западной Африки траления велись преимущественно в дневное время, поэтому было меньше креветок с полными желудками в материале из этого района.

Форма фрагментов жертв, обнаруженных в полных желудках у *A. pelagica*, позволяет предположить, что она типичный хищник. Это, как правило, довольно крупные фрагменты тел. От ракообразных остаются не только обрывки панциря, но и мягкие ткани. Съеденная рыба в желудках встречается в виде фрагментов мягких тканей и скелета. Остатки рыбы в желудках *A. pelagica* относятся к представителям семейств Gonostomiidae, Melamphaidae и Myctophidae. Диаметры хрусталиков глаз съеденных рыб составляют 0,1–0,8 мм, преимущественно 0,4–0,6 мм, отоциты имеют длину 0,3–0,9 мм, диаметр чешуи 0,9–2,2 мм. В желудках, как правило, присутствуют остатки одной особи, лишь один раз — двух. Среди них, в частности, были определены до рода или вида по чешуе, отоцитам и форме челюстей *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. Кроме них, дважды были найдены остатки *Poromitra* sp.(?). Чаще всего встречались фрагменты рыб из рода *Cyclothone*. Они были найдены в желудках креветок, пойманных в 2004 г. в разных районах над Срединно-Атлантическом хребтом (САХ). Здесь встречаются четыре вида: *C. microdon*, *C. braueri*, *C. pseudopallida* и *C. pallida* (Sutton et al., 2008). Первые два относятся к доминантным видам ихтиоцены мезо- и батипелагиали. Их численность на глубинах менее 1000 м в некоторых районах САХ составляет около 20 % от общей численности пелагических рыб на глубинах более 750 м. *C. microdon* в северной части САХ составляет 88 % от общей численности пелагических рыб. Средняя масса *C. microdon* варьировала от 1.1 до 2.4 г (Sutton et al.,

2008). Вероятнее всего, именно этот вид и был одной из главных жертв *A. pelagica*.

Креветки представлены видами из семейств Sergestidae, Benthosicyimidae (*Gennadas* sp.), Acanthephyridae (*Acanthephyra* sp.), Oplophoridae (*Oplophorus spinosus*) и Pandalidae (*Stylopandalus richardi*). В пищевом комке встречались фрагменты одной особи. Из эуфаузиевых найдены *Thysanopoda* sp., *Nematoscelis* sp. и *Meganycitiphanes norvegica* (Буруковский, 2009). Найденные в питании мизиды относились к семейству Eucopiidae (*Eucopia* sp.). Среди амфипод были встречены представители подотряда *Hyperiida*, в том числе семейства Phronimidae. И те и другие ракообразные представлены в желудках, как правило, единичными особями, но иногда встречались по нескольку пар жевательных отростков мандибул эуфаузиид (до 7, т. е. остатки 4 особей). Возможно, что, охотясь на мелких рачков, *A. pelagica* может себя вести как пасущийся хищник. Но не исключено также, что жевательные придатки мандибул остались от предыдущего акта питания.

Среди веслоногих рачков в желудках *A. pelagica* преобладают *Oncaea* (*O. venusta*) и *Pleuromamma* sp. Длина рачков примерно 1 мм. Их количество варьирует от 1 до 20 особей (единственный раз). Единжды попались остатки крупной хищной копеподы (~1.5–2 мм — *Pareuchaeta* sp. —?). Остатки кальмаров, поддающиеся определению, принадлежали представителям семейства Euploteuthidae. Чаще всего в желудках встречаются целые клювы или их фрагменты размерами 0,5 мм, и хрусталики глаз диаметром 0,45–0,75 мм. Это говорит о том, что головоногие действительно служат объектами питания *A. pelagica*, а не пойманы уже в трале. Среди прочих пелагических моллюсков нужно отметить Heteropoda (*Carinaria* sp.). Они характеризуются своеобразными радилярными зубцами, длина которых варьировала от 0,2 до 0,7 мм.

Chaetognatha, лишенные скелетных образований, вероятно, очень быстро подвергаются лизису, и обычно обнаруживаются по своим челюстным щетинкам. Их длина варьирует 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 их промеров из планктонных ловов).

Cnidaria обычно представлены книдоцистами, но дважды в желудках были обнаружены эвдоксии Siphonophora.

Наряду с относительно крупными жертвами, в желудках попадаются очень мелкие объекты питания. К ним относятся радиолярии, фораминиферы, тинтинниды и даже отдельные диатомовые. Как правило, они встречаются единично, но по одному разу было найдено 10 радиолярий диаметром 0,25–0,5 мм и около 30 тинтиннид примерно таких же размеров. Мы предполагаем, что они были съедены какими-то жертвами *A. pelagica*. Самец эктопаразитического равноногого рака из семейства Bopyridae и веслоногий рачок *O. venusta* (Crustacea, Copepoda), которая

по своему способу питания фактически тоже эктопаразит, вероятно, попали в желудок креветки вместе со своими хозяевами (например, рыбой). Поскольку эти две группы объектов питания оказались лишь косвенными жертвами *A. pelagica*, мы их относим к транзитным объектам питания (Nigmatullin, Toporova, 1982).

Остатки прочих объектов питания (см. табл. 50) не настолько выразительны. Но и перечисленного выше достаточно, чтобы охарактеризовать *A. pelagica* как хищника.

Еще одним компонентом питания можно считать неопределимые до какого-либо таксона остатки. Их можно подразделить на две группы. К первой мы относим остатки не идентифицированных ракообразных. Они представлены щетинками, очень мелкими обрывками хитина и другими фрагментами, не несущими какие-либо специфические признаки. Вероятно, это остатки личиночных форм с нежными покровами, легко разрушающимися в желудке. Они встречаются очень редко (0,2–3,6%), но в отдельных желудках попадались в больших количествах, занимая более половины их объема.

Вторая группа неидентифицированных остатков представляют собой плотно спрессованные комки, обычно черного цвета, которые встречаются в задней части кардиального отдела практически пустых желудков, а также рыхлую детритоподобную массу светло-серого или буро-красного цвета. Эта масса встречается преимущественно в желудках с баллом наполнения 2 или в полных желудках, часть пищи в которых уже несет следы воздействия пищеварительных ферментов. Первые мы считаем неусвояемыми остатками от предыдущего акта питания, а вторые, видимо, представляют собой ткани съеденных жертв, частично подверженные лизису.

По частоте встречаемости все жертвы, найденные в желудках *A. pelagica*, можно разбить на следующие группы. Главный объект питания — рыбы, встречающиеся почти в каждом желудке (ЧВ 80–83,9%). Следующая группа — эуфаузииды — значительно уступает им (32,3–42,5%). Chaetognatha, Copepoda и креветки (а в 1984 г. также Cnidaria), имеющие частоту встречаемости более 5%, могут быть отнесены ко второстепенным, а большинство остальных (см. табл. 2), вероятно, случайные объекты питания.

В реконструированном (виртуальном) пищевом комке тоже полностью доминирует рыба. Она составляет 49,8–61,2% объема пищевого комка, то есть занимает примерно его половину. Эуфаузииды и здесь находятся на втором месте (22,1–15,8%), а креветки — на третьем (10,8–10,1%). Эти три группы жертв занимают 86,1–90,7% объема виртуального пищевого комка. Все прочие жертвы, которые занимают какую-то, пусть даже небольшую часть объема виртуального пищевого комка, можно считать спорадической, то есть нерегулярно встреча-

ющейся, добычей, которая, следовательно, время от времени может играть существенную роль в питании *A. pelagica*.

Суммарный  $I_T$  составляет 95,3–85,5%, то есть почти в каждом полном желудке имеется пищевой объект, занимающий более 60% его объема. Это относится и к спорадическим жертвам. Такое явление характерно для нападающих или пасущихся хищников (Буруковский, 2009). Судя по форме пищевых остатков, описанных нами выше, *A. pelagica* может быть отнесена к первым, но коэффициент Фроермана у этого вида приближается к 2 (1,82–1,93), что обычнее для пасущихся хищников (Буруковский, 2009) Об этом же свидетельствует и распределение частоты встречаемости порций пищи в полных желудках (рис. 54).

Но за исключением копепод все жертвы *A. pelagica* — макропланктонные или микронектонные животные, питающиеся зоопланктоном. По способу охоты его можно отнести преимущественно к нападающим хищникам. Следовательно, *A. pelagica* — нападающий макропланктонный и микронектонный хищник, в первую очередь охотящийся на мелких мезопелагических рыб.

Питание *A. pelagica* в районе Северо-Атлантической субтропической конвергенции) было нами исследовано в августе-сентябре 1984 г. В это время происходил нерест креветок. В сентябре к нему добавилось пополнение популяции неполовозрелой молодью (Буруковский, Андреева, 2010). Из-за ее присутствия диапазон размерного состава креветок стал значительно шире. В 2004 г. сбор материалов проводился в июне. В этот период в районе исследования были встречены лишь две яйценосные особи. Наиболее продвинутые половозрелые самки находились в преднерестовом состоянии. Возможно, поэтому в 1984 г. лишь 18,9% креветок имело полные желудки, тогда как в 2004 г. — почти в 2 раза больше (36,4%), потому что готовящиеся нереститься креветки питались активнее, чем недавно отложившие яйца на плеоподы (Burukovsky, Falkenhauer, 2015).

Несмотря на довольно сильные отличия в географических, батиметрических и биологических параметрах исследованных в 1984 и 2004 гг. креветок, отличия в составе их пищи можно назвать непринципиальными. Действительно, наиболее часто встречающиеся жертвы (рыба, эуфаузиида и щетинкочелюстные) по частоте встречаемости отличаются несущественно, креветки, ЧВ которых варьирует относительно больше, занимают практически одинаковую часть объема в виртуальном пищевом комке (10,8 и 10,1%). Наибольшие различия в составе пищи *A. pelagica* между 1984 и 2004 гг. приходится на спорадические жертвы. А преобладание в питании креветок в 1984 г. Cnidaria и Copepoda по сравнению с 2004 г. объясняется большим количеством в уловах ювенильных креветок, у которых Cnidaria и Copepoda играют в питании значительно более важную роль, чем у половозрелых особей (Burukovsky, 2009).

Можно заключить, что рыба, эуфаузииды и креветки — облигатно доминирующая пища половозрелой *A. pelagica* в районе САХ. Она встречается практически в каждом желудке, доминируя в них и составляя более 80 % виртуального пищевого комка.

На материковом склоне западной Африки список жертв *A. pelagica* меняется, но не так уж сильно (табл. 50), в первую очередь в результате появления в желудках сугубо донных объектов питания (остатки брюхоногих и двустворчатых моллюсков, полихет, Апомига, донных фораминифер), а также песчинок, каких-то обломков карбонатного состава и даже детрита, который у одной креветки заполнял желудок целиком.

В какой-то степени сменился и видовой состав объектов питания. Это прежде всего заметно по креветкам. На смену батипелагической *Stylopandalus richardi* явилась бентопелагическая *Plesionika carinata*. У мизид вместо представителей семейства Eucorpiidae 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 частностей, 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. ЧВ, доля в объеме пищевого комка и ЧД эуфаузиид упала, соответственно, в 2,5, 4,8 и 4,9 раз, а у креветок все наоборот: возросли в 3,8, 3,7 и 3,2 раза соответственно. 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 (см. табл. 36). 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 Mucrophiidae и Gonostomiidae.

Трудно что-либо сказать о роли щетинкочелюстных, которые очень редко попадают целиком, как правило, лишь в виде следов своего присутствия (околоротовых щетинок). Но, вероятнее всего, они вместе с сифонофорами и каринарией не могут претендовать более чем на третье место в пищевом спектре *A. pelagica*. Все остальные жертвы — лишь случайны.

Вероятнее всего, у ювенильных креветок с размерами тела менее 25 мм в пищевом комке играют существенно более важную роль копеподы. Не случайно у среднеразмерных особей (55–70 мм) эуфаузииды

Состав пищи у креветки *Acanthephyra pelagica*

Объекты питания	Спектр питания					
	Частота встречаемости, %		Виртуальный пищевой комок, %		Частота доминирования, %	
	САКС	СЗА	САКС	СЗА	САКС	СЗА
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	—	—
Мизиды	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 Североатлантической субтропической конвергенции; СЗА — материковый склон Северо-западной Африки.

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 *Meganycitaphanes 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 семейств Mystophidae и Gonostomiidae.

Подобные же результаты были получены Картес (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 эуфаузиида. 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 ЧД — 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 на рыб и креветок в толще воды, но при попадании на материковый склон способна охотиться и у дна. Однако при охоте на мелкую добычу способно использовать способ охоты пащевого хищника (например, при охоте на эуфаузиид).

#### ***AcanthePHYra acanthitelsonis* Spence Bate 1888**

*AcanthePHYra acanthitelsonis* встречается лишь в Атлантическом океане. На западе — от Бермудских (32°24' с. ш.) до Багамских островов (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 пелагическо-

го трала АК-Самышева 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. ЧВ 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, т. е. 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 ЧВ вида резко возрастает с глубиной, достигая с глубины 500 м 100 % — и осенью, и летом, тогда как доля в уловах, тоже 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 встречается 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 ниже-мезопелагический вид. Наши данные не противоречат этому.

Основная часть материала была собрана в рейсах: НИС «Профессор Штокман», ст. 1554, 21.04.1985 г., 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 г., 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 г., 01.22–02.22, ГМ 1500 м, ГЛ 200 м, 1 самец, 1 самка; ст. 1562, 22.04.1985 г., 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 г., 21.51–22.51, 23°41' ю. ш., 11°57' в. д., ГМ 2750–2780, ГЛ 200 м, 2 самки; ст. 1628, 04.05.1985 г., 03.28–04.28, ГМ 1080–940, ГЛ 200 м, 2 самки; ст. 1635, 05.05.1985 г., 03.28–04.28, 23°13' ю. ш., 11°49' в. д., ГМ 2800–2660 м, ГЛ 500 м, 4 самца, 10 самок; ст. 1636, 05.05.1985 г., 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 г., 23.20–00.20, 25°09' ю. ш.,

13°09' в. д., ГМ 1745–1690 м, ГЛ 200 м, I самец, 2 самки; 18.01.1986 г., 01.15–02.15, 25°01' ю. ш., 13°13' в. д., ГМ I590-I410 м, ГЛ 500 м, I самец, I самка; ст. 4936, 23.01.1986 г., 21.35–22.35, 20°51' ю. ш., 12°11' в. д., ГМ 715–690 м, ГЛ 200 м, I самец; 19.20–20.20, 20°52' ю.ш., 12°08' в. д., 730–732 м, ГЛ 2 самца; ст. 4941, 26.01.1986 г., 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 г., 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 относительно невелика (около 30%), а летом достигла 60%. Среди половозрелых особей и осенью, и летом преобладает 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 в течение лета 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.

19 самок несли на плеоподах яйца, у 16 (более 80%) они была на первых двух стадиях эмбрионального развития, т. е. это недавно отнерестившиеся креветки. Яйца имеют размеры 0,7–0,9–0,9–1,2 мм. Их количество на плеоподах колебалось от 250–300 у особей с длиной тела 67 мм до I539-I913 у самок с длиной тела 85–90 мм.

Из вод Намибии исследовано 26 желудков *A. acanthitelsonis*, 17 из них было полными (табл. 51). Судя по виду пищевых остатков (обрывки частей тела различных гидробионтов) *A. acanthitelsonis* — хищник.

Состав пищи у *Acanthephyra acanthitelsonis*

Объекты питания	Частота встречаемости%	Значение в объеме пищевого комка
Рыба	92,1	48,2
Креветка	46,1	41,8
Щетинкочелюстные	26,9	1,2
Кальмар	23,1	5,9
Копепода	11,6	0,6
Эуфаузида	7,7	1,7
Крылоногий	3,8	—
Гастропода	3,8	—
Мегалопа краба	3,8	-
Водоросли	15,4	-
Неопределенные остатки	7,7	0,6
Всего желудков	26	17
Коэффициент Фроермана	2,34	

В ее питании по ЧВ 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, 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 ихтиоцена. Креветки в питании *A. acanthitelsonis* тоже, вероятно, молодь. Это представители семейств Sergestidae, Acanthephyridae (*Acanthephyra kingsleyi*, *Acanthephyra* sp.), Pandalidae (*Parapandalus brevipes*). Все они пелагические или бенто-пелагические (как последний) виды. Кальмары из желудков *A. acanthitelsonis* относятся к пелагическому семейству Enoploteuthidae.

Следовательно, *A. acanthitelsonis* — пелагический хищник, который, судя по тому, что часто в его 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, это делать не может. Об этом говорит то, что в желудках креветок этого вида, пойманных донным тралом, не были встречены песчинки, донные фораминиферы и другие компоненты, которые могли бы свидетельствовать о контактах с дном.

### *Acanthephyra kingsleyi* Spence Bate 1888

*Acanthephyra kingsleyi* встречается в Восточной Атлантике, где в донных уловах она попадает от 17° с. ш. до 18° ю. ш.. Следовательно, она эндемик Западноафриканской тропической зоогеографической области. У Намибии, то есть за пределами этой зоогеографической области (17°36'–20°51' ю. ш.), *A. kingsleyi* известна только из пелагических ловов (Буруковский, 2011). Сведения о глубинах обитания противоречивы. По литературным данным она 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 ее доля в уловах выше на меньших глубинах, чем у *A. acanthitelsonis*. В водах Намибии, где сбор материала проводился тралом АК-Самышева, *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 г., 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 г., 17.10–18.10, ГЛ 500 м, 2 самка ДТ 62 и 60 мм, 1 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, 1 самка 61 мм.

Из этого района было исследовано содержимое желудков у 22 креветок. 16 из них были полными. Кроме этого, были 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°11'8 з. д., глубина 807–835).

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 две 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 экз., *Gennadas* sp., *Plesionika carinata*, *Parapandalus brevipes*, то есть пелагические или бенто-пелагические 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 молодь.

В водах Намибии (табл. 52) в желудках *A. kingsleyi* полностью доминировали эуфаузииды: 90,9% — ЧВ и 91,9% — доля в объеме пищевого комка. На втором месте находится рыба (40,9%), но она составляет лишь 3,7% объема пищевого комка. Фактически все остальные жертвы выступают в роли случайных объектов питания. Это, конечно, следствие небольшого объема материала, анализ которого дает представление о некоей 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 Североатлантической субтропической конвергенции, где все они обязательно питаются *Meganycitaphanes norvegica*.

Это впечатление подкрепляется материалами из вод Либерии. В этом районе (табл. 52) в пищевых комках чаще всего встречаются остатки рыбы и креветок. Они представлены пелагическими или бенто-пелагическими видами. Среди креветок — это *Parapandalus brevipes* и *Sergestes* sp., среди рыб — остатки каких-то Mucrophidae. Им сопутствуют остатки эноплотеутидных 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, когда она находится в местах стыка горизонтов ее обитания с субстратом.

Коэффициент Фроермана практически не изменился, зато уменьшилась суммарная ЧД и расширилось количество доминирующих в пищевом комке жертв.

*A. kingsleyi* можно считать микронектонным нападающим хищником, но относительно высокий для этого коэффициент Фроермана позволяет предположить, что она может быть и пасущимся хищником.

## Семейство Pasiphaeidae

### *Pasiphaea semispinosa* Holthuis 1951

*Pasiphaea semispinosa* обитает в западноафриканских водах от 21°30' с. ш. до 29° ю. ш. Она встречается вдоль берегов Западной Сахары, Мавритании, Сенегала, Гвинеи (Биссо), 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

Состав пищи у *Acanthephyra kingsleyi* в водах Намибии и Либереи

Объекты питания	Частота встречаемости, %		Значение в объеме пищевого комка, %		ЧД, %	
	Намибия	Либерия	Намибия	Либерия	Намибия	Либерия
Эуфаузида, из них: <i>Nematoscelis megalops</i>	90,9 50,0	4,8	91,9 51,9	2,9	94,1	6,4
Рыба	40,9	76,2	3,7	40,0	—	16,1
Копепода	31,8	—	0,6	—	—	—
Щетинкочелюстные	22,7	19,1	—	—	—	—
Креветка	13,6,	76,2	2,5	39,1	—	25,8
В том числе:						
<i>Plesionika carinata</i>	4,5	—	—	—	—	—
<i>Robustosergia robusta</i>	4,5	—	2,3	—	—	—
Сифонофоры	9,1	—	1,3	—	—	—
Кальмар	9,1	—	—	—	—	—
Мизида	2,4	—	—	—	—	—
Брюхоногие моллюски	2,4	—	—	—	—	—
Фораминаферы	2,4	—	—	—	—	—
Нематоды	4,8	—	—	—	—	—
Всего желудков	22	42	16	31	16	31
Коэффициент Фроермана	2,18		2,22			54,7

эндемик Западноафриканской Тропической зоогеографической области (Буруковский, 1998).

У Намибии она, однако, заходит далеко на юг от 17° ю. ш. (Буруковский, 1998; Буруковский, Роменский, 1985; Barangé, 1989; Macpherson, 1983, 1988, 1991), то есть за пределы зоогеографической границы, которая для шельфовых видов совпадает с устьем 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 ди-

намики 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. Географически именно к ним 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 г.) распространен повсеместно, хотя частота его встречаемости в уловах донного трала уменьшается с севера на юг.

*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 придонно-пелагических креветок (*Plesionika martia*, *P. ensis*) (Буруковский, 1986; Konchina, 1989; Gibbons et al., 1994). То, что она может вести придонный образ жизни, подтверждается ее находками в желудках только крупных особей кальмара *Todarodes angolensis*, которые, как мне 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 ЧВ 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 г.) периоды (Буруковский, 2000, 2011) обнаруживается, что, независимо от сезона, и ЧВ, 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 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 (Barangé, 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 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 и подобные ей виды креветок 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. тоже 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 самцов и 576 самок). Еще одна проба была взята из улова донного трала (НПС «Гижига», 01.02.1975 г., 17°29' ю. ш.; 11°21' 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 (ДТ) 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 (Буруковский, 2000). 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

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. 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, 2009). В этой книге использованы более полные материалы последней 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 это подтвердило. В результате среднее количество пищевых объектов в желудке *P. semispinosa* равно 1,25, что типично для нападающих хищников. Об этом же свидетельствует и распределение частот встречаемости порций пищи в полных желудках креветки (рис. 66).

Среди жертв доминируют эуфаузииды (табл. 53), в первую очередь *Thysanoessa gregaria*. Они попадают почти в каждом втором желудке (ЧВ 45,7%), составляя в среднем 75,5% объема пищевого комка в полных желудках. Это, несомненно, главный объект питания. На вто-

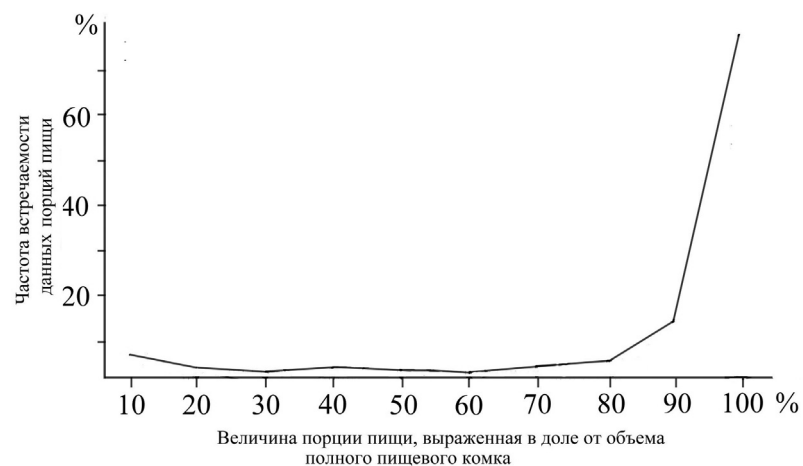


Рис. 66. Распределение частот встречаемости порций пищи в виртуальных пищевых комках *Pasiphaea semispinosa*

Состав пищи у креветки *Pasiphaea semispinosa*

Объекты питания		Частота встречаемости, %	Значение в объеме пищевого комка, %	Частота доминирования, %
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
Щетинкочелюстные		5,8	0,1	—
Амфиподы		1,6	3,0	3,4
Рыба		0,1	0,3	—
Трематоды		0,5	—	—
Фораминиферы		0,5	—	—
Икринки		0,3	—	—
Нематода		0,1	—	—
Неопределенные остатки		0,2	—	—
Количество желудков		985	166	
Коэффициент Фроермана:				97,2
— без жира		0,88		
— с жиром		1,25		

ром месте — копеподы. Они встречаются в каждом третьем желудке (ЧВ 33,3%), составляя в среднем 12,5% объема пищевого комка. Среди них преобладают *Pleuromamma* sp. Встречен также *Rhyncalanus nasutus*.

Все остальные (см. табл. 53) встречаются значительно реже, составляют ничтожную часть пищевого комка и, несомненно, служат случайными объектами питания (во всяком случае, в данном районе и в исследуемый период).

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 тоже колебалось от отдельных капель до предельного заполнения желудка. В таких слу-

чаях 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, т. е. 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 отдельных желудках возрастает. С началом развития гонады и ЧВ жира, и доля объема желудка, занимаемого им, уменьшаются. У преднерестовых особей, хотя и возрастает ЧВ 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 к охоте на эуфаузиид. В процессе этого тип охоты не меняется. И у молодых, и у взрослых в желудках попадаются не больше двух, преимущественно один экземпляр жертвы. Следовательно, данный вид в течение всей жизни ведет себя как нападающий хищник.

ЧВ жира и его количество в желудках без пищи, т. е. 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 демонстрируют явное сходство с изменением частоты встречаемости копепод. Это указывает на источник жира. Депонирование жира в желудках для обеспечения генеративного обмена достаточно типично для глубоководных представителей макропланктона и микронектона из класса Crustacea (Буруковский, 2009).

Все описанное выше позволяет заключить, что *P. semispinosa* — макропланктофаг, микронектонный нападающий хищник. Об этом же свидетельствует и коэффициент Фроермана (1,25), и кривая распределения частоты встречаемости порций пищи разной величины, представляющая собой характерную квазилогарифмическую кривую (рис. 66).

#### *Pasiphaea multidentata* Esmark 1866

*Pasiphaea multidentata* амфиатлантический вид. Встречается от фьордов Норвегии, пролива Скагеррак, Фарерских островов и пролива

Девиса до Кэйп-Кода на западе и до Рас-Нуадибу на востоке. В зимнее время в западноафриканских водах его молодь 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 (Lagardère, 1976, 1977) в пище *P. multidentata* обнаружены пелагические жертвы: креветки (*Eusergestes arcticus*), эуфаузииды (в том числе *Meganicthiphanes norvegica*, *Nematoscelis megalops*), копеподы, молодь рыб и головоногих, а также щетинкочелюстные. Вместе с тем в желудках встречаются донные 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 степень редукции ее 3–5 переопод, трудно себе представить как это она может делать.

Картес с соавт. (Cartes et al., 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, три — 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. 54) в питании креветок встречаются эуфаузииды с яйцевыми мешками (40 %) и молодь креветок *Sergestidae* (26,7 %). Молодь или мелкие виды рыб (диаметр хрусталиков около 1 мм) — на третьем месте (20 %). Единственная амфипода имела длину 7–8 мм.

Таблица 54

Состав пищи у креветки *Pasiphaea multidentata*

Эуфаузида	40,0
Креветка	26,0
Рыба	20,0
Амфипода	6,7
Фораминиферы	6,7
Количество желудков	15
Коэффициент Фроермана	1,0

В каждом желудке встречаются лишь один объект питания. Наряду с пелагическими жертвами, там присутствуют донные фораминиферы. Наконец, как и у *P. semispinosa*, имеются значительные количества жидкого жира янтарного цвета. Поэтому, исходя из наших, пусть не-

больших материалов, напрашивается вывод, что *P. multidentata* — пелагический нападающий хищник, питающийся прежде всего эуфаузидами и каким-то образом связанным с дном, возможно, охотящимся около него.

#### *Pasiphaea tarda* Kröyer 1845

*Pasiphaea tarda* — широко распространенный вид, в Тихом океане встречающийся от Берингова моря до Эквадора на глубинах 640–3130 м, а в Атлантическом океане — на западе от Ян-Майена, фиордов Норвегии, западной Гренландии и Фарерских островов до 37°59 с. ш. на западе и до Гвинеи-Бисау (10°54' с. ш.), на востоке, 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 *Meganicthiphanes norvegica*), мизид (в том числе *Pseudomma calloplura*, *Mysidetes farrani*, *Boreomysis arctica*), амфипод (в том числе *Euprimno macropus*, *Nicippe tumida*), копепод (в том числе *Pareuchaeta norvegica*, *Stenhelia* sp.). Кроме этого, встречались щетинкочелюстные, молодь головоногих, а также донные фораминиферы и песчинки.

В нашем распоряжении были 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 780–790 м; НИС «Фиолент», 27.02.1976 г., 00°29' с. ш., 12°44' з. д., глубина неизвестна). Это были взрослые особи: два самца общей длиной 125 и 140 мм и одна самка длиной 130 мм (гонада во II стадии зрелости).

90 % объема пищевого комка в одном из желудков 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 занимает креветка из семейства Orphoridae, 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 нападающим 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 Ирландском море. Встречается от поверхности до 200 м (Le Gall, L'Неггоих, 1972; Кронье, Форест, 1973; Abbes, Casanova, 1973)

Лагардер (Lagardère, 1972, 1976, 1977) довольно подробно исследовал питание этого вида, особенно в Бискайском заливе (244 желудка с пищей). Он обнаружил там молодь рыбы, личинок десятиногих раков, эуфаузиид (в том числе *Meganictiphanes norvegica* и *Euphausia krohni*), мизид (в том числе *Gastrisaccus lobatus* и *Anchialina agilis*), копеподу *Candacia armata*, шетинкочелюстных, а также указал на наличие в желудках этого вида фораминифер и песка.

Картес с соавт. (Cartes et al., 2002) по результатам изучения питания *P. sivado* в средиземноморских водах Иберийского п-ова отнесли этот вид к потребителям мигрирующего макропланктона (каляноид, эуфаузиид и шетинкочелюстных).

Кольцов и Пахомов (1986) исследовали содержимое 349 желудков этого вида, из которых 103 были с пищей и лишь 16 — полными. По их данным (табл. 55) чаще всего (65,1 %) в питании *P. sivado* встречались эуфаузииды *Meganictiphanes norvegica*, составившая 50,5 % объема пи-

Таблица 55

Состав пищи у креветки *Pasiphaea sivado*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном комке, %
Эуфаузииды	65,1	50,5
Рыба	21,4	44,5
Чешуйки пандалидных креветок	14,6	—
Копепода	9,7	—
Шетинкочелюстные	3,9	5,0
Икринки	3,9	—
Амфипода	0,9	—
Остракода	0,9	—
Фораминиферы	0,9	—
Неопред, остатки	2,9	—
Песок	0,9	—
Всего желудков	103	16
Коэффициент Фроермана	1,54	

щевового комка. Вторым по значению объектом питания служат мальки рыб (диаметр хрусталика 0,35 мм), остатки которых в среднем занимают 44,5 % объема пищевого комка. Некоторую роль играют также шетинкочелюстные. Судя по форме остатков, креветка *P. sivado* — нападающий пелагический хищник, питающийся, в основном, мелкими пелагическими рачками (эуфаузидами) и мальками рыб. То, что в некоторых желудках содержатся 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 как опять-таки нападающий хищник (что подтверждается низкой величиной коэффициента Фроермана).

#### *Glyphus 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, 19806, Кронье, Форест, 1973).

Наши материалы были собраны в рейсах НИС «Белогорск», 29.04.1980 г., 21°30' с. ш., глубина 400 м; НИС «Бахчисарай», 20.03.1985 г., 10°07' с. ш., 17°03' з. д., глубина 600–605 м; НИС «Эврика», 08.12.1982 г., 08°25' ю. ш., 12°48' в. д., глубина 500–480 м. Размеры креветок (ОД) 35–123 мм. Особь с длиной тела 35 мм уже имела преднерестовые гонады.

Нами было вскрыты около 1000 желудков этого вида, однако только в 29 из них была обнаружена пища, а 10 было полными.

В питании *G. marsupialis* (табл. 56) 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. ЧД

Таблица 56

Состав пищи у креветки *Glyphus marsupialis*

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Частота доминирования, %
Креветки	72,4	100	100
Рыба	17,2	—	—
Эуфаузида	13,8	—	—
Глобигерина	3,4	—	—
Всего желудков	29	10	
Коэф. Фроермана	1,07		

креветок тоже равна 100 %. Коэффициент Фроермана почти равен единице. Среди креветок встречены 7 раз (33 %) пенеидные креветки, в том числе трижды — *Gennadas* sp. и дважды — *Sergestidae* (среди них один раз *Sergia* sp. sensu lato). Каридные креветки были дважды представлены *Plesionika carinata* и единожды креветкой из семейства *Orlophoridae* (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 бенто-пелагических (*Plesionika carinata*) креветок и рыб в пелагиали и в придонных слоях воды.

Итак, все батипелагические креветки, чье питание описано выше, — макропланктофаги или микронектонные хищники, и все они используют стратегию питания нападающих и/или, прежде всего на некоторых этапах онтогенеза, пасущихся хищников. Это хорошо выражено, например, у *A. purpurea* (Буруковский, 1998), имеющей типичное распределение частоты встречаемости определенных порций пищи, характерное для пасущихся хищников.

подавляющее большинство наших материалов, использованных в данной книге, собрано в водах шельфа, его кромки и верхней части материкового склона Западной Африки донными тралами. Это относится и к пелагическим креветкам. Исключение — *A. pelagica* и ряд бенто-пелагических креветок, собранных в водах Намибии в толще воды тралами Айзекс Кида-Самышева. Благодаря этому, оказываясь в водах материкового склона, им становятся доступны донные или придонные жертвы. Это обнаруживается по находкам в желудках батипелагических креветок песчинок или других компонентов пищевого комка, имеющих сугубо донное происхождение.

## 7. Трофическая структура таксоценов креветок

Трофическая структура — как один из элементов «экологической структуры», представляет собой соотношение креветок с разными типами питания в их таксоценох, понимая под этим всю совокупность признаков, характеризующих отношение креветок к пищевым объектам: пространственную, роль тех или иных пищевых объектов в составе пищи, и стратегию питания.

По первому пункту мы принимаем деление пищевых организмов на группы, предложенные Шорыгиным (1952): инфауну, эпифауну и пелагические организмы. Это деление вполне условно из-за существования целого ряда групп животных, которых с успехом можно отнести к смешанным группировкам (особенно это касается ин- и эпифауны). Это справедливо и для креветок. Однако предпочтение тем или иным видом креветок той или иной из этих групп пищевых объектов автоматически определяет биотоп их питания. Даже беглый просмотр приведенных выше таблиц обнаруживает, что среди видов, питающихся преимущественно инфауной, преобладают зарывающиеся креветки (вплоть до признаков специализации к этому, как, например, у рода *Solenocera*). У эпибентосных креветок, наряду с детритофагией (бактерий, потребляющих детрит и служащих источником пищи для детритофагов, вполне можно считать эпибентосными пищевыми объектами) наблюдается некрофагия, объектами которой служит мертвые источники питания, тоже вполне «эпибентосные».

И, соответственно, гетеротопные креветки, проводящие на дне лишь часть времени, питаются детритом, тем более активно питаются пелагическими объектами, чем менее они связаны с дном.

Некий параллелизм наблюдается и в смене состава доминирующих объектов питания. Ярче всего это выражено в изменении значения детрита. У зарывающихся креветок его роль относительно невелика, и для некоторых видов практически доказано, как, например, для *C. crangon* (Буруковский, Трунова, 2007), что он лишь попутный источник органики. Его значение резко возрастает у эпибентосных креветок из семейства *Nematocarcinidae*, а потом у бенто-пелагических и пелаго-бентосных креветок постепенно оно снижается, хотя и остается вполне заметным. У придонных видов детрит опять становится попутным источником органики. Наконец, у батипелагических видов, питающихся в придонных слоях материкового склона, детрит вообще случаен.

По отношению к детриту изменения роли его в питании пелагических объектов антисимметричны, то есть эти изменения происходят как бы в противофазе.

Прежде чем перейти собственно к обсуждению трофической структуры таксоценов, мы считаем необходимым напомнить общие закономерности изменения их экологической структуры (понимая под этим соотношение жизненных форм креветок в таксоцене) в зависимости от глубинной зоны, в которой обитает данный таксоцен (Буруковский, 1981, а также выше, глава III, с. 181).

На шельфе и в абиссали в таксоцене преобладают (по числу видов) зарывающиеся виды, на кромке шельфа — эпибентосные (в широком смысле слова, то есть донные и бенто-пелагические виды), в самой вер-

ней части склона своего наибольшего значения достигают придонные виды, а в нижней части склона доминируют батипелагические креветки.

Границы между таксоценоми смежных глубинных зон в тропиках и субтропиках определяются положением градиентов между вертикальными структурными зонами вод или слоями внутри них в каждом данном районе (Буруковский, 1978, 1980, 1981, 1985, а также выше, (см. оглавление): II глава, разделы «Батиметрическое распределение»).

Таксоценом верхней части материкового склона среди прочих выделяется тем, что в нем примерно в равных соотношениях присутствуют все жизненные формы креветок, то есть он становится как бы многоэтажным. Для него характерно и наибольшее видовое разнообразие (Буруковский, 1981, 1982б).

Описание состава пищи креветок западноафриканских вод, среди которых были представлены все жизненные формы креветок из всех таксоценомов, где они встречаются, в том числе все руководящие виды, показало, что жизненные формы креветок, выделенные по их отношению к субстрату, имеют каждая свою трофическую характеристику, как по составу пищи, так и по стратегии питания.

Зарывающиеся креветки — малоспециализированные бентофаги, хищники-собиратели. Эпибентосные креветки (*sensu lato*) в качестве обязательного компонента используют детрит и трупы животных, подразделяясь на облигатных детритофагов и на хищников-оппортунистов. Последние, будучи резко гетеротопными, кроме детрита и трупов, используют в пищу пелагических жертв (эуфаузиид, креветок, мизид, сифонофор и пр.). Придонные и батипелагические креветки — креветкоеды, рыбьеды-макропланктофаги и микронектонные нападающие хищники (Буруковский, 1985, 2009, а также см. выше).

Переходя отсюда непосредственно к изменению трофической структуры таксоценомов с глубиной, оцениваемой по числу видов с разной трофической характеристикой, мы обнаружим, что на шельфе встречаются хищники-собиратели, на его кромке — детритофаги и хищники-оппортунисты; в верхней части склона — все трофические группировки представлены примерно в равных соотношениях. И наконец, основу таксоценома нижней части склона составляют макропланктофаги, нападающие хищники (Буруковский, 1985, 1987).

Поскольку в абиссали опять начинают доминировать зарывающиеся креветки (Буруковский, 1981, а также выше, стр. 190–195), можно предположить: там должны преобладать ин- и эпибентофаги со значительной долей некрофагии, хищники-собиратели по стратегии питания. И действительно, те немногие материалы, которыми мы располагаем (Соколова, 1957; Wenner, 1978; Gore, 1985, 1985a), это подтверждают.

Подставляя трофические характеристики исследованных нами ранее (Буруковский, 1985, 2009), а также описанных выше видов креветок, см. рис. 38), мы получим другую картину (рис. 67).

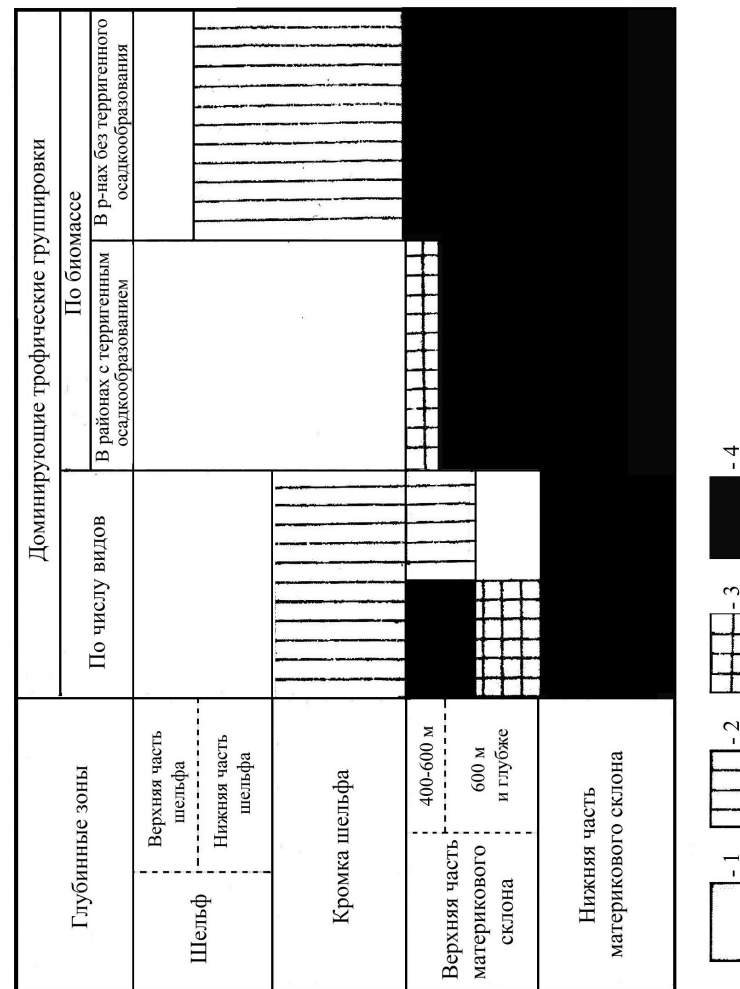


Рис. 67. Трофическая структура таксоценомов креветок разных глубинных зон. 1 — малоспециализированные бентофаги, хищники-собиратели; 2 — хищники-оппортунисты; 3 — облигатные детритофаги; 4 — креветки-макропланктофаги, нападающие хищники



В районах с выраженным терригенным осадкообразованием и на шельфе, и на его кромке по биомассе абсолютно доминируют мало-специализированные бентофаги, хищники-собиратели. «Многоэтажный» таксоцен верхней части материкового склона расслаивается на два горизонта. В первом, образующем примерно двухсотметровую кайму верхней части материкового склона, доминируют облигатные детритофаги и присутствуют хищники-оппортунисты, тоже питающиеся здесь детритом. Они дают здесь пик биомассы. Кроме них, здесь же ими активно питаются придонные креветкоеды, нападающие хищники (подробнее об этом — ниже).

На втором горизонте, на глубинах более 600–700 м, детритофаги почти исчезают, и основу биомассы составляют придонные креветкоеды. Но биомасса резко уменьшается.

В тех районах, где уровень терригенного осадкообразования отсутствует или падает до минимума, хищники-собиратели оттеснены к самому берегу. В нижней части шельфа и на его кромке по биомассе доминируют хищники-оппортунисты. На материковом склоне на первое место выходят макропланктофаги, нападающие хищники. Специфического «всплеска» биомассы в верхней, примыкающей к кромке шельфа, части материкового склона, вообще не возникает.

Это позволяет сделать следующие выводы, дополняющие представления об общих закономерностях батиметрического распределения креветок.

**1. Основным экологическим фактором, определяющим доминирование по биомассе той или иной трофической группировки креветок, то есть в конечном итоге, сам облик таксоцена, служит уровень терригенного седиментогенеза.**

**2. Гидрологические градиенты,** отделяющие друг от друга структурные зоны вод или слои внутри них, а вместе с ними и таксоцены креветок этих зон или слоев со своим видовым составом и экологической структурой, устанавливаемые по соотношению между собой числа видов каждой жизненной формы в таксоцене, **теряют свое значение при анализе трофической структуры таксоценов по соотношению между собой удельных биомасс их жизненных форм.** Таксоцены одних глубинных зон сливаются с другими или, наоборот, как бы расслаиваются. Это, с одной стороны, подчеркивает надвидовой характер жизненных форм, а с другой — приводит к выводу, что **должны существовать иные граничные условия (назовем их «трофоградиентами»), отделяющие таксоцены с разной трофической структурой друг от друга и служащие экологическими факторами** (по: Мончадский, 1962).

Когда мы имеем дело только со списками видов каждого таксоцена, **от района к району меняется видовой состав, но не меняется экологическая структура таксоцена.**

Когда мы переходим на соотношение биомасс, у нас **(при изменении уровня терригенного осадкообразования) может не измениться видовой состав (во всяком случае, на уровне доминирующих и константных видов), но изменяется экологическая структура таксоцена.**

Следовательно, экологическая структура таксоцена, определяемая по соотношению числа видов, входящих в разные жизненные формы, это виртуальная экологическая структура, примерно одинаковая в одних и тех же глубинных зонах. Она служит базой для реализации одного из типов реальной экологической структуры, определяемой по биомассе какой-либо жизненной формы. Своеобразная «игра» двух главных групп экологических факторов: условий и ресурсов (по Бигон с соавт., 1989) в зоне трофоградиента. И поскольку креветки, так или иначе связанные с дном, члены детритной пищевой цепи, это зависит от степени развития терригенного осадкообразования и реализуется через смену трофических группировок и зависит от обеспеченности их пищей.

При увеличении доступности пищи реализуется преобладание неспециализированных и специализированных бентофагов, хищников-собирателей и детритофагов. При уменьшении — ведущую роль приобретают хищники-оппортунисты и нападающие хищники.

## **8. Особенности экологической структуры таксоценов креветок кромки шельфа и верхней части материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием**

Необходимость описания этих особенностей логично проистекает из всего сказанного выше. Причины возникновения «многоэтажного» таксоцена креветок в этой глубинной зоне должны быть если не выяснены, то хотя бы обозначены. В качестве примеров мы взяли два района Западной Африки: Юго-Восточную Атлантику и воды Марокко.

### *Юго-Восточная Атлантика*

Терригенное осадкообразование в основном осуществляется здесь за счет выноса твердого материала рекой Заир.

Таксоцен креветок кромки шельфа и верхней части материкового склона Юго-Восточной Атлантики (Буруковский с соавт., 1982, а также см. выше, рис. 47) состоит из 10–12 видов, которые с высокой степенью постоянства встречаются совместно. Три вида занимают особое место

в таксоцено. *Nematocarcinus africanus*, биомасса которого колеблется от 54 до 95 % (в среднем 80 %) всей биомассы креветок этой глубинной зоны; два других вида — *Aristeopsis edwardsiana* и *Aristeus varidens* — уступают ему очень сильно, но это самые крупные креветки данного таксоцена. Все вместе эти три вида в среднем составляют 90 % биомассы креветок, а на долю 7–9 остальных и лангуста *Polycheles sculptus* Smith 1880 приходится около 10 %. Такой таксоцен можно назвать «островерхим».

Руководящий и два сопутствующих ему вида креветок настолько тесно топически связаны друг с другом, что почти совпадают даже изменения их частоты встречаемости с глубиной, особенно у *N. africanus* и *A. edwardsiana* (рис. 68). Более того, они все связаны типично «вертикальными» взаимоотношениями: облигатный детритофаг и некрофаг служит основным объектом питания двух этих придонных нападающих хищников-эпибентофагов (см. табл. 46 и 48). Это дополняется согласованностью их ритмик питания (рис. 69). У эндемиков Западноафриканской зоогеографической области *N. africanus* и *A. varidens* они буквально повторяют друг друга, а у космополита *A. edwardsiana*, доля сытых креветок которого находится примерно на том же уровне, что и у *A. varidens*, ритмика питания противоположна ему.

Это буквально хрестоматийный пример ритмики питания двух хищников, минимизирующих конкуренцию из-за общей кормовой базы. Столь тесные биотические связи между креветками разных жизненных форм подтверждают наше предположение о том, что сложность струк-

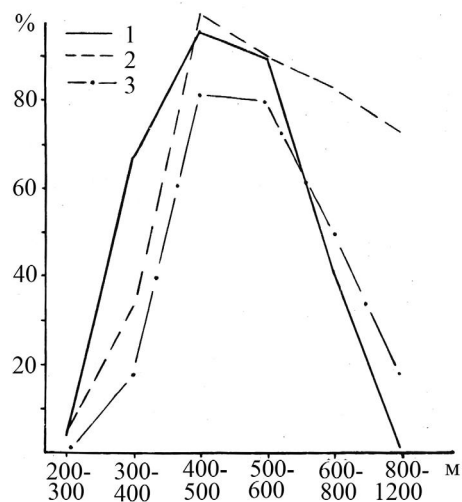


Рис. 68. Топическая характеристика трех руководящих видов креветок таксоцена верхней части склона Юго-Восточной Атлантики: 1 — *Nematocarcinus africanus*; 2 — *Aristeus varidens*; 3 — *Aristeopsis edwardsiana*

туры данного таксоцена объясняются внутренними причинами. В этом случае — прямыми трофическими связями (рис. 70).

Основа таксоцена — *N. africanus*, составляющий большую часть его биомассы. Он питается детритом. *N. africanus* служит главной пищей двух крупных креветок — *A. varidens* и *A. edwardsiana*. На втором месте после *N. africanus* в их диете находится хищник-оппортунист *Plesionika*

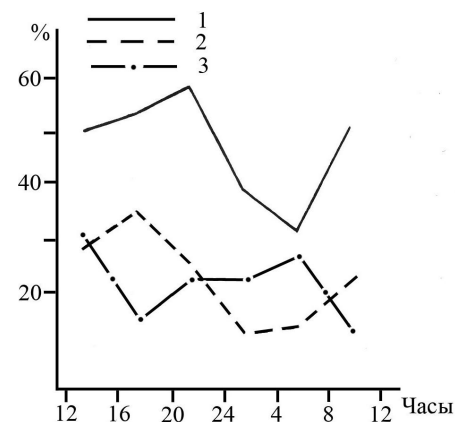


Рис. 69. Суточная ритмика питания: 1 — *Nematocarcinus africanus*; 2 — *Aristeus varidens*; 3 — *Aristeopsis edwardsiana*

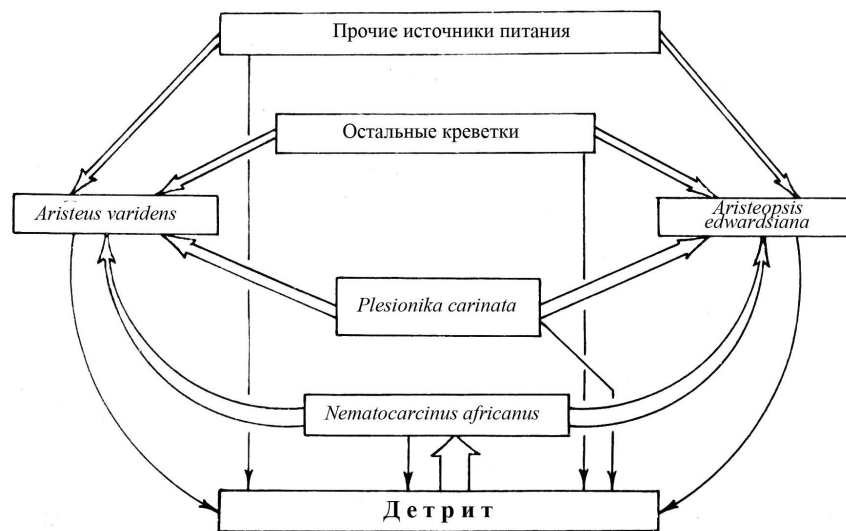


Рис. 70. Трофические связи креветок в таксоцено верхней части материкового склона (Юго-Восточная Атлантика)

*carinata*, в питании которой детрит тоже играет существенную роль. В питании двух хищников присутствуют также придонные и пелагические креветки, молодь рыб и кальмаров. Но они играют значительно меньшую роль. Следовательно, этот таксоцен не искусственное собрание разных видов креветок, объединенных топически по какой-то внешней причине, а группа организмов, обитающих в конкретном биотопе, связанных между собой трофическими взаимодействиями. Значит, это сообщество по Миллсу (Mills, 1969).

При общем сходстве в составе пищи у *A. varidens* и *A. edwardsiana* у них различна онтогенетическая изменчивость ее состава. У *A. varidens* с увеличением размеров тела роль креветок в питании уменьшается. Они как бы отходят на второй план, и их заменяет рыба (рис. 64). Среди креветок-жертв, вместе с доминирующим нематокарциномом, постоянно присутствуют придонные и пелагические креветки. У *A. edwardsiana* в течение всей его жизни в питании доминируют креветки, но с увеличением размеров тела и одновременно с уменьшением роли *N. africanus* возрастает значение пелагических видов (см. рис. 65).

Для обоих хищников характерно в процессе онтогенеза смещаться на большие глубины. Закономерно происходит и увеличение размеров тела (Буруковский, 1978б, 1980 в; Буруковский с соавт., 1982). Параллельно этому наблюдается и перестройка питания обоих видов. Это связано с тем, что предельная глубина обитания *N. africanus* не превышает 800 м, а с глубин 600 м плотность его поселений резко уменьшается (Буруковский, 2012). В результате он выпадает из таксоцена, и в нем начинают доминировать два таких крупных хищника, как *A. varidens* и *A. edwardsiana*.

Если на глубинах 400–600 м таксоцен был через *N. africanus* замкнут на детритную пищевую цепь, то глубже, через *A. varidens* и *A. edwardsiana*, которые питаются здесь батипелагическими интерзональными видами, таксоцен переключается, пусть опосредовано, на пастбищную пищевую цепь.

Аналогичный таксоцен верхней части материкового склона нами был обнаружен в районе Гвинея-Бисау. Для этого района тоже характерно хорошо развитое терригенное осадкообразование благодаря рекам, впадающим здесь в океан. В нем тоже доминируют *N. africanus*, *A. varidens* и *A. edwardsiana* и иногда встречается *Aristeus antennatus*.

### Атлантическое побережье Марокко

Для этого района тоже характерно терригенное осадкообразование, вызванное усиленной денудацией северо-восточных склонов хребта Высокий Атлас.

Питание и пищевые связи основных видов креветок кромки шельфа и верхней части материкового склона этого района были изучены Лагардером (Lagardère, 1972). Правда, он использовал другой метод оценки состава пищи у креветок. Лагардер не определял частоту встречаемости пищевых объектов и их долю в объеме виртуального пищевого комка, а лишь подсчитывал количество экземпляров жертв в желудках. Он не обращал внимание на особенности батиметрического распределения креветок и их связи с определенными глубинными зонами и, тем более, не оценивал их соотношение ни по числу видов, ни по удельной биомассе.

Лагардер пытался выяснить, почему большинство видов батипелагических и донных десятиногих раков, обитающих на мягких грунтах материкового склона Северо-Восточной Атлантики (Бискайский залив, Марокко), образуют плотные поселения, существование которых несовместимо со скудностью бентосных беспозвоночных, которые вроде бы должны служить им кормовой базой. На вопрос, играют ли здесь роль трофические взаимоотношения, он ответил отрицательно, так как ни у кого из изученных им 25 видов ракообразных (кроме *Pontophilus spinosus* (Leach, 1816) по отношению к полихетам из семейства Sabellidae) Лагардер не нашел взаимозависимости с бентосными организмами. Но зато он обнаружил связь между креветками материкового склона и сообществом верхних слоев воды через интерзональных видов. А это перекликается с полученными нами результатами.

По нашим данным таксоцен материкового склона в водах Марокко состоит из девяти видов. Среди них четыре вида полностью доминируют по частоте встречаемости в уловах. На глубинах 500–700 м руководящими как по частоте встречаемости, так и по доле в биомассе таксоцена (рис. 71) оказались *Plesionika martia*, которой в первую очередь сопутствуют *Aristeus antennatus* (викариат *A. varidens*), представитель того же семейства и тоже придонная, *Aristeomorpha foliacea*, а также уже знакомый нам по предыдущему району *A. edwardsiana*.

Принципиальное сходство между таксоценами вод Марокко и Юго-Восточной Атлантики несомненно, но вместо *N. africanus* большая часть биомассы креветок приходится на *P. martia*, а «островерхость» таксоцена выражена несколько меньше. Четыре руководящих вида связаны топически, несколько расходясь по глубинам. На глубинах 500–700 м близко совпадают частоты встречаемости у *P. martia* и *A. foliacea*, а на глубинах 700–900 м — *P. martia* с двумя другими хищными креветками (рис. 71).

Для оценки их трофических связей мы рассчитали частоты встречаемости различных видов креветок в пище *A. antennatus*, *A. foliacea* и *A. edwardsiana* по материалам Лагардера (1972) (табл. 57).

*P. martia* чаще всего встречается в пище *A. edwardsiana*, а по отношению к другим видам креветок-жертв — у *A. foliacea*, с которой, кста-

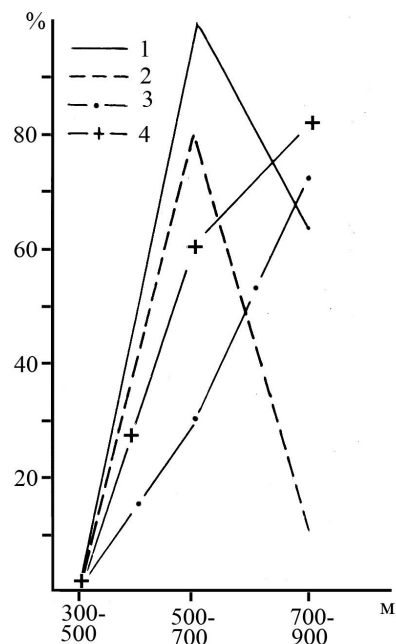


Рис. 71. Частота встречаемости руководящих видов креветок таксоцены материкового склона Марокко (%):  
1 — *Plesionika martia*; 2 — *Aristeomorpha foliacea*; 3 — *A. edwardsiana*; 4 — *Aristeus antennatus*

Таблица 57

Частота встречаемости креветок в пище хищных руководящих видов таксоцены креветок материкового склона Марокко (по материалам Лагардера, 1972)

Виды-хищники	Виды-жертвы, %		
	<i>Plesionika martia</i>	<i>Pasiphaea sivado</i>	прочие виды
<i>Aristeopsis edwardsiana</i>	79,0	63,0	2,6–5,3
<i>Aristeomorpha foliacea</i>	62,4	12,5	3,1
<i>Aristeus antennatus</i>	12,0	12,0	4,0

ти, *P. martia* теснее прочих креветок связана топически (рис. 71) Наименьшее значение (хотя среди других креветок-жертв — наибольшее) *P. martia* имеет в питании *A. antennatus*.

Налицо «вертикальные» связи между хищником-оппортунистом *P. martia*, в питании которой детрит играет важную роль (см. табл. 32), и крупными креветками-хищниками из семейства Aristeidae.

Пик пищевой активности *P. martia* приходится на первую половину дня. У наиболее активно питающейся ею *A. foliacea* — на день; у *A. edwardsiana* — на утро, а у *A. antennatus*, у которого *P. martia* играет наименьшую роль в пище по сравнению с другими хищными креветками, пик активности приходится на ночь (Лагардер, 1972).

Следовательно, и в данном районе западноафриканских вод с хорошо выраженным терригенным осадкообразованием таксоцен креветок верхней части склона представляет собой сообщество в определении Миллса (Mills, 1969), замкнутое через *P. martia* на детритную пищевую цепь и уже в пределах 500–700 м — через таких мигрантов, как *P. sivado* и зуфаузииды (Лагардер, 1972) — на пастбищную. Почти полный переход из детритной пищевой цепи в пастбищную происходит на глубинах более 700 м одновременно с изменением соотношения руководящих видов в таксоцене (рис. 72): *P. martia* отходит на третье место, уступая первенство *A. edwardsiana* и *A. antennatus*.

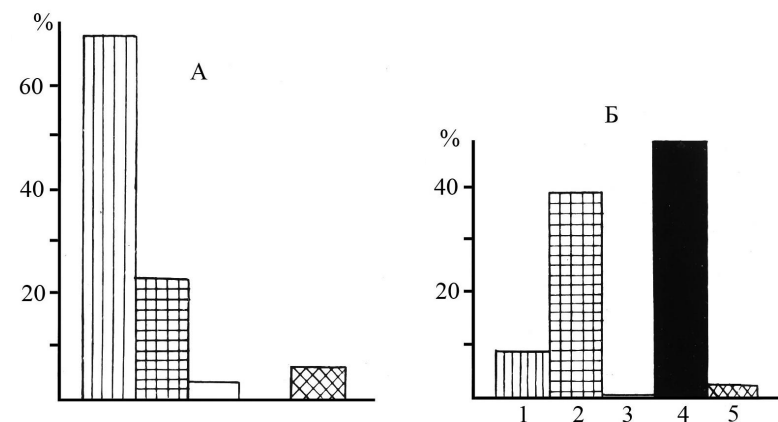


Рис. 72. Изменение состава таксоцены креветок верхней части материкового склона вод Марокко в зависимости от глубины (% от биомассы креветок таксоцены):  
А — на глубине 500 м; Б — на глубине 800–900 м.  
1 — *Plesionika martia*; 2 — *Aristeus antennatus*; 3 — *Aristeomorpha foliacea*;  
4 — *A. edwardsiana*; 5 — остальные виды таксоцены

Несмотря на все различия между таксоценами креветок материкового склона двух разных зоогеографических областей, один из которых располагается в северных субтропиках, а второй — в тропиках южного полушария, а общее между которыми сводится к наличию хорошо развитого терригенного осадкообразования (хоть и разного происхождения), их принципиальная структурная общность не вызывает сомнений.

Поскольку подобная экологическая структура таксоцена креветок возникает вполне закономерно, можно считать закономерным превращение таксоцена креветок в верхней части материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием в сообщество, состоящее из разных видов креветок, связанных между собой трофически, и замкнутое на детритную пищевую цепь.

Из-за того что большая часть терригенного материала выносится в океан тропическими реками (Лисицин, 1974), можно предполагать, что материковый склон Марокко относительно обеднен по сравнению с гумидной зоной Западной Африки. Возможно, этим объясняется то, что таксоцен креветок материкового склона в этом районе не может ограничиться только детритной пищевой цепью и переходит в пастбищную пищевую цепь на меньших глубинах.

Это подтверждается структурой таксоценов материкового склона в районах с заведомо ослабленным терригенным осадкообразованием (воды Западной Сахары, Либерии, Южной Африки). В этих районах креветки, потребляющие детрит, или отсутствуют, или составляют лишь малую долю в соответствующих таксоценах. Основа этих таксоценов — батипелагические креветки вроде *Acantheephyra* spp., питающиеся молодью и мелкими видами пелагических рыб и креветок.

В желудках немногочисленных здесь *A. edwardsiana* и *A. foliacea* из креветок были встречены *Oplophorus spinosus*, *Systellaspis* sp.(?), *Sergestes sensu lato* spp., т. е. исключительно батипелагические интерзональные виды креветок. Связь с дном их проблематична или спорадична, и вся совокупность донно-придонных креветок материкового склона теряет черты сообщества, переключаясь одновременно на пастбищную пищевую цепь, где трофические связи между креветками менее существенны, чем между креветками и молодью пелагических рыб.

## 9. Экологический статус таксоцена креветок материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием

Как было показано выше (а также Буруковский, 1978, 1980, 1982; Буруковский, Роменский, 1985), нами было обнаружено, что в некоторых районах западноафриканских вод таксоцен креветок верхней части материкового склона состоит из 10–12 видов. По крайней мере, 10 из них отличаются высокой совместной частотой встречаемости (Буруковский, 1978, 1980). Изучение состава пищи и изменчивости питания у трех наиболее массовых видов этого таксоцена из Юго-Восточной Атлантики (*Nematocarcinus africanus*, *Aristeus varidens*, *Aristeopsis*

*edwardsiana*: Буруковский, 2009, данная работа) обнаружило, что эпибентосный *N. africanus*, составляющий в среднем 80 % биомассы всех креветок таксоцена, оказался детритофагом и некрофагом, а два других вида (крупные придонные нападающие хищники) — креветкоедомы, в основном, питающимися именно *N. africanus*. Эти пищевые связи охватывают только глубины 400–700 м. Глубже выпадает *N. africanus*, а хищные креветки переходят на питание пелагическими животными (Буруковский и др., 1982, см. выше). Следовательно, этот таксоцен — не искусственное собрание видов, относящихся к данному таксону, приуроченных к данной глубинной зоне, а сообщество (группа видов, обитающих в одном биотопе и связанных трофически: Mills, 1969), замкнутое на детритную пищевую цепь через детритофага *N. africanus*.

Таксоцен с аналогичными взаимоотношениями — структурными и трофическими — обнаружен и в районе Марокко (Буруковский, 1980) на глубинах 500–700 м. Отличается он тем, что основу его по биомассе составляет эпибентосная *Plesionika martia* (хищник-оппортунист, питающийся здесь в основном детритом: Буруковский, 1985, 2009, а также см. выше), а потребляющие ее хищные креветки — придонные виды одного семейства (Aristeidae), хоть и из разных родов (*Aristeus antennatus*, *Aristeomorpha foliacea* и *Aristeopsis edwardsiana* (Буруковский и др., 1982).

Обследование практически всего материкового склона Западной Африки от Марокко до южной оконечности континента показало, что такие таксоцены креветок закономерно обнаруживаются там, где развито терригенное осадкообразование, в определенной глубинной зоне, узкой 200–300-метровой каймой, тянущейся вдоль верхнего края материкового склона (Буруковский, 1987).

Наиболее массовые виды рыб, обитающие в этой же глубинной зоне (в Юго-Западной Атлантике — *Merluccius polli*: Буруковский, 2015), с таксоценом креветок практически не связаны и, следовательно, эти сообщества креветок относительно замкнуты.

Сообщество в рамках таксоцена — явление далеко не тривиальное, поэтому необходимо установить его экологический статус и место в иерархии сообществ, а также попытаться выяснить причины его возникновения. Основные черты этого сообщества: 1) абсолютное преобладание по биомассе одного вида; 2) трофическая зависимость от него других, субдоминантных видов, и, вследствие этого, 3) исчезновение сообщества как такового при исчезновении доминирующего вида.

Если обратиться к наиболее общим, классическим определениям сообществ, то окажется, что описанный выше таксоцен креветок представляет собой сообщество организмов, населяющих единый участок среды обитания. Разные члены этого сообщества прямо или косвенно зависят друг от друга и, как показало сравнение с другими глубинными

зонами или районами с другими условиями среды (в данном случае — осадконакоплением), где часть членов из сообщества исчезает, взаимно обуславливают себя так, что образуется саморегулирующееся биологическое равновесие. Следовательно, этот таксоцен вполне соответствует определению биоценоза по Мёбиусу. В то же время это — регулярно повторяющаяся (рекуррентная) группа совместно встречающихся видов, опознаваемая по «бросающимся в глаза» многочисленным и наиболее характерным видам, т. е. сообщество по Петерсену (Несис, 1977).

Понятно, что описываемый нами таксоцен — некий предельный тип биоценоза, служащий примером «системы с резким преобладанием одного или немногих видов, малоустойчивой, но высокопродуктивной» (Несис, 1965, с. 477), которая ближе всего к системам, выделяемым под названием консорция. Представление о таких сообществах появилось в начале прошлого века. Клементс (Clements, 1905), а вслед за ним Шелфорд (Shelford, 1912) называют сообщество, в котором доминирует какой-нибудь один вид растений, «консоцией» (consocieties). К. Фридерикс (1932) называет биоценозным комплексом, приравнивая его к консоции Клементса, объединения живых существ, члены которых состоят между собой в ясно заметной связи (например, капуста с вредителями и их паразитами или сосна со всеми обитающими на ней насекомыми и другими обитателями), т. е. группировку с явным доминированием одного вида. С. К. Клумов (1937), исследуя рыб, птиц и млекопитающих Арктики, питающихся большую часть года сайкой (*Boreogadus saida* (Lepeschin 1774)) или в массе поедающих ее в период образования скоплений и их миграций перед нерестом, сформулировал понятие «плеяды» — группы животных, объединяемых одним постоянным компонентом (детерминантом) плеяды. Несомненно полная аналогия между плеядой С. К. Клумова и консоцией упомянутых выше авторов. А. Н. Формозов (1976) назвал плеядой совокупность животных, группирующихся вокруг древесно-кустарниковых пород в год обильного урожая их плодов и семян.

Независимо от С. К. Клумова геоботаник Л. Г. Раменский (в 1938 г. — цит. по Шенникову, 1964; Раменский, 1952) предложил понятие консортивной группы или консорции (а не консоции): сочетание разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в жизнедеятельности, с известной общностью судьбы, составляющих часть ценоза. В этом он довольно близок к пониманию таких сообществ К. Фридериксом (1932).

Интересно отметить, что вместо термина Клементса (Clements, 1905) Л. Г. Раменский использовал понятие, уже примененное в 1872–1873 гг. ботаниками А. Гризобахом и И. Рейнке (Рейнке, 1883) к совершенно другому биологическому явлению: симбиозу двух растительных форм, дающих в результате как бы единый морфологически и физически организм (например, лишайники).

Так началась двойная жизнь термина. В англоязычной литературе консорцией попрежнему называют взаимовыгодные связи между водорослью и грибом, составляющими тело лишайника, а консоцией — растительное сообщество, характеризующееся доминированием одного вида и представляющее собою стадию сукцессии (Kenneth, 1963). В русскоязычной литературе консорции живут в понимании Л. Г. Раменского, а консоции — в понимании Кеннета (Kenneth, 1963). В геоботаническом словаре Б. А. Быкова (1973) оба эти термина стоят рядом.

В. Н. Беклемишев (1951) использовал термин Л. Г. Раменского, классифицируя биоценологические (симфизиологические) связи. На первое место в определении консорции он ставит топические отношения. Он указывал, что каждый организм входит в состав биоценоза не сам по себе, а в составе какой-либо консорции, состоящей из одной особи вида-эдификатора консорции и целого ряда особей-эпибионтов и эндобионтов, поселяющихся на теле и в теле эдификатора (например, полевка с ее паразитами). Если следовать этому определению, то консорцией окажется практически любая особь любого вида эукариот и даже прокариот, кроме вирусов и бактериофагов. Такое определение консорции кажется с первого взгляда несколько противоречивым. Значительно более удачным видится определение С. К. Клумова (1937), хотя сам термин «плеяда» преокупирован П. В. Терентьевым. Однако, если сосна (Фридерикс, 1932) или дуб (Формозов, 1976) — консорция, почему не быть таковой полевке?

Позднее прижившееся понятие консорции применялось исключительно геоботаниками. В. В. Мазинг (1966) называет консорцией совокупность всех организмов, связанных в жизнедеятельности с определенным видом автотрофных не эпифитных высших растений. В таком понимании границы консорции практически совпадают с границами некоторых фитоценозов. Позднее В. В. Мазинг (1976) называет консорцией условно выделенную часть сложной сети взаимоотношений в биоценозе. В результате его определение охватывает совершенно разнородные явления — от совокупностей вегетативно разросшихся побегов одной материнской особи («клональные консорции») до фитоценозов («региональные консорции»). Поэтому такой подход скорее можно считать исходным этапом дедукции, требующим последующего логического анализа.

Т. А. Работнов (1969) указывает, что консорция представляет собой элементарную энергетическую систему, из которой состоит биоценоз, т. е. она не условна, а вполне реально существует. Эта система есть сочетание популяции любого самостоятельно существующего в пределах определенного фитоценоза автотрофного растения и совокупности организмов, связанных с ним трофически (консументов, редуцентов) или использующих его как субстрат для прикрепления (эпифиты) или как источник

воды и элементов минерального питания (автотрофные полупаразиты). В таком определении любой биоценоз превращается в совокупность консорциев, число которых равно числу видов автотрофных растений, из популяций которых складывается продуцирующая часть биоценоза.

И. А. Селиванов (1976) считает консорцием эволюционно сложившуюся систему разнородных организмов, которые в течение всей жизни или хотя бы на некоторых фазах жизненного цикла находятся в тесных контактных взаимоотношениях и через эндобионтную, эпibiонтную и экзобионтную формы жизни взаимно (или односторонне) зависят друг от друга.

А. Г. Воронов (1976) понимает под консорцием совокупность самостоятельно (без опоры на другое растение) существующего ассимилирующего растения вместе со всеми непосредственно с ним связанными организмами. К кругу явлений, охватываемых этим определением, относятся большинство работ сборника «Значение консортивных связей в организации биоценозов» (Воронов, 1976), кроме цитированных выше работ В. В. Мазинга (1976) и И. А. Селиванова (1976). Это освобождает нас от необходимости разбора каждой из почти 80 опубликованных в нем работ.

Турчек (Turček, 1980) подразумевает под консорцием сообщество организмов, имеющих трофическое или топическое отношение к популяции определенного вида организмов. Он считает, что консорции — основные экологические единицы с многосторонними отношениями, складывающимися в течение длительного взаимодействия. В. Д. Федоров и Т. Г. Гильманов (1980) считают, что понятие «консорция» следует отличать от понятия «биоценоз», так как первое имеет более низкий, подчиненный ранг, соответствующий его структурно-функциональной границе, элементарной выраженности.

Последняя во времени и наиболее полная формулировка Б. М. Миркина, Г. С. Розенберга (1983), которые считают консорцию структурной единицей трансформации энергии в экосистеме, включая отдельную особь или популяцию автотрофного растения и популяции видов, связанных с ним трофически и топически. Важнейшей отличительной чертой консорции авторы считают не только связь с центральным членом консорции, но и общность их эволюционной судьбы и как следствие — коадаптацию, т. е. считают консорцию персистирующей группировкой. Вслед за В. В. Мазингом они принимают, что из дискретных ячеек трансформации энергии консорции могут переходить в класс непрерывных явлений, диалектически сочетающих непрерывность и дискретность (т. е. биоценоз).

Суммируя все приведенные выше определения, мы обнаружим, что границы использования понятия «консорция» варьируют от особи со всей совокупностью ее экзо- и эндопаразитов и комменсалов

(по Беклемишеву, 1951), до биоценоза (Мазинг, 1966; Миркин, Розенберг, 1983), который в результате сам является сложной совокупностью консорциев. Не случайно Т. А. Работнов (1970) заметил, что имеется очень много неясного в понимании объема консорции и в применяемой терминологии. Эти неясности усугублены определением консорции в Биологическом энциклопедическом словаре (1986), где консорция — структурная единица сообщества, объединяющая автотрофные и гетеротрофные организмы на основе пространственных и пищевых связей. Поскольку это идентично определению сообщества вообще (Mills, 1969), оказывается, что часть равна целому.

Такой размах делает, к сожалению, это понятие очень трудно используемым при определении экологического статуса конкретной группировки организмов. Из устных дискуссий с коллегами (публикации на эту тему мне неизвестны) я понял, что это дает основание некоторым биологам отрицать само существование консорциев. Однако, явно или не явно, во всех приведенных выше определениях присутствует один общий элемент, без которого консорция перестает существовать. Это эдификатор консорции (или консорт-детерминант, по Миркину, Розенбергу, 1983). В зависимости от того, к какому рангу биологических явлений можно отнести этот главный элемент, определится и сама консорция.

В любом случае следует признать, что консорция не некая конструкция, предложенная для удобства классификатора, а реально существующее биологическое явление со своими присущими только ей особенностями. Кажущаяся неопределенность, расплывчатость понятия консорции, кажущаяся невозможность ее универсального определения, составляют такое же ее неотъемлемое свойство, как невозможность универсального определения вида, — неотъемлемое свойство последнего. Консорции — как вихри Бенара (Пригожин, Стенгерс, 2001), которые возникают, как только возникают для этого необходимые условия, существуют до тех пор, пока они существуют, и исчезают вместе с исчезновением условий для их возникновения. В нашем конкретном случае главное, чтобы существовал эдификатор, который составляет большую часть биомассы консорции и определяет не только ее особенности, но и само ее существование. Удаление эдификатора автоматически приводит к исчезновению консорции. В одном случае это может быть особь, как полевка у В. Н. Беклемишева (1951), дуб — у А. Н. Формозова (1976), или дерево-хозяин в процессах микосимбиотрофизма (Селиванов, 1976). В другом случае это будет популяция автотрофов (Работнов, 1969; Turček, 1980; Миркин, Розенберг, 1983) или стая той же сайки (Клумов, 1937). Пространственными и временными характеристиками эдификатора определяются размеры и время существования консорциев-эфимеров и персистирующих консорциев (тот же дуб, живущий тысячу лет).

В пределе консорция приближается к сообществу вида-эдификатора и видов, непосредственно с ним связанных, т. е. к консорции по К. Н. Несису (1977), независимо от того, кто выступает в роли вида-эдификатора.

Это определение выходит за рамки того, что приводится в Биологическом энциклопедическом словаре (1986). Цитирую: «Консорция (от лат. *consortium* — соучастие, сообщество), структурная единица биоценоза, объединяющая автотрофные и гетеротрофные организмы на основе пространственных (топических) и пищевых (трофических) связей». И в качестве примера приводится любое отдельное дерево в качестве эдификатора со всей совокупностью связанных с ним растений и животных.

Кстати, устричная банка, на основании описания которой Мёбиус сформулировал понятие биоценоза, ближе всего соответствует такой форме консорции, хотя в виде эдификатора выступает целая устричная банка. Очевидно, что описанный нами таксоцен креветок — типичная консорция, где креветка *N. africanus* в водах тропической Западной Африки, а *Plesionika martia* — у Марокко выступают в роли видов-эдификаторов, хотя они заведомо не автотрофы. Ее консортами служат крупные хищные придонные креветки, которые, несмотря на свой придонно-пелагический образ жизни, эпибентофаги, а по составу пищи — креветкоеды.

Когда мы имеем дело с консорцией, по своим характеристикам приближающейся к биоценозу, нужно обратить внимание на то, что данная консорция — сообщество с достаточно простой структурой: относительно малое число входящих в него видов, резкое преобладание одного из них по биомассе. Пользуясь правилом К. Н. Несиса (1965, с. 476) («чем выше биомасса биоценоза, тем проще и однообразнее его структура и тем большую роль играет в биоценозе один вид»), можно сделать вывод: чем ближе к консорции структура биоценоза, тем относительно мощнее должен быть источник энергии, за счет которого он существует. Не случайно, что консорция креветок верхней части материкового склона, замкнутая на детритную пищевую цепь через вид-эдификатор, детритофаг (Буруковский и др., 1982), возникает только в районах с ярко выраженным терригенным осадкообразованием (Буруковский, 1987, 1989).

Отдельный вопрос: почему консорция креветок возникает в районах с терригенным осадкообразованием и именно на глубинах 400–700 м? Почему этот вариант трофических связей здесь оказывается экологически более выгодным, чем другие? Вопрос этот 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 данного региона, а лишь в зависимости от глубины обитания таксоцена.

Несомненно, это следствие того, что именно абиотические факторы (в данном конкретном случае — вынос в море терригенного материала) определяют направление эволюции экосистемы, 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. Детрит — сложный комплекс из мертвого органического вещества, взвешенного в толще воды в виде частиц различного размера, и живущих на нем микроорганизмов (Остапеня, 1979; Соколова, 1986). 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) (Lesel, 1980). Пищевая ценность детрита зависит в первую очередь от времени его существования и от глубины, на которой он находится (М. Е. Виноградов, 1968).

Я. А. Бирштейн и М. Е. Виноградов (1971) указывали, 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 уменьшается. 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 таксо-



цена (Буруковский, 1981). Она не зависит от типа осадкообразования. От последнего зависит только форма реализации этого правила (Буруковский, 1987; см. выше).

Независимо от типа осадконакопления в данном конкретном районе в пище руководящих видов креветок шельфа (*Penaeus sensu lato* spp.) детрит играет незначительную роль (Буруковский, 1985), а известная привязанность промысловых скоплений креветок шельфа к илистым пятнам в приустьевых участках рек или вблизи солоновато-водных лагун определяется их гетеротопностью (молодь этих креветок обитает в эстуариях и лагунах) и зарывающимся образом жизни. Бренфорд (Branford, 1981a, b), изучавший распределение креветок шельфа Судана в зависимости от грунта, отметил, что, с одной стороны, общее обилие креветок, обитающих у дна, возрастало с увеличением тонкой фракции в осадках и с возрастанием там содержания органического углерода, а с другой — распределение двух видов креветок из рода *Penaeus* (руководящих видов этого таксоцена) зависит от распределения размеров частиц грунта, но не от содержания органического углерода в нем. Это заставляет сделать вывод: для представителей *Penaeus sensu lato* spp., самых массовых креветок в районах с терригенным осадкообразованием тропиков, имеет значение не детрит, выносимый реками, а условия зарывания их в грунт.

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 К. В., 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, здесь сохраняется преобладание по биомассе зарывающихся креветок, питающихся инфауной, хищников-собираателей). Поэтому возникает и такой мало специализированный тип охоты у хищных креветок, как собирательство.

Судя по изменениям трофической структуры таксоценов креветок в зависимости от типа осадконакопления, роль органического вещества грунтов, т. е. детритной пищевой цепи, начинает сказываться в нижней части шельфа, которая расположена вблизи нижней части продуцирующей зоны. Донные животные этих глубин связаны с пастбищной пищевой цепью не только «сильными взаимодействиями» (Несис, 1977), т. е. отношениями хищник — жертва, через мигрирующих ко дну животных и наоборот, креветок в толщу за ними. Об этом говорит значение в пище креветок остатков пелагических животных, их личинок (например, филосом, эвдоксий сифонофор). В их пище появляется детрит довольно

в значительных количествах (Буруковский, 1985, 2009). Эта глубинная зона 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 на глубине 150 м — 13 % (Кнауэр, Мартин, 1980). Для этой глубинной зоны характерны несколько более жесткие грунты, чем в прибрежной части (Лушин, 1965), с меньшим содержанием органических веществ (Гершанович и др., 1974).

В условиях развитого терригенного осадкообразования у берегов Западной Африки в этой глубинной зоне доминирует *Parapenaeus longirostris* — хищник-собирающий, 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. Поэтому ясно, что в этой глубинной зоне возникновение консорции креветок невозможно. 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 на дно основных биомассообразующих элементов этой зоны 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 при-

мерно  $\frac{1}{8}$  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 достигает 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 его можно назвать «трофоградиентом» или «трофоклином».** 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 даже этого, вероятно, недостаточно, так как в зонах апвеллинга (например, Западная Сахара или Намибия) не образуются консорции, видами-эдификаторами которых являются 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, Солдатов, 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 поселения 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 отрываться 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 к потреблению детритно-бактериальных комплексов с поверхности грунта. В этом им помогают специально устроенные щеточки из щетинок, одевающие копытообразно расширенные части проподусов ходильных ног (Буруковский, 2012). Им сопутствуют глубоководные представители рода *Plesionika* (например, *P. martia*, *P. carinata*); эти хищники-оппортунисты могут служить заместителями *Netocarcinus africanus* на материковом склоне в районах с терригенным осадкообразованием. Креветки, утилизирующие аллохтонный детрит, составили основу консорции креветок. 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, т. е. 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 (Буру-

ковский, 1978, 1981) и на глубинах 400–700 м питаются в первую очередь *N. africanus*, т. е. оказываются членами детритной пищевой цепи. Наиболее крупные особи, уходящие на большие глубины, опять замыкаются на пастбищную пищевую цепь через батипелагические интерзональные виды.

Можно считать доказанным, что **существование «многоэтажного» таксоцена креветок в районах с развитым терригенным осадкообразованием обусловлено не только топическими, но трофическими связями этих креветок.**

Вероятно, не случайно существование здесь стыка двух главных пищевых цепей Мирового океана. Оно объясняется тем, что **именно эта глубинная зона служит «осью симметрии» в изменении структуры таксоценов креветок** (Буруковский, 1981; Буруковский, 1987).

**Не случайно и 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.**

Следовательно, «многоэтажный» таксоцен представляет собой экотон.

## 10. О функции хищников-оппортунистов в таксоценах креветок

Выводы, сделанные нами в предыдущем разделе, проясняют роль (или функцию?) хищников-оппортунистов в сложной экологической структуре экотона.

В наших более ранних работах (обобщены в Буруковский, 2009) мы не могли ее вычленить, так как все материалы, лежащие в их основе, были собраны донными тралами. Поэтому мы и рассматривали складывающуюся картину под знаком связи креветок с дном. Лишь в процессе работы с материалами из Намибии, которые были собраны пелагическими тралами РТАК-Самышева (Буруковский, 2011), стали, как нам кажется, яснее те странности, которые мы наблюдали в распределении эпибентосных креветок, в особенностях состава пищи видов, относящихся к этой жизненной форме. К сожалению, сколько-нибудь достаточные материалы были собраны только по *Plesionika carinata*. Однако выводы, сделанные по результатам изучения этого вида, можно, как нам кажется, с некоторой осторожностью экстраполировать и на других хищников-оппортунистов.

Итак, нами было установлено, что *P. carinata* — гетеротопное животное, на ранних этапах онтогенеза ведущее батипелагический образ

жизни. Поэтому мы отнесли ее к бентопелагическим видам. Для нереста этот вид тоже может покидать придонные слои воды. В водах Намибии в летний период, когда был собран материал, *P. carinata* проникала дальше на юг, вероятно, вместе с Ангольским течением. Нерест, видимо, происходит в летнее время, когда креветка встречается над глубинами от 340 м до более чем 2000 м, чаще над большими глубинами. Осенью, напротив, держится над верхней частью материкового склона. Такой образ жизни позволяет объяснить некоторые особенности состава пищи у *P. carinata*.

Это детритофаг, некрофаг и отчасти нападающий хищник. Судя по единственному желудку, более, чем на 60 % объема заполненному копеподами, *P. carinata* может выступать и в роли пасущегося хищника. И коэффициент Фроермана, равный 2,31, и коэффициент доминирования, приближающийся к 100 % (то есть почти в каждом полном желудке имеется один пищевой объект, занимающий не менее 60 % объема пищевого комка) в какой-то степени отражает эту «многоликость» *P. carinata*. Вероятно, это следствие того, что креветка нападает на живую добычу, находясь в толще воды, а будучи на дне, предпочитает трупы и детрит.

В результате и возникает сочетание достаточно длинного списка пищевых объектов, встреченных в пищевых комках, с абсолютным преобладанием в них всего трех: детрита, зуфаузиид и креветок. Если к этому добавить, что детрит — донный объект питания, а зуфаузииды и встреченные в желудках креветки — обитатели макропланктона или микронектона, то становится ясно: гетеротопность *P. carinata* объясняется тем, что она одинаково активно охотится в толще воды на макропланктонных и молодь микронектонных ракообразных, и на дне питается детритом и трупами тех же пелагических жертв.

Можно полагать, что *P. carinata* демонстрирует то, что характерно для всех хищников-оппортунистов, сочетающих в течение всей жизни детритофагию и некрофагию со способом охоты нападающего хищника. Возможно, что на ранних этапах онтогенеза они, как и *P. carinata*, значительно сильнее связаны с пелагиалью, питаясь массовыми макропланктонными и микронектонными ракообразными, а позднее, в связи переходом к жизни на дне, они переходит, в основном, к детрито- и некрофагии.

Это подтверждается тем, что нами *P. carinata* встречена в питании *Merluccius polli* (Merlucciidae) и *Hoplostethus cadenati* Quéro 1974 (Trachichthyidae), ведущих донно-придонный образ жизни. Кроме того, в пелагических ловах в Намибии над большими глубинами были обнаружены ювенильные особи *P. heterocarpus*, *P. acanthonotus* и *Parapandalus longicauda*, которые тоже хищники-оппортунисты.

К этому следует добавить особенности батиметрического распределения *P. carinata* и других (западноафриканских, во всяком случае)

хищников-оппортунистов в период их нахождения на дне. Оно ограничено глубинами 300–800 м, то есть кромкой шельфа и верхней частью материкового склона вблизи границы между мезо- и батипелагиалью там, где она упирается в дно. Это дает нам основание увидеть здесь аналогию с явлением, описанным в предыдущем разделе.

Действительно, в верхней части материкового склона в тех районах, где существует хорошо развитый терригенный седиментогенез, существует «креветко-креветочная» консорция. В западноафриканских водах в нее входят вид-эдификатор облигатный детритофаг (*Nematocarcinus africanus*), диапазон батиметрического распределения которого довольно точно совпадает с таковым *P. carinata*, когда она держится на дне, а также крупные придонные креветки, нападающие хищники, из семейства Aristeidae (*Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana*) — виды-консорты, достигающие в своем батиметрическом распределении значительно больших глубин, нежели их жертва, которой служит, в основном, *N. africanus*.

Как упоминалось выше, нижняя граница батиметрического распределения *N. africanus* определяется тем, что глубины 400–700 м представляют собой трофоклин — своеобразную пограничную зону, в которой резко падает доля усвояемого 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. В результате возникает своеобразный градиент (трофоклин), достаточно стабильный для того, чтобы служить экологическим фактором. Именно он оказывается преградой для проникновения глубже детритофага *N. africanus*, и, вероятно, для *P. carinata* и других хищников-оппортунистов. С исчезновением эдификатора *N. africanus* исчезает и консорция, в результате чего бывшие консорты переходят на питание пелагическими животными, совершающими большие вертикальные миграции, т. е. переходят из детритной в пастбищную пищевую цепь.

То, что реализуется в консорции, состоящей из нескольких видов креветок и существующей столько, сколько существует источник терригенного седиментогенеза (например, река Заир), в данном случае осуществляет один вид — *P. carinata* и другие хищники-оппортунисты, но — в процессе своего онтогенеза. В районах с высоким уровнем терригенного седиментогенеза они, видимо, не могут конкурировать с видами рода *Nematocarcinus* (в западноафриканских водах — с *N. africanus*), но занимают их место там, где они отсутствуют, что наблюдается в водах Марокко, а также в районах с аридным типом седиментогенеза. Это демонстрируют *P. heterocarpus* в водах Западной Сахары и Мавритании, и *P. acanthonotus* — в водах Намибии.

Отсюда следует, что **креветки хищники-оппортунисты выступают в роли связующего звена между детритной и пастбищной трофическими сетями там, где терригенный седиментогенез ослаблен.**

## 11. Морфофункциональная основа стратегий питания у креветок

Морфология ротовых органов креветок, в данном случае мандибул, мы изучали с целью выявления эволюционных аспектов их трофоадаптогенеза (Буруковский, 1986б, 2009). Попутно, правда, мы предприняли и попытку связать особенности строения мандибул с составом пищи и способами ее добывания, но лишь для того, чтобы выявить пути их трофоадаптогенеза. Нами были изучены особенности строения мандибул у 182 видов из 29 семейств креветок, в том числе и для выявления их связи со стратегиями питания креветок.

У всех трофически неспециализированных групп ракообразных мандибулы представляют собой комплекс из режущего и жевательного отростков, основаниями соединенных друг с другом, а также трехчленного пальпа (см., например, руководство по зоологии Крумбаха: Krumbach, 1926). Тем более бросается в глаза сходство мандибул у наименее трофически специализированных форм всех высших раков, особенно у Pegasarida и Eucarida. И, несмотря на то, что в больших группах, вроде амфипод и десятиногих раков, строение мандибул очень вариативно, сильно отклоняясь от основного типа, он выделяется 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 трехчленных пальп (рис. 73).

У креветок (отряд *Decapoda*, подотряды *Dendrobranchiata* и *Pleocyemata*, в последнем — инфраотряды *Procarididea*, *Stenopodidea* и *Caridea*: Martin, Davis, 2001; De Grave, Fransen, 2011) наблюдаются все формы переходов от исходного типа к мандибулам, имеющим лишь режущий или, наоборот, лишь жевательный отростки, а также все формы редукции пальп до полного их исчезновения (формы изменения пальп мы не рассматривали).

Количество разновидностей строения мандибул, имеющих в разных таксонах креветок, довольно велико. Поэтому мы, чтобы выявить основные тренды их вариаций, выделили несколько морфотипов режущего и жевательного отростков мандибулы, сочетание которых дает конкретные морфотипы мандибул в целом:

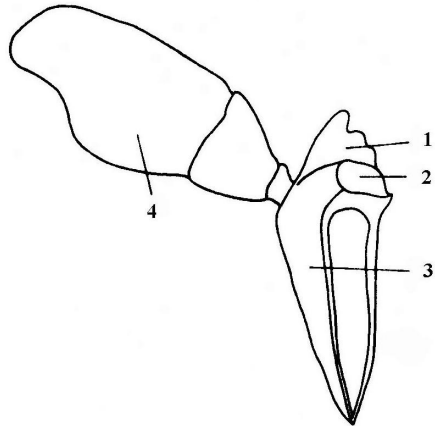


Рис. 73. Схема принципиального строения мандибулы у креветок. 1 — режущий отросток; 2 — жевательный отросток; 3 — тело мандибулы; 4 — палец

**Жевательный отросток (М — processus molaris):**

**М** — овальная или неправильно-треугольная площадка, слитая с режущим отростком.

**М<sub>1</sub>** — примерно треугольная в сечении площадка, слитая с режущим отростком, часто несколько редуцированная.

**М<sub>2</sub>** — редуцирована полностью или в виде маленького бугорка на режущем отростке.

**М<sub>3</sub>** — отросток сужается к концу, подобен по строению режущему отростку.

**М<sub>4</sub>** — в виде субцилиндрического отростка большей или меньшей длины, зазубренного на дистальном конце.

**М<sub>4А</sub>** — короткий (длина примерно равна толщине) с подковообразным режущим краем.

**М<sub>4Б</sub>** — несколько длиннее (длина в 2–3 раза больше толщины) со скошенным рабочим краем, снабженным системой коротких зубцов.

**М<sub>4В</sub>** — 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.

**И<sub>1</sub>** — пильчато-зазубренная пластинка, слита с жевательным отростком (если он есть).

**И<sub>2</sub>** — более или менее широкая изогнутая пластина, ее нижний край не слит с жевательным отростком.

**И<sub>3</sub>** — узкий, зазубренный на конце отросток, противопоставленный жевательному, с более или менее параллельными сторонами.

**И<sub>4</sub>** — узкий, зазубренный на конце отросток, сужающийся к дистальному концу, противопоставлен жевательному.

**И<sub>5</sub>** — отросток редуцирован в большей или меньшей степени, но на конце зазубрен.

**И<sub>6</sub>** — отросток шиловидный.

**И<sub>7</sub>** — отросток полностью редуцирован.

У жевательного отростка было выделено 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 (пасифейдные 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.

Для режущего придатка мандибулы было выделено восемь 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. Однако из 56 возможных сочетаний этих морфотипов большинство 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. Но из 38 возможных сочетаний у креветок было обнаружено лишь 13 (табл. 58).

Таблица 58

Сочетания морфотипов режущего и жевательного отростков мандибулы, встречающихся у креветок

Морфотипы режущего отростка	Морфотипы жевательного отростка						
	М	М <sub>1</sub>	М <sub>2</sub>	М <sub>3</sub>	М <sub>4А</sub>	М <sub>4Б</sub>	М <sub>4В</sub>
И							
И <sub>1</sub>	+	+	+				
И <sub>2</sub>						+	
И <sub>3</sub>						+	
И <sub>4</sub>			+			+	
И <sub>5</sub>						+	
И <sub>6</sub>			+				
И <sub>7</sub>					+	+	+

Это позволило реконструировать два направления «эволюции» мандибул от исходного типа. Каждое из них сводится к той или иной степени редукции одного из придатков. Получаются два непрерывных ряда, позволяющих словно пунктирно проследить этот процесс от семейства к семейству (рис. 50 и 51). Обнаружилось, что для многих семейств строение мандибулы настолько характерно, что позволяет, наоборот, по строению мандибул идентифицировать принадлежность, например, остатков съеденной хищником креветки к конкретному семейству. Следовательно, строение мандибул может служить таксономическим признаком уровня семейства. Исходя из понимания этого, кстати, мы и выделили креветок из родов *Pelagopenaeus* и *Funchalia* (Dendrobranchiata, Penaeidae) в отдельное подсемейство Funchaliinae (Буруковский, Роменский, 1991).

Анализ такой связи возможен лишь при наличии достаточно устойчивейшей 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).

В новой концепции классификации современных Crustacea (Martin, Davis, 2001), в том числе и десятиногих раков, подотряд Natantia исчез. Креветки теперь представляют собой три подотряда отряда Decapoda: Dendrobranchiata с двумя надсемействами Penaeoidea и Sergestoidea, и подотряд Pleocyemata с тремя инфраотрядами: Procarididea, Stenopodidea и Caridea.

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 Де Грэйва и Франсена (De Grave, Fransen, 2011), а Penaeoidea и Sergestoidea, в дополнение к предыдущей работе, — Перес Фарфанте и Кенсли (Perez Farfante, Kensley, 1997).

У всех пенеидных креветок (подотряд Dendrobranchiata) (рис. 74, 75) мандибулы очень сходны. Исключение — рода *Funchalia* и *Pelagopenaeus* из семейства Penaeidae. 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 примерно с одинаково развитыми режущим и жевательным отростками (семейства Solenoceridae и Penaeidae; последнее — без подсемейства Funchaliinae).

Шифр морфотипа	Морфотипы	Шифр морфотипа	Морфотипы
ИМ○		И <sub>4</sub> М <sub>3</sub> ∞	
И <sub>1</sub> М⊕		И <sub>4</sub> М <sub>4Б</sub> ⊕	
И <sub>4</sub> М <sub>1</sub> ⊕		И <sub>5</sub> М <sub>4Б</sub> ⊕	
И <sub>4</sub> М <sub>2</sub> □		И <sub>8</sub> М <sub>2</sub> ◁	
И <sub>2</sub> М <sub>4Б</sub> ⊕		И <sub>7</sub> М <sub>4А</sub> ◐	
И <sub>3</sub> М <sub>4Б</sub> ⊕		И <sub>7</sub> М <sub>4Б</sub> ⊕	
		И <sub>7</sub> М <sub>4В</sub> ◐	

Рис. 74. Основные морфотипы мандибул у креветок (ключ к табл. 58 и рис. 77)

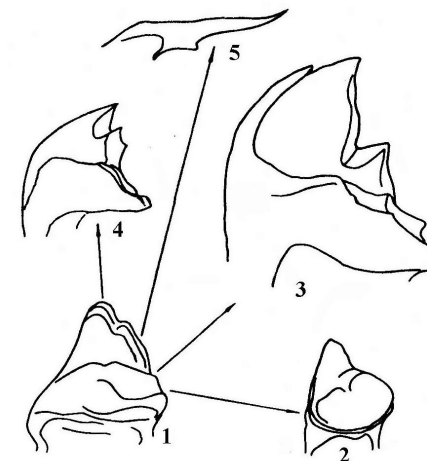


Рис. 75. Схема путей специализации мандибул у пенеидных креветок: 1 — Penaeidae без Funchalia; 2 — Sicyonidae; 3 — Aristeidae; 4 — Sergestidae; 5 — Funchalia из Penaeidae

Б. Режущий отросток развит сильнее жевательного (Aristeidae, Sergestidae).

В. Имеется лишь режущий отросток в виде шилоподобного острия (подсемейство Fuchaliinae из семейства Penaeidae с двумя родами).

Г. Режущий отросток с нерасчлененным краем, заметно уступает по размерам овальному жевательному отростку (Sicyonidae).

В пределах этого подотряда, как в миниатюре, отражены основные тенденции адаптациогенеза 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 Sicyonidae (рис. 75).

В пределах инфраотряда Caridea эти тенденции выражены значительно сильнее (рис. 76, но детальнее — табл. 59). Все надсемейства можно выстроить в два ряда, начинающиеся с самого примитивного семейства Procarididae (инфраотряд Procarididea) с двумя родами (*Procaris* Chace, Manning, 1972 с пятью видами) и монотипическим *Vetericaris* Kensley, Williams, 1986) (De Grave, Fransen, 2011). Его представители со-

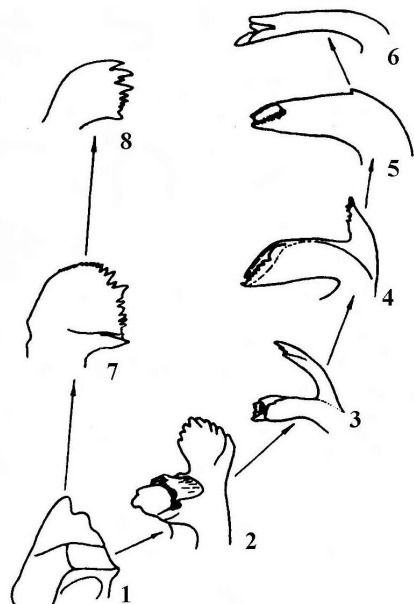


Рис. 76. Основные пути специализации мандибул у каридных креветок (от исходного «пенеидного» типа): 1 — Penaeidae; 2 — Nematocarinidae; 3 — Pandalidae; 4 — Hippolytidae; 5 — Gnathophyllidae; 6 — Crangonidae; 7 — Acanthephyridae; 8 — Pasiphaeidae

храняют 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 они очень похожи на мандибулы Penaeidae.

Одна ветвь, демонстрирующая редукцию жевательного отростка, может быть прослежена от Procarididea через Stylodactyloidea и Oplophroidea — к Pasiphaeidea. 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 Gnathophyllidae — облигатное отсутствие такового.

То же самое в надсемействе Alpheoidea: от Alpheidae, 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 Alpheoidea надсемейства Processoidea. В его состав входит единственное семейство Processidae с тремя родами, представители которых вообще не имеют режущего отростка мандибул.

Своеобразное исключение составляет надсемейство Pandaloidea, в двух семействах которого (Pandalidae и Thalassocarididae) все виды характеризуются очень сходными мандибулами, зато вот у единственного вида из сближаемого с ними надсемейства Phyetocaridoidea — батипелагического *Phyetocaris 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 к наиболее продвинутым таксонам, 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 Nematocarinidae 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 Stylodactylidae, пелагические Oplrophoridae, Acanthephyridae и Pasiphaeidae), а режущего — при переходе от эпибентосного образа жизни к зарывающемуся (Cragonidae, Processidae) или к другому экологически равноценному образу жизни.

Имеются и исключения, о которых мы упоминали выше. В пределах Pandalioidea хорошо выражен переход от эпибентосного к придонно-пелагическому образу жизни (Буруковский, 1981, 1982, 1986б). Казалось бы, пелагический (вернее, планктонный) *Physetocaris microphthalma* — конечный этап данного пути. Однако у него редуцирован режущий отросток, а не жевательный. Но по Чиндоновой (1959), оставшийся жевательный отросток не имеет жевательной поверхности, утратив строение и функцию, для этого отростка присущие. *Ph. microphthalma* — 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; De Grave, Fransen, 2011) монотипическое семейство Physetocarididae выделили в отдельное надсемейство Physetocaridioidea с единственным видом, демонстрирующим некоторые черты сходства с пандалоидными креветками. Он производит впечатление реликта, некоего осколка давно исчезнувшей фауны пелагических креветок. И это подчеркивает то, что адаптивные изменения мандибул креветок демонстрируют все признаки телогенеза.

Несомненно, ведущую роль в адаптиогенезе мандибул имеет характер питания, который в какой-то степени определен биотопом, и что особенности строения каждого морфотипа мандибул функциональны.

Мандибулы в первую очередь служат для первичной обработки пищи перед ее поступлением в кардиальный отдел желудка. Их исходная форма (см. рис. 73), сочетающая возможность и разрезания, и растирания пищи, говорит об их исходной 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 в большинстве групп ракообразных.

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 (Lagardère, 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* Dana, 1850 писал Павлов (2000), а о Sergestidae — Ренфро и Перси (Renfro, Percy, 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* H. Milne-Edwards, 1830 и *Peisos* Burkenroad, 1945, в другую — к океаническим мезопелагическим родам *Sergestes* sensu lato и *Sergia* sensu lato, а также абиссальному *Petalidium* Spence Bate, 1881, а второе семейство (Luciferidae) содержит семь 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* sensu lato и *Sergia* sensu lato — нападающие и пасущиеся хищники, питающиеся преимущественно мезо- и макропланктоном, а также микронектонными организмами (обзор — Буруковский, 2009). 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 тоже относится к наиболее примитивным среди каридных креветок наравне с Nematocarcinidae и некоторыми другими семействами (Balss, 1957; Holthuis, 1993; Thompson, 1967; De Grave, Fransen, 2011).

Пищевое поведение *Procaris ascensionis* Chace, Manning, 1972 (Provezano, 1978; Abele, Felgenhauer, 1985) несколько схоже с таковым у эуфаузиевых. Прокаридиды 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).

Пресноводные креветки семейства Atyidae имеют более сложные адаптации к добыванию пищи и своеобразный смешанный тип питания. Специфические щетки из щетинок на клешненосных 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*



(валидное имя вида нам неизвестно, так как он отсутствует в каталоге каридных креветок: De Grave, Fransen, 2011) сочетание «пастбищного питания» (термин автора, который подразумевает под этим соскребывание 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 (стратегия хищников-собирачелей — см. выше, а также Буруковский, 2009). Не случайно, что подавляющее большинство примитивных креветок характеризуется именно этими способами добывания пищи. Можно упомянуть 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 (рис. 77).

Малоспециализированные хищники-собиратели обитают преимущественно на шельфе, будучи членами таксоцены зарывающихся креветок. Редукция жевательного отростка происходит параллельно с уменьшением связи с грунтом и превращением креветок в нападающих хищников из таксоцены придонных и батипелагических креветок верхней части материкового склона.

У пенеидных креветок это завершается в подсемействе Funchaliinae полным исчезновением жевательного отростка и переходом преимущественно к никтиэпипелагическому и мезопелагическому образу жизни,

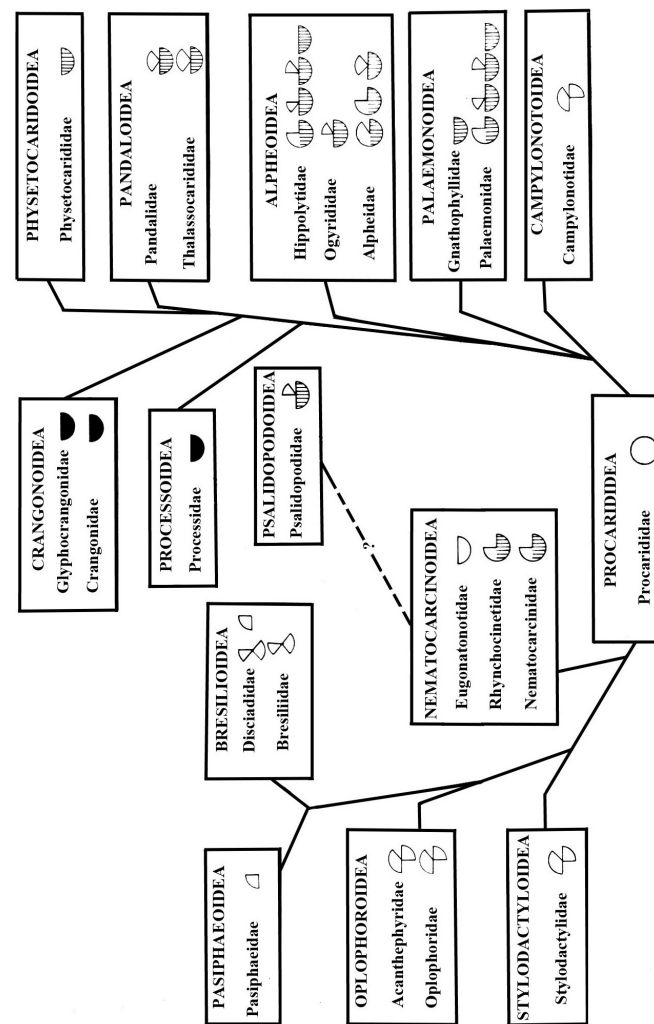


Рис. 77. Схема основных путей специализации мандибул у каридных креветок (расшифровка пиктограмм — как на рис. 74)

Морфотипы мандибул у креветок с разными способами добывания пищи из разных местообитаний

Виды	Морфотипы мандибул						Таксоцен	Жизненная форма	Способ питания
	ИМ	И <sub>1</sub> М <sub>1</sub>	И <sub>6</sub> М <sub>2</sub>	И <sub>1</sub> М <sub>2</sub>	И <sub>2</sub> М <sub>46</sub>	И <sub>3</sub> М <sub>46</sub>			
1. <i>Parapenaopsis atlantica</i>	+						Ш	3	ХС
2. <i>Sicyonia galeata</i>	+						Ш	3	ХС
3. <i>Farfantepenaeus notialis</i>	+						Ш	3	ХС
4. <i>Parapenaeus longirostris</i>	+						КШ	3	ХС
5. <i>Solenocera africana</i>	+						КШ	3	ХС
6. <i>Hymenopenaeus chacei</i>	+						ВЧС	ЭБ	ХС
7. <i>Aristeus vahdens</i>	+						ВЧС	П	НХ
8. <i>Aristeopsis edwardsiana</i>	+						ВЧС	П	НХ
9. <i>Aristeomorpha foliacea</i>	+						ВЧС	П	НХ
10. <i>Acanthephyra pelagica</i>		+					ВЧС	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>				+			ВЧС	БП	НХ
16. <i>Nematocarcinus africanus</i>					+		ВЧС	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

\* Ш — шельф; КШ — кромка шельфа; ВЧС — верхняя часть склона; НЧС — нижняя часть склона; ПЕЛ — пелагиаль;

\*\* 3 — зарывающиеся; ЭБ — эпибентосные; П — придонные; БП — батипелагические; БПИЗ — батипелагические интерзональные;

\*\*\* ХС — хищники-собиратели; НХ — нападающие хищники; ДФ — детритофаги; ХО — хищники-оппортунисты.

а у каридных — редукцией этого отростка в семействе Pasiphaeidae с его придонными и батипелагическими видами — ярко выраженными нападающими хищниками.

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, 2009). Это же относится к представителям семейств Stangonidae и Glyphocrangonidae (Соколова, 1957; Wenner, 1978; Gore, 1985a; Буруковский, 2009; Буруковский, Трунова, 2007). Все эти креветки очень тесно связаны с дном.

Следовательно, редукция как режущего, так и жевательного отростков мандибулы словно маркирует эволюцию креветок 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 к разным таксоценом. Среди них узкоспециализированные креветки (например, комменсалы из подсемейства Pontoniinae: питаются мукусом, выделяемым их хозяевами (Hirpeau-Jacquotte, 1972; Schuhmacher, 1973). Правда, Марин и Бритаев (2014), исследовавшие питание креветок-комменсалов кораллов рода *Galaxea* Oken 1815 (Scleractinia, Euphyllidae), описывают некоторое расхождение по способам питания: от типичного комменсализма с питанием мукусом и поврежденными частями тела кораллов до чего-то, похожего на собирательство и на прямое повреждение тела хозяев. Это может объяснить наличие у них промежуточных морфотипов мандибул.

Отдельно стоят креветки-чистильщики, поедающие эктопаразитов и некротизированные ткани с покровов своих «клиентов» (Буруковский, 1981). Их можно было отнести к таким малоспециализированным бентофагам, как хищники-собиратели, но специализированными их делают особенности поведения и взаимоотношения с рыбами, которых они «обслуживают».

К сожалению, мы почти не имеем материалов по питанию верхне-сублиторальных креветок. В этой глубинной зоне доминируют представители трех семейств — Alpheidae, Hippolytidae и Palaemonidae, демонстрирующих (особенно креветки из 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 редуции режущего отростка, у многих представителей этих семейств, трофоадаптациогенез направлен здесь в сторону возникновения донных хищников.

Приведенный выше краткий обзор состава пищи у некоторых креветок рода *Alpheus* хорошо это иллюстрирует.

На кромке шельфа и в верхней части материкового склона Западной Африки среди каридных креветок доминируют по доле в общей биомассе креветок на единицу протральной 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, с первого взгляда наблюдаются все известные нам способы добывания пищи (кроме фильтрации). Нам раньше казалось, что 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 (Буруковский, 2009). Более точный анализ известных нам данных (см. выше) позволил предположить, что некоторая мультифункциональность мандибул и сохранение своеобразного промежуточного положения среди других креветок есть следствие того, что все они резко гетеротопные животные. Они способны на дне питаться, в основном, детритом, и отрывать от него достаточно далеко, превращаясь в планкто-макропланктофагов.

Род *Plesionika*, например, обитающий в нижней части шельфа, на его кромке и в нижней части склона, представлен хищниками-оппортунистами. Внутри рода 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 бенто-пелагические, а придонные или пелаго-бентосные формы.

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 (*P. martia* в водах Марокко) и одновременно придонными

хищниками, активно питающимися макропланктоном (эуфаузидами) (Буруковский с соавт., 1982; Буруковский, 1989, 2009, а также см. выше).

Это же относится и к более специализированному роду *Parapandalus* (Буруковский, 1982, 2009, а также см. выше). *Parapandalus longicauda* — эпибентосный хищник-оппортунист кромки шельфа, а верхнесклоновый *P. brevipes* — питается и копеподами, и детритом, то есть на дне и над дном (рис. 78).

Дальнейшее логическое продолжение — склоновый 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. У всех у них, хоть и в меньшей степени, в желудках присутствует детрит.

Следовательно, при сохранении способа обработки 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 неполны, так как ротовой аппарат креветок не исчерпывается мандибулами, а при добывании пищи очень важную роль играют первые две пары переопод.

Исходя из этого, мы пришли к выводу, 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 редуцией режущего или жевательного отростков мандибул. Это происходило в истории креветок

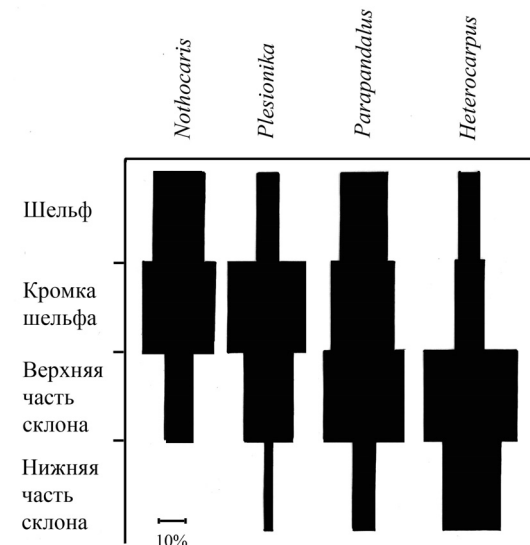


Рис. 78. Батиметрическое распределение креветок родов *Plesionika* (с под родами *Nothocaris* и *Plesionika*), *Parapandalus* и *Heterocarpus*

неоднократно и привело к многочисленным параллелизмам в строении мандибул у креветок разных таксономических групп, к постоянному появлению одних и тех же адаптаций. **Изменения мандибул, как в зеркале, отражают особенности эволюции креветок, представляющей собою типичный телогенез** (Буруковский, 2009). Кроме этого, из вышесказанного вырисовывается, что **в этом процессе принципиально важную роль играет кромка шельфа и верхняя часть материкового склона до глубин 800 м.**

Для групп (надсемейств) каридных креветок, характеризующихся наибольшим кладогенезом (*Palaeomonidea*, *Alpheoidea*) и обитающих преимущественно на шельфе, чрезвычайно характерно появление видов с редуцированным режущим отростком мандибул в апоморфных семействах и родах. Это говорит о направленности трофоадаптациогенеза в сторону специализированного донного хищничества (Буруковский, 1986б, 2009).

Однако морфологические аспекты адаптаций креветок к разным способам добывания пищи лишь отчасти соответствуют экологической структуре таксоценов. С одной стороны, у всех креветок таксоцена батипелагиали обязательно наблюдается та или иная степень редукции жевательного отростка, вплоть до его полного исчезновения у креветок семейства *Pasiphaeidae* и *Lucaya bigelowi* Chase, 1939 (*Disciadidae*). У хищников-оппортунистов имеются мандибулы, позволяющие им питаться и детритом, и быть нападающими хищниками-макропланктофагами в пелагиали.

А вот среди зарывающихся креветок, доминирующих на шельфе, присутствуют виды с мандибулами слабо специализированными (представители семейства *Penaeidae*), и с узко специализированными (вплоть до полного исчезновения режущего отростка): представители семейств *Processidae* и *Crangonidae*). Первые доминируют в тропиках и субтропиках, а вторые распространены от арктических до антарктических широт, от уреза воды до абиссали, но на уровне отдельных видов более многочисленны в бореальных и субарктических регионах обоих полушарий, так сказать, в «лице» представителей семейства *Crangonidae*.

Когда мы работали над статьей, которая легла в основу этой главы (Буруковский, 1986б), 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 выполнить 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, 2012). Поэтому сейчас мы можем утверждать, что наибольших глубин достигли креветки не двух (Буруковский, 1986), а четырех семейств (*Aristeidae*, *Nematocarcinidae*, *Crangonidae* и *Glyphocrangonidae*).

Креветки первого семейства, относительно бедного видами, несмотря на то, что они относятся к жизненной форме придонных креветок, в абиссали — бентоядные, очень плохо исследованные виды. Второе можно считать одним из наиболее примитивных среди каридных. Его члены — преимущественно облигатные детритофаги, наиболее многочисленные на материковом склоне. Абиссальные представители семейства, как выяснилось в последнее время, тяготеют к окрестностям гидротермальных вентов (Martin, Haney, 2005), где становятся членами детритной пищевой цепи второго рода, потребляя детрит, образующий ореолы рассеивания вокруг гидротермальных оазисов (Буруковский, 2012), и, возможно, переходят от детритофагии на другие источники питания (Komai, Segonzac, 2005).

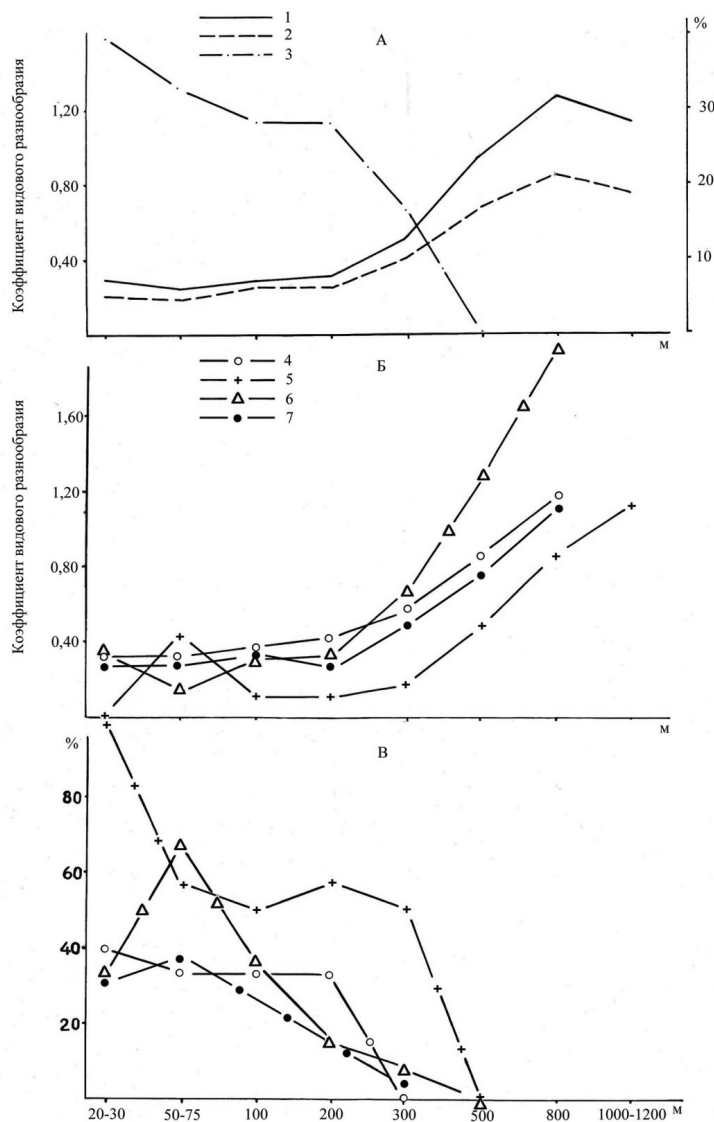
В двух других семействах (*Crangonidae* и *Glyphocrangonidae*) у всех креветок мандибулы без режущего отростка, то есть адаптированы именно к бентофагии. Это вполне согласуется с представлениями Бирштейна и Виноградова (1971) о том, что абиссаль завоевана группами, которые были преадаптированы к этому своим типом питания непосредственно на дне.

## 12. О роли верхней части материкового склона в эволюции океанической фауны

На страницах этой книги неоднократно по разным поводам упоминается верхняя часть материкового склона на глубинах 600–800 и до 1000 м. Именно в этом диапазоне глубин наблюдается наивысшая частота встречаемости креветок в уловах, так же как наибольшее количество видов креветок, среднее количество видов в одном улове. Это чисто фаунистические характеристики. Чтобы их объединить, мы использовали такой показатель уровня структурированности фауны, как коэффициент видового разнообразия.

Эта интегральная характеристика принципиально отличается от использованных выше тем, что представляет собой не только функцию от числа видов в данной точке, но и их удельных численности или биомассы, так как они пропорциональны плотности поселений. Следовательно, коэффициент Глисона действительно отражает определенным образом структуру таксоценов. Чем он выше, тем сложнее структура поселений креветок. Это особенно хорошо проявляется, когда мы имеем дело с одновидовыми поселениями, то есть когда независимо от численности или биомассы коэффициент Глисона равен 0.

В связи с этим распределение случаев с нулевым коэффициентом мы рассматриваем отдельно (рис. 79, В). С глубиной ЧВ поселений с ну-



**Рис. 79.** Изменения видового разнообразия креветок: А — суммарные; Б — в разных районах; В — частота встречаемости одновидовых поселений креветок в разных районах: 1 — коэф. Глисона, рассчитанный по численности; 2 — по биомассе; 3 — частота встречаемости одновидовых поселений креветок на разных глубинах; 4, 5, 6 и 7 — коэф. Глисона и частота встречаемости одновидовых поселений креветок, соответственно, в водах Марокко, Западной Сахары, Центрально-Восточной Атлантики и Мавритании

левым коэффициентом видового разнообразия уменьшается до нуля в верхней части материкового склона.

Абсолютные величины коэффициента Глисона, определенные по численности и биомассе, различны, но изменяются почти параллельно друг другу (рис. 79, А), и разница между ними с увеличением глубины возрастает. Это говорит об увеличении доли крупных креветок в таксоценозах больших глубин. В дальнейшем мы используем коэффициенты, рассчитанные лишь по численности.

Для всех районов (рис. 79, Б) характерно практическое сходство и относительное постоянство коэффициента видового разнообразия в пределах шельфа и его резкое увеличение на материковом склоне: в три-четыре раза по сравнению с шельфом и его кромкой. Исходя из того, что уровень видового разнообразия суть отражение сложности структуры (в данном случае таксоценозов креветок), можно сделать следующие выводы. Во-первых, для креветок западноафриканского шельфа характерны относительно простые и практически совпадающие во всех исследованных регионах уровни сложности структуры таксоценозов креветок. Во-вторых, во всех исследованных регионах наблюдается закономерное возрастание сложности структуры поселений креветок с увеличением глубины. Наконец, в третьих, пик видового разнообразия креветок, как и следовало ожидать, приходится на глубины примерно 800 м. Кроме всего прочего, это граница между мезо- и батипелагиалью в том месте, где она «упирается» в дно. После всего, сказанного выше, ясно, что это не случайно.

Так же, как и увеличение среднего количества креветок в одном улове, возрастание коэффициента видового разнообразия в верхней части материкового склона должно быть вызвано появлением специфических взаимоотношений между видами, так как сложность структуры обусловлена в первую очередь внутренними причинами. По Одуму (1975) разнообразие невелико в физически контролируемых экосистемах, увеличиваясь в экосистемах, контролируемых биологическими факторами. Следовательно, таксоцен креветок верхней части материкового склона — не просто совокупность видов, объединенных лишь топически. Сложность его структуры говорит о существовании здесь биотических связей именно между креветками, в противоположность таксоценозам шельфа и его кромки, структура которых регулируется прежде всего абиотическими факторами. Среди последних, вероятнее всего, главенствующую роль играет мозаичность распределения субстратов в каждом конкретном районе (см. выше, а также Буруковский, 1978, 1989; Буруковский, Роменский, 1985).

И действительно, именно на верхнюю часть материкового склона приходится своеобразная ось симметрии закономерных изменений с глубиной экологической структуры таксоценозов креветок. Именно

на этих глубинах все жизненные формы креветок представлены примерно в равных долях, образуя «многоэтажный» таксоцен креветок (рис. 38). Причина его появления — существование здесь в районах с хорошо выраженным терригенным осадкообразованием гумидного типа креветко-креветочной консорции, завязанной на детритную пищевую цепь. Видами-эдификаторами этих консорций служат креветки, по типу питания облигатные или факультативные детритофаги, а видами-консортами — крупные придонные креветки, нападающие хищники, креветкоеды.

Как было показано выше, эти консорции ограничены трофоклинами: сверху — глубиной, на которой перестает ощущаться воздействие на донную фауну пастбищной трофической цепи, то есть глубинами примерно 300 м, а снизу — глубиной примерно 800 м, так как глубже доля азота в детрите падает очень низко, а доля непредельных углеродов в нем, наоборот, возрастает настолько, что детрит становится недоступен для бактерий.

Именно эти глубины ограничивают снизу ареал креветок-детитофагов, видов-эдификаторов, в зонах с терригенным осадкообразованием гумидного типа и, значит, само существование консорции. В результате этого бывшие креветки-консорты переходят в пелагиаль, переключаясь на жертв из пастбищной трофической сети.

Описанные нами закономерности батиметрического распределения креветок, вероятнее всего, лишь частный случай изменения структуры донной фауны с глубиной. Оказывается, именно в этой глубинной зоне наблюдается максимум видового разнообразия гастропод в северо-западной части Атлантического океана, а также макробентоса вообще (Рекс, 1979). Этот же автор несколько позднее пришел к выводу, что мегафауна (то есть по его представлениям видовое разнообразие эпифаунных животных, обнаруживаемых на подводных фотографиях) возрастает с глубиной от границы между шельфом и склоном (по нашим представлениям — от кромки шельфа), достигая максимума в средней или нижней батии, и затем уменьшается на абиссальном плато по мере удаления от материков (Rex, 1981).

Наконец, Ришер де Форже с соавт. (Richer de Forges et al., 2013), подводя итог почти сорокалетним исследованиям в рамках программы MUSORSTOM-TDSB (Национального музея естественной истории Франции, Института по делам науки и культуры бывших колоний и заморских территорий Франции, и журнала «Тропический глубоководный бентос»), пришли к выводу, что глубоководная фауна тропиков очень разнообразна в верхней части батимальной зоны, и что некоторые экосистемы жестких грунтов и крутых обрывов, очень трудных для сбора материалов, тем не менее, характеризуются высоким видовым богатством.

Это позволяет нам предложить гипотезу о том, что **верхняя часть материкового склона на глубинах 800–1000 м представляет собой подобие**

**«динамического триггера», то есть некое подобие переключателя, способного неопределенно долгое время находиться в одном из двух устойчивых состояний. Он срабатывает при изменениях напряжений. «Уровнем напряжения» для нашего «триггера» служит уровень терригенного седиментогенеза (то есть источника ресурсов — «напряжения»), «импульсы» которого меняются в пространстве и времени. А это определяет судьбу тех форм из фауны креветок (и, возможно, не только креветок) шельфа, которые вытесняются волнами постоянно идущего кладогенеза с шельфа на его кромку и верхнюю часть склона. Именно здесь решается вопрос, куда им уходить: вдоль дна в абиссаль или в толщу воды?**

### 13. Об особенностях эволюционного процесса у креветок

Последний обзор исследований, посвященных изучению эволюции креветок (Fransen, De Grave, 2009), продемонстрировал, что лишь небольшая их часть была подвергнута филогенетическим исследованиям на высоком и низком таксономических уровнях как чисто морфологическими методами, так и с использованием молекулярных маркеров. В этом обзоре в частности были выявлены многочисленные противоречия между результатами исследований, как основанных на тех или других подходах, так и в пределах самих этих исследований.

Среди целей, которые мы ставили перед собой при написании этой книги, не было эволюционных исследований креветок (что следует из самого названия книги). Однако ранее (Буруковский, 1986б, 2009), а также в одном из предыдущих разделов этой книги, в процессе изучения строения мандибул у креветок, нами было показано, что возможности эволюционных изменений трофического модуля креветок исчерпаны и они представляют собой телогенез, то есть эволюцию в сторону узкой специализации, в процессе которой новые «игроки» на эволюционной «арене» демонстрируют раз за разом адаптации, аналогичные предыдущим. Следовательно, это изменения, находящиеся в той же плоскости по своему уровню организации, что и у предыдущих групп.

В данном разделе мы делаем попытку реконструкции особенностей эволюционного процесса у креветок, используя другие подходы. Для того чтобы излагаемое далее было понятнее не только узким специалистам по креветкам, мы предлагаем их краткую общую характеристику.

Под названием «креветки» или, как пишут в англоязычной литературе, “shrimp-like Decapoda” (Fransen, De Grave, 2009), понимают бывший

подотряд Natantia отряда Decapoda. Сегодня это две группы десятиногих ракообразных (Decapoda, Crustacea), объединяемых в подотрядах Dendrobranchiata Bate 1888 и Pleocyemata Burkenroad 1963. На сентябрь 2011 г. они насчитывали 4048 видов.

В подотряде Dendrobranchiata 533 вида в 68 родах, объединяемых в два надсемейства: Penaeoidea (с пятью семействами) и Sergestoidea (с двумя семействами) (De Grave, Fransen, 2011). Креветки надсемейства Penaeoidea преимущественно обитатели шельфа и его кромки в тропиках и южной части субтропиков. Но среди них имеются и абиссальные виды. В Черном море представители этого надсемейства неизвестны, хотя имеются одиночные находки особей, видимо, случайно попавших сюда из восточного Средиземноморья (Anosov et al., 2012).

Представители семейства Penaeidae, самого богатого видами, обитают на шельфе и его кромке. Некоторые из них часть жизни проводят в солончатых лагунах. Это донные, зарывающиеся креветки. Все виды, у которых мы изучали питание, используют стратегию хищника-собиравателя. Исключение — эпи- и мезопелагические креветки из родов *Funchalia* с четырьмя видами и монотипического рода *Pelagopenaeus*, таксономический статус которых нам неясен, хотя все таксономисты относят их к Penaeidae. Они типичные нападающие хищники. К донным же относятся креветки семейства Sicyonidae с единственным родом и 52 видами. Они обитают на шельфе и его кромке, не заходя глубже 500 м. Возможно, это самая «молодая» группа пенеоидных креветок. Креветки семейства Solenoceridae, которое по количеству видов уступает только семейству Penaeidae (правда, в три раза: 83 вида в 9 родах) заселили весь шельф и его кромку чуть ли не от уреза воды до глубин примерно 500 м (род *Solenocera* с 37 видами), весь материковый склон, а род *Gordonella* Tirmizi, 1960 с тремя видами — это настоящие батипелагические креветки с неокрашенным полупрозрачным мембраноподобным панцирем и отчасти с редуцированными переоподами. Обитают в нижней части склона, достигая ложа океана. Еще контрастней выглядит род *Haliporus* тоже с тремя видами. Один из них — *H. taprobanensis* — обитатель верхней части материкового склона на глубинах 520–1650, чаще всего 700–850 м. Второй — *H. thetis*, известный пока лишь по четырем находкам из абиссали западной части Индийского (глубины 2300–3625 м). Наконец, третий, *H. curvirostris*, известен лишь по двум находкам, одна из которых рядом с Марианской впадиной северо-восточней Марианской о-вов, на глубине 5700 м, а вторая, значительно восточнее и южнее, (юго-западной архипелага Туамоту, на глубине 4361 м (Crosnier, 1988; Perez Farfante, Kensley, 1997).

Следующее семейство — Aristeidae всего с 26 видами в 9 родах. Они освоили придонные слои океана на глубинах от кромки шельфа до абиссали. И несмотря на то что могут только стоять на дне, на всех

глубинах, хотя бы в первой половине онтогенеза, они топически и трофически связаны с дном. О них было достаточно написано выше.

Последнее семейство — Venthescymidae с 39 видами в 5 родах, объединяет бати- и мезопелагических креветок, потерявших связь с дном, зато приобретших типичные для пелагических креветок мягкие покровы, заметно редуцированные, утончившиеся две последние пары переопод, непригодные для передвижения по дну, и несколько гипертрофированные плеоподы (Perez Farfante, Kensley, 1997).

Второе надсемейство Dendrobranchiata — Sergestoidea — содержит два семейства. Оба они облигатно пелагические, но маленькое семейство Luciferidae всего с одним родом и семью видами сильно специализированные мелкие эпипелагические креветки, которые можно считать обитателями планктона.

Общая особенность репродуктивной биологии подавляющего большинства дендробранхиат — отсутствие заботы о потомстве. Они нерестятся прямо в воду. Лишь креветки семейства Luciferidae приспособились вынашивать небольшое количество относительно мелких яиц под полуредуцированной головогрудью на исхиумах переопод 3 (Brooks, 1882). Второе семейство — Sergestidae значительно богаче видами (11 родов и 101 вид). Один из его родов — *Acetes* H. Milne-Edwards, 1830, с 12 видами и подвидами, обитатели пелагических вод тропических и, реже, субтропических шельфов. Прочие виды — эпи-, мезо- и батипелагические креветки (Judkins, Kensley, 2008, Vereshchaka, 2000, 2010).

Подотряд Pleocyemata охватывает семь восьмых всех известных на 2011 год видов креветок. Общая их экологическая особенность — забота о потомстве, выражающаяся в вынашивании яиц на плавательных ножках абдомена — плеоподах. Подотряд подразделяется на три инфраотряда. Первый, Procarididea, включает в себя единственное семейство Procarididae с двумя родами: *Procaris* Chace, Manning, 1972 с 6 видами, и монотипический *Vetericaris* Kensley, D. Williams, 1986. Это обитатели рефугиумов на вулканических островах. Ими служат сообщающиеся с морем полости, образовавшиеся в застывших лавовых потоках в результате растворения морем их внутреннего содержимого.

Следующий инфраотряд — Stenopodidea. В него входят три узко специализированных семейства. Одно из них монотипическое Macromaxillocarididae. Семейство Spongicolidae, с 40 видами в семи родах включает в себя виды, сожительствующие со стеклянными губками, а Stenopodidae, с 30 шельфовыми видами в четырех родах, тяготеет к коралловым рифам. Среди родов этого семейства наиболее знаменит у ныряльщиков и подводных фотографов яркостью окраски и сложным поведением род *Stenopus* Latreille, 1819. Креветки этого рода устраивают своеобразные «станции очистки» рыб от остатков пищи во рту и экзопаразитов на поверхности тела (Буруковский, 1981б).

Последний инфраотряд — Caridea, содержит всех остальных креветок (14 надсемейств, 34 семейства, 389 родов, 3438 видов). Caridea остается второй по богатству видов группой в отряде Decapoda после крабов (Brachyura), уступая им в два раза (De Grave, Fransen, 2011).

Среди всего этого многообразия полностью доминирует семейство Palaemonidae (981 вид). Оно состоит из двух подсемейств. Первое — Pontoniinae богаче видами (602) благодаря переходу к комменсализму у различных групп морских беспозвоночных: от типа Cnidaria (кораллы) до типа Mollusca (у двустворчатых). Креветки подсемейства Palaemoninae с 379 видами (лидер — род *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 с 243 видами), активно осваивают пресные воды, не теряя связи с морем и солоноватыми водами. Далее следует семейство Alpheidae (663 вида, из которых 286 относятся к роду *Alpheus* Fabricius, 1798, освоившему разнообразные биотопы, в том числе демонстрируя синоیکیю в норах с рыбами из семейства Gobiidae, и тому подобное. На третьем месте находится семейство Atyidae, креветки которого освоили пресные воды тропиков и субтропиков. В него входят 469 видов, из них 290 видов относятся к роду Caridina. Креветки этого рода заселили в том числе все мелкие речки тропиков, причем чуть ли не в каждой речке — свой вид. Они настолько модны сейчас у аквариумистов из-за своей красочности и способности к межвидовому скрещиванию, в результате которого получаются удивительно красивые гибриды, что на них объявлена буквально охота в мировом масштабе. Ведется она отнюдь не таксономами. На рынок попадают все новые и новые виды из неизвестных мест обитания. Ловцы каридин не озабочиваются точной географической привязкой и этикетированием добычи. Рынок в результате этого заполнен креветками неизвестного происхождения и их гибридами с другими видами рода. На вопрос автора о состоянии таксономических исследований группы известный специалист по десятиногим ракам М. Тюркай (М. Türgay) ответил: «Это уже не проблема таксономистов, а проблема любителей». Представители этих трех семейств, демонстрирующих активный кладогенез на шельфе, в солоноватых и пресных водах, составляют половину от всего количества видов каридных креветок. Это свидетельствует не только об активном идущем процессе видообразования креветок на мелководьях тропической климатической зоны, но и победоносном освоении креветками пресных вод тропиков и субтропиков.

Наряду с богатыми видами семейств, имеются 12 семейств с единственным родом, некоторые из них вообще монотипические, то есть имеют единственный вид. Пример — надсемейство Phyetocarididea с единственным семейством Phyetocarididae и единственным видом *Phyetocaris microphthalmia* Chace 1940 (De Grave, Fransen, 2011).

В целом же каридные креветки заселили весь Мировой океан — от супралиторали до абиссали, освоили пресные воды на поверхности

земли и под землей (в пещерах). Среди них есть зарывающиеся и живущие в укрытиях, эпибентосные, придонные, придонно-пелагические, пелаго-бентосные, и, наконец, пелагические формы. Они могут быть травоядными и хищными, детритофагами и некрофагами, комменсалами и демонстрировать очень сложные формы взаимоотношений с другими представителями животного мира (например, упомянутые выше креветки-чистильщики из разных таксономических групп, или раки-щелкуны, сожительствующие с рыбами и другими гидробионтами). У последних обнаружены к тому же виды-двойники.

В основу нашей попытки реконструировать по косвенным признакам основные направления эволюционных процессов, приведших мировую фауну креветок к наблюдаемому ныне состоянию, положены наблюдения и выводы, сделанные в процессе пятидесятилетних исследований в области систематики, фаунистики и экологии креветок из самых разных таксономических групп. Предварительные соображения были нами изложены ранее в виде краткой заметки (Буруковский, 1981б), а затем в более развернутом виде (Буруковский, 2003) в сборнике, опубликованном ограниченным тиражом (50 экз). Предлагаемый здесь текст содержит существенно переработанное, базирующееся, в том числе, на ранее неизвестной информации, расширенное и дополненное обоснование идей, высказанных в этих сообщениях.

Креветки — среди Decapoda Crustacea — относительно «старая» группа. Их ископаемые остатки известны с триаса (пенеидные) и юры (каридные креветки). Среди них имеются целые группы, которые персистируют по крайней мере с мелового периода. Сюда относятся, например, представители *Panaeus sensu lato*, очень мало отличимые от некоторых ископаемых видов. Они известны с сеномана (низы верхнего мела: Tiwari, 1963). Это в какой-то степени иллюстрируется особенностями распространения некоторых современных видов из таксонов, входящих в *Panaeus sensu lato* в Атлантическом океане (Буруковский, 1970). С о-ва Возрождения (Ю. Атлантика) был описан первый вид семейства Procarididae (*Procaris ascensionis*) из полостей в вулканической породе, заполненных морской водой (Chace, Manning, 1972). Затем в аналогичных биотопах были обнаружены *P. hawaiiensis* Holthuis, 1973 (Holthuis, 1973), *Vetericaris chaceorum* Kensley, D. Williams, 1986 (Kensley, D. Williams, 1986) — с Гавайских о-вов, *P. chacei* Hart, Manning, 1986 (Hart, Manning, 1986) — из подводных гротов на Бермудских о-вах, *P. mexicana* von Sternberg, Schotte, 2004 (von Sternberg, Schotte, 2004) с о-ва Косумель, Кинтана-Роо, Мексика и, наконец, *P. noelensis* Bruce, Devie, 2006 (Bruce, Devie, 2006) с острова Рождества (Индийский океан). Появление нового циркумтропического-субтропического семейства креветок, конечно, событие. Но его значение куда выше уровня находки нового относительно крупного таксона. Все представители



этого семейства по своему строению чрезвычайно близки к ископаемым креветкам *Udorella agassizii* Oppel, 1862 (Udorellidae) и *Udora* spp. (семейство не установлено), живших 150 млн лет назад в верхнем мальме (юра) (Balss, 1956; Chase, Manning, 1972). Их остатки найдены в литографском камне (мраморизованном известняке) Зольхофена (юго-восток Баварии, Германия). Когда-то здесь были морские мелководные лагуны с илистым дном, богатым карбонатами (Schweigert, Garassino, 2004).

Можно предположить, что перечисленными примерами список форм, персистирующих в современной фауне с юры или мелового периода, или, по крайней мере, с плиоцена и плейстоцена (например, род *Typhlatya* Creaser, 1936; Chase, Manning, 1972, виды рода *Nematocarcinus*, имеющие амфиамериканские ареалы: Буруковский, 2012) не исчерпывается. К сожалению, особенности среды обитания креветок таковы, что их ископаемые остатки редки. Это ограничивает наши возможности для суждения о путях эволюционного развития креветок.

Однако мы полагаем, что ключ можно и нужно отыскать в особенностях современной фауны креветок. Это мы и собираемся сделать, используя несколько следующих допущений.

Во-первых, мы исходим из того, что биогеографическая схема на видовом уровне отражает современные условия существования живого покрова (Семенов, 1973). Это хорошо демонстрируют, например, особенности распространения креветок в западноафриканских водах (Буруковский, 1998). Границы видовых ареалов в данном регионе определяются современной структурой вод, в том числе положением гидроклиматических фронтов (см. выше, а также Буруковский, 1998).

Экология более инертна, так как экологическая структура экосистем (понимая под этим соотношение жизненных форм в экосистеме) устанавливается независимо от географической структуры фауны, что было продемонстрировано нами выше на примере креветок. В Атлантическом океане, например, границы зоогеографических регионов мигрировали с севера на юг и обратно в течение последних десятков тысяч лет в связи с миграцией упомянутых выше фронтальных зон в результате смены климата (см., например, Бараш, 1974; Бараш, Окунева, 1981), а закономерности осадкообразования, с которыми связано становление экологической структуры таксонов креветок и ее динамика (Буруковский, 1987, а также см. выше), не менялись, как полагают, с мелового периода (Allen, 1964; Лисичин, 1974).

Уже в пределах одного рода (особенно в крупных родах) в различных таксономических группах креветок виды обычно несколько отличаются по своей экологии, вплоть до того, что внутри рода обнаруживается спектр разных жизненных форм. Это относится к диапазону глубин обитания (как правило, у видов данного таксона, обитающих в одном

зоогеографическом регионе: см. рис. 78); отношению к субстрату; размерам тела (и связанной с этим плодовитостью); реже — типу питания. Для каждого политипического рода этот спектр более или менее широк. Его можно назвать экологической характеристикой рода. Еще более широк оказывается размах спектра жизненных форм семейства, так как он складывается из экологических характеристик каждого из входящих в него родов.

Исходя из этого, можно сформулировать следующее допущение. Экологическая характеристика рода содержит информацию о современном направлении эволюции группы, а спектр жизненных форм семейства и выше отражает филогенетическую траекторию его самого и входящих в него родов.

Оно основано на признании того, что эволюция такой группы, как креветки, достаточно канализована благодаря общему морфогенетическому фундаменту. Действительно, креветкам от их общего эукаридного предка, так же, как от общих предков высших раков, достались фиксированное количество сегментов тела, общий план подразделения его на тагмы (цефалоторакс и абдомен), общий план строения конечностей, общий план локомоторных органов (три движителя: ходильный, плавательный и «стреляющий»: Буруковский, 1972), двураздельные в исходном виде мандибулы, общий план строения гонад и т. п.

Все многообразие нынешних креветок представляет собою вариации около такого исходного типа, что не могло не привести к большому количеству параллелизмов. В любом семействе креветок, демонстрирующем переход некоторых его представителей от донного образа жизни — к жизни в пелагиали, мы обнаруживаем признаки редукции роострума (*Stylopandalus richardi* или *Parapandalus persicus* Kemp, 1925 у Pandalidae; придонные *Psathyrocaris* с маленьким, но настоящим роострумом, и голпелагические *Pasiphaea* без роострума вообще в семействе Pasiphaeidae (примеров этому очень много). Одновременно наблюдается переход к образу жизни нападающего хищника и связанные с ним редукция жевательного отростка мандибул и появление объемистого тонкостенного желудка без желудочной мельницы (Буруковский, 1986, 2009, а также предыдущий раздел).

Независимо от их таксономической принадлежности, у креветок, адаптирующихся к жизни в грунте, наблюдается дорсовентральное уплощение тела, а у живущих в укрытиях появляются клешни, сравнимые по размерам с размерами тела (Alpheidae — *Alpheus* и другие; Pontoniinae — *Hamiger Borradaile*, 1916, *Isopontonia* Bruce, 1982 и ряд других). Это же демонстрируют Stenopodidea. Но особо выразителен пример сходства клешней у *Leontocaris* Stebbing, 1905 из семейства Hippolytidae и у *Bathypalaemonella* Balss, 1914 из семейства Bathypalaemonellidae (Holthuis, 1993).

Количество примеров можно было бы умножить.

Одновременно со специализацией, выражающейся в соответствующих изменениях формы тела и придатков, наблюдается ряд других общих для многих групп креветок изменений некоторых морфоанатомических структур. К таковым, например, относится изменение жаберной формулы от низко- к высокоспециализированным представителям разных групп креветок.

Всю совокупность таких параллелизмов можно назвать эволюционными «метками» и, используя их, выделить несколько общих для совершенно разных семейств креветок явлений.

1. В морских политипических семействах наименее специализированные рода обитают на наибольших глубинах, а наиболее специализированные — на наименьших (например, семейства *Solenoceridae* и *Pandalidae*).

2. Самые крупные рода таких семейств имеют широкий диапазон глубин обитания, захватывающий более одной глубинной зоны, а внутри рода самые специализированные виды обитают на больших глубинах, чем менее специализированные (в упомянутом выше семействе *Pandalidae* — например, рода *Plesionika* и *Parapandalus*: Буруковский, 1981 а, 1982, а также рис. 78).

3. В семействах и родах, содержащих преимущественно эпибентосных, и даже зарывающихся креветок (например, *Solenoceridae*), с увеличением глубины обитания наблюдается ослабление связи с грунтом и переход отдельных видов к придонно-пелагическому и пелагическому образу жизни (в упомянутых выше родах, например, виды *Plesionika carinata* и *Parapandalus persicus* (*Pandalidae*): Буруковский, 1981 а, 1982, а также рис. 78), а в семействе *Solenoceridae* — от зарывающихся *Solenocera* spp. к батипелагическим *Gordonella* spp.: Perez Farfante, Kensley, 1997).

4. У облигатно пелагических семейств (*Pasiphaeidae* и *Acanthephyridae*, например) наименее специализированные рода обитают на наименьших глубинах и демонстрируют хотя бы некоторую связь с субстратом, тогда как специализированные рода значительно более глубоководны и с субстратом не связаны никак.

5. Среди креветок имеются два семейства с пресноводными видами. Одно из них — *Atyidae* — наряду с признаками специализации сохранило много примитивных черт, говорящих о его дальнем родстве с океаническим облигатно пелагическим семейством *Acanthephyridae*. Второе — *Palaemonidae* — одновременно процветает в верхней части шельфа и в пресных водах, а представители его облигатно-морского подсемейства *Pontoniinae* демонстрирует широчайший спектр форм симбиоза: от комменсализма до мутуализма, в том числе и креветок-чи-

стильщиков (Буруковский, 1981 в). Последние два явления характерны и для такой специализированной группы, как *Stenopodidea*, сохранившей много примитивных признаков.

6. В двух таких облигатно пелагических нерито-океанических, океанических мезо- и батипелагических семействах креветок, как дендробрахиидные *Sergestidae* и каридные *Pasiphaeidae* имеются в первом — род *Acetes*, а во втором — *Leptocheila*. Первый из них шельфовый пелагический солоноватоводный, а второй — шельфовый никто-эпипелагический (Omori, 1975; Chase, 1976; Hayashi, 1995). Для обоих родов характерно не только уникальное совпадение образа жизни микронектонных креветок верхней части шельфа, но и совпадение их родовых ареалов. Оба рода заселяют Индо-Вестпацифику, Восточную Пацифику и тропическую Западную Атлантику, но не встречаются в водах Западной Африки.

7. Среди креветок известны олиготипические или монотипические семейства и роды пелагических креветок (семейство *Physetocarididae*, *Stylopandalus* из семейства *Pandalidae*), которые, наряду с явной специализацией к жизни в пелагиали, имеют целый ряд признаков, говорящих об их относительной примитивности.

Отдельно имеет смысл рассмотреть надсемейство *Bresilioidea*. При исследовании особенностей трофоадаптациогенеза у креветок на примере строения их мандибул (Буруковский, 1986 а), нами было обнаружено, что, судя по их строению, в надсемействе *Bresilioidea* «уживаются» формы, сочетающие признаки примитивности с далеко зашедшей специализацией к пелагическому образу жизни (*Lucaya bigelowi*), в результате чего в какой-то степени к одному этому надсемейству можно было отнести многое из того, что было сказано выше по адресу всех креветок в целом. Это придает надсемейству откровенный «привкус» реликтовости. Оно словно представляет собой осколок какой-то предыдущей фауны креветок.

Вывод был сделан на основании знакомства с 11 видами двух семейств: *Bresiliidae* и *Disciadidae*, которые были известны к моменту выхода из печати нашей вышеупомянутой статьи. Хольтхойс (Hothuis, 1993) позднее объединил их в единственное семейство *Bresiliidae*. Однако с 2001 г (Martin, Devis, 2001) существует надсемейство *Bresilioidea*, которое содержит пять семейств. Эта количество сохранилось и в сводке Де Грейва и Франсена (De Grave, Fransen, 2011), хотя вместо семейства *Mirocarididae* Vereshchaka 1997 с единственным родом *Mirocaris*, перенесенным в семейство *Alvinocarididae*, появилось другое семейство — *Pseudochelidae* De Grave & Moosa, 2004 с единственным родом *Pseudochelodes* Chase & Brown 1978.

Это вполне естественный процесс, так как объем группы возрос в пять раз (56 видов, входящих в пять семейств надсемейства *Bresilioidea*: De Grave, Fransen, 2011). 80 % видов были описаны с 1986 года и позд-

нее. Несмотря на это, а, возможно, именно благодаря этому, ощущение реликтовости надсемейства, представление о том, что оно — сколок предыдущей фауны креветок, часть некоего подобия многослойному «пирогу», каким представляется фауна креветок, утвердилось.

Входящие в состав надсемейства Bresilioidea семейства несравнимы по составу и объему. Например, в семействе Pseudochelidae имеется единственный род с тремя видами. Это обитатели верхней части шельфа на глубинах от 1 до 15 м. Один из них — *Pseudocheles chacei* — обитает у п-ова Флорида, второй, *P. neutra* — у о-ва Сулавеси, Индонезия, и, наконец, третий, *P. enigma*, — у юго-восточной Австралии (De Grave, Fransen, 2011). Это явно осколки когда-то большого циркумтропического рода.

В семействе Disciadiidae четыре рода, три из которых монотипические, а четвертый, *Discias*, с восемью видами, может служить еще одной иллюстрацией сказанному выше. Семь видов — обитатели преимущественно средней части шельфа, один — эпипелагический. Один из самых мелководных видов (*D. atlanticus*) — никтипелагический вид, то есть днем он ведет донный образ жизни, а ночью подымается в толщу воды. Все виды характеризуются относительно локальными тропическими ареалами, разбросанными по Индо-Вестпацифику от Восточной Африки до о-ва Пасхи, обитают в Восточной Пацифике (Галапагосские о-ва), Западной Атлантике, и неизвестны из вод Западной Африки (как *Acetes* и *Leptochela*) (De Grave, Fransen, 2011). Примерно то же самое наблюдается и в семействе Bresiliidae, содержащим, правда, два рода: монотипический *Encantada* с шельфа Галапагосских о-вов и *Bresilia* с восемью видами, обитающими на шельфе, его кромке и верхней части склона от Ирландии до Тасмании.

Противоположную, но еще более контрастную картину, представляет семейство Agostocarididae с единственным родом *Agostocaris* и тремя видами, но обитающими в двух «заповедниках» реликтовых ракообразных Западной Атлантики: у Багамских о-вов и упоминавшегося выше о-ва Косумель.

Казалось бы, приятным исключением может служить семейство Alvinocarididae, в котором находится почти половина (26) всех видов надсемейства. Но они разбросаны по восьми родам, и ровно половина видов семейства — в роде *Alvinocaris*. Общее у всех представителей этого семейства — их связь с гидротермалями кромки шельфа, материкового склона и абиссали всех океанов. Это вроде бы подтверждается удивительно широкой радиацией, широким спектром жизненных форм — от хищников (*Alvinocaris*) до симбиотрофов хемосинтезирующих бактерий из домена Archaea, обитающих в гидротермалях (обзор — Верещака, Гебрук, 2002). Но гидротермали — вообще своеобразный «заповедник» реликтов. Бактерии домена Archaea — источник высокого видового раз-

нообразия оазисов гидротерм — реликты архейского периода (Москалев, 2002). Он же (Москалев, 2002 а), со ссылкой на Newman (1985), указывает, что фауна брюхоногих моллюсков гидротермалей очень древняя, включает много реликтов мезозойского и даже палеозойского возраста и что средний геологический возраст облигатных гастропод из гидротермали, 150–280 млн лет. Гептнер и Иваненко (2002) в своем обзоре по веслоногим ракам гидротермалей, ссылаясь на работу McArthur, Tunnicliffe (1998), предлагают вообще рассматривать гидротермальный биотоп как рефугиум примитивных или реликтовых форм.

Можно заключить, что эволюция креветок не затронула существенных сторон их организации. Она вращалась в кругу примерно одних и тех же адаптаций, порождая большое количество параллелизмов в пределах относительно небольшой группы членистоногих. Следовательно, это телогенез. Вся приведенная выше совокупность фактов позволяет его охарактеризовать следующим образом.

Древняя фауна креветок возникла на мелководье. Это подтверждается, в частности, находками представителей самых примитивных каридных креветок из семейства Procarididae в рефугиумах именно мелководий (Chace, Manning, 1972; Hart, Manning, 1986; Holthuis, 1973; von Sternberg, Schotte, 2004; Bruce, Davie, 2006). Позднее в результате радиации на родовом уровне креветки освоили материковый склон и пелагиаль. Мелководные виды затем были вытеснены новой фауной креветок, заселяющей шельф. Предыдущая фауна креветок сместилась на материковый склон, как бы окаймляя его и подпадая под воздействие «динамического триггера» верхней части материкового склона. Такими «включателями» и «выключателями» могли служить и служат сегодня, например, взаимодействие постоянства «западного переноса в атмосфере» и изменения положения континентальных плит. Поэтому часть видов из разных таксонов уходила еще глубже, другая — переходила к жизни в пелагиали. Это было связано с ограниченностью пищевых ресурсов на склоне в местах с низким уровнем терригенного седиментогенеза, и в абиссали. Для многих из них это был и переход из детритной в пастбищную пищевую цепь. Процесс повторялся неоднократно, и каждый раз представители самой древней и следующей за ней фаун оказывались на еще больших глубинах. Прекрасный пример — семейство Solenoceridae (см. выше) с относительно мелководным родом *Solenocera*, богатым видами, освоившими весь шельф и его кромку в тропиках и субтропиках, и с букетом родов, спускающихся все глубже и глубже, вплоть до явно реликтового рода *Haliporus* с тремя видами, один из которых живет в верхней части материкового склона, в зоне «динамичного триггера», второй достиг ложа океана, а третий обитает в глубинах абиссали, почти достигая хадали (около 5000 м). Словно прочерчена траектория, по которой виды семейства уходили

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

---

с шельфа, где сейчас «хозяйничают» зарывающиеся, но специализированные к охоте на полихет представители, видимо, самого «молодого», позднего рода *Solenocera*. Даже у персистирующего на шельфе с мелового периода *Penaeus sensu lato* наименее специализированные роды и виды обитают на наименьших глубинах и тесно связаны с лагунами, а наиболее специализированные — на наибольших глубинах, и теряют связь с опресненными водами.

Заселение склона и абиссали некоторыми из высокоспециализированных семейств или их отдельными видами, остающимися тесно связанными с дном до наибольших глубин, известных для креветок, тоже объясняется их типом питания, преадаптированным к условиям больших глубин (Буруковский, 1981, 1987). Однако креветки не встречаются в олиготрофных районах абиссали.

Это позволяет сделать вывод, что для креветок характерен телогенез «пульсирующего» типа. Поэтому современная фауна креветок состоит из «молодых» групп с интенсивным кладогенезом; групп, персистирующих с мелового периода, и осколков предыдущих фаун, сохранившихся на больших глубинах и в рефугиумах мелководья. Данное обстоятельство должны учитывать те исследователи, которые используют для изучения филогенетических связей внутри двух подотрядов и между ними морфологические и молекулярные методы.

Главная цель этой книги — эколого-фаунистическая характеристика креветок той части Восточной Атлантики, которая омывает западное побережье африканского континента, простирающегося, преимущественно, с севера на юг примерно от 36° с. ш. (воды Марокко) до Южной Африки (около 35° ю. ш.), через субтропики, тропики и экваториальные районы океана. К сожалению, не всей фауны, а только донно-придонных видов креветок средней и нижней части шельфа, его кромки и верхней части материкового склона в диапазоне глубин от 13 до 1260 м. Именно в этом диапазоне глубин был собран основной массив материала (960 тралений тралом «Хек-4М» с мелкоючейной вставкой в кутце; этот трал использовали во время проведения учета запасов промысловых рыб). Все исследования велись на судах типа РТМ и БМРТ по практически одинаковой сетке станций. Траления проводились с одинаковой скоростью. Благодаря этому была достигнута сравнимость большинства результатов, полученных при обработке собранных материалов.

Кроме того, мы стремились последовательно использовать комплекс дополняющих друг друга методов описания и анализа полученных данных. Сюда входили геоморфологическое, океанологическое и климатологическое описания районов сбора материала. Их результаты мы связывали с особенностями горизонтального и вертикального распределения креветок в каждом районе; результаты макро-, мезо- и микромасштабного зоогеографического анализа; частоты встречаемости креветок, их минимальные удельные биомассы; абсолютное и среднее число видов в одном лове и видовое разнообразие креветок; видовой состав. В дополнение к этим дискретным параметрам мы использовали в качестве инструмента для анализа экологической структуры таксоценов креветок такие интегральные параметры, как жизненная форма (надвидовая экологическая категория); отношение креветок к субстрату; особенности стратегий питания креветок, относящихся к разным жизненным формам; особенности седиментогенеза и зависимость от них способа реализации той или иной экологической структуры таксоценов.

Нам кажется, что это позволило в какой-то степени приблизиться к системности описания и анализа креветок западноафриканских вод и в результате обнаружить некоторые общие закономерности в формировании и динамике фауны креветок не только этого гигантского региона, но и для креветок вообще.

В западноафриканских водах к настоящему времени известны 254 вида креветок, относящихся к 26 семействам и 109 родам. Их список приведен в книге. Далеко не все эти виды по тем или иным причинам были пригодны для достижения нашей цели. Например, 22 вида из 12 родов семейства *Sergestidae*, часть видов из семейств, содержащих эпи- и батипелагические виды, мы не смогли использовать в анализе экологической структуры таксоценов креветок, так как они полностью не имеют связи с дном. В зоогеографический анализ не попали креветки, известные пока лишь по единичным находкам. Выпали из рассмотрения сублиторальные виды, не встреченные на глубинах более 10 м, и, тем более, литоральные виды. Главными «героями» книги стали виды, встреченные в уловах донных тралов во время учетных работ: 76 видов из 39 родов 16 семейств. Это представители преимущественно донно-придонной фауны креветок, обитающих в средней и нижней части шельфа, на его кромке и в верхней части материкового склона. Среди них имеется относительно небольшое количество батипелагических видов, которые или постоянно, или спорадически контактируют с дном там, где горизонты их обитания в пелагиали «упираются» в материковый склон.

Несмотря на такое сокращение количества «действующих лиц», удалось обнаружить некоторые хорошо заметные особенности горизонтального и вертикального распределения креветок. Как и следовало ожидать, их причиной стали три совокупности экологических факторов. Первая — океанологические и климатические (в том числе гидроклиматические); вторая — геоморфологические. Эти группы относятся к разряду условий.

Третья группа — особенности седиментогенеза — относится уже к разряду ресурсов. Все эти группы факторов воздействуют как сами по себе, так и в их совокупности. Последнее, в первую очередь, закономерно определяется тем, что западноафриканское побережье и омывающие его воды пересекают с севера на юг и с юга на север (по направлению к экватору) зоны субтропиков, тропиков и экваториальную зону. А это приводит почти к симметричной смене друг друга зон гумидного и аридного климатов (с их развитой пассатной деятельностью), особенностей циркуляции вод и изменения положения градиентов внутри них, разделяющих их вертикальные структурные зоны, сроков усиления и ослабления апвеллингов в зонах пассатов. Геоморфология побережий и дна, в основном, определена историей западной окраины африканского континента. От этого зависит ширина шельфа, угол его наклона, так же, как и положение кромки шельфа и крутизна материкового склона. Сюда же относятся и особенности строения собственно дна шельфа: его изрезанность, чередование жестких (в том числе каменистых и скалистых участков) и мягких грунтов. Асимметричность и мозаичность

геоморфологических особенностей дна налагается на симметрию климатической и гидроклиматической зональностей, создавая причудливую, но отчасти все-таки закономерную картину распределения условий обитания креветок.

Все это дополняется вариациями мощности и отражается на особенностях динамики терригенного седиментогенеза. Для креветок это имеет принципиально важное значение, поскольку креветки нижней части шельфа, кромки и материкового склона — преимущественно члены детритной пищевой цепи.

Результаты взаимодействия всей этой сложной сети экологических факторов проявляются в изменениях видового состава креветок, его качественных и других характеристик от региона к региону, от участка к участку внутри каждого региона, в зависимости от глубины обитания и состава субстрата. Они не зависят от таксономического состава уловов и экологии отдельных видов. Мы назвали их интегральными характеристиками распространения креветок. К ним относятся частота встречаемости креветок в уловах; общее количество видов, встреченных в данной глубинной зоне; среднее количество видов в улове; зоогеографические особенности фауны креветок. Все это результируется в особенностях их батиметрического распределения.

Частота встречаемости креветок из любого таксона донно-придонного комплекса зависит только от характера субстрата, а не от того, по какой причине данный субстрат возник: в результате геоморфологических особенностей конкретного участка, места его в какой-либо климатической зоне, или особенностей терригенного седиментогенеза. Поэтому в водах Западной Африки наблюдаются три формы изменчивости частоты встречаемости: мозаичная и две клинальных. Векторы клинальных изменчивостей частоты встречаемости креветок в уловах фактически перпендикулярны друг другу. Один расположен по нормали к берегу, а второй подвержен широтной зональности.

Мозаичное чередование участков, «бедных» и «богатых» креветками, характерно для верхних отделов шельфа. Участки уменьшения частоты встречаемости, как правило, приходятся на места с жесткими грунтами. Например, в районе Марокко — это выходы скальных пород на среднем участке шельфа; в районе Мавритании — полосы каменистых и крупно-песчаных грунтов шельфа, тянущихся с небольшими перерывами вдоль всего побережья; в районе Либерии — полоса жестких грунтов, разделяющих мелководные и склоновые илистые поля; аналогичные полосы песчаных грунтов — у Анголы, Конго и Габона, а в водах шельфа Южной Африки общее снижение частоты встречаемости креветок обусловлено широчайшим распространением там именно песчаных грунтов, возникших в регионе с аридным типом терригенного седиментогенеза.

Благодаря тому, что участки жестких грунтов того или иного происхождения характерны именно для шельфа, и появился первый тип клинальной изменчивости частоты встречаемости креветок. Суть его в том, что во всех районах западноафриканских вод наблюдается закономерное возрастание частоты встречаемости креветок от шельфа до глубины 300 м, где она достигает 100 %.

Второй тип клинальной изменчивости частоты встречаемости креветок — в ее закономерном широтном изменении с севера на юг — в северном, и с юга на север — в южном полушариях. Минимумы частоты встречаемости приходятся на два конкретных участка шельфа с очень обедненной фауной креветок или вообще лишенных ее. Они симметричны относительно экватора (от 34 до 22° с. ш. и от 22 до 34° ю. ш.) и располагаются, соответственно, на северной и южной границах между тропической и субтропическими зонами. Их положение совпадает с теми районами функционирования пассатов, где происходит усиление апвеллинга в летнее время. Подъемы холодных глубинных вод в этот период года сужают годовой диапазон колебания температур, нивелируя разницу между летними и зимними температурами воды у дна. В результате на мелководьях северной и южной границ тропической зоны западноафриканских вод возникли участки с условиями, присущими не для субтропическо-тропического, а умеренного климата.

Креветки из сопредельных регионов, характерные для этой батиметрической зоны, — типичные представители тропической и субтропической областей. Они приспособлены к жизни только при температурах выше 14–15 °С. Следовательно, источник, откуда могли бы попасть в эти районы виды, аналогичные типичным представителям бореальной зоны, отсутствует. Для Южной Африки, например, ближайший район обитания таких видов — южная оконечность Южной Америки, отделенная огромными пространствами океана. И именно на эти районы приходится аридный тип терригенного седиментогенеза, для которого характерен относительно слабый береговой сток, или же низкий уровень содержания органики в выносимых реками осадках.

Вероятно, это явление типично именно для западного побережья континентов, с их пассатами и всеми вытекающими отсюда последствиями.

Эти особенности распространения креветок служат причиной закономерных изменений общего числа видов в уловах и среднего числа видов на один лов по глубинам. Количество видов креветок на разных глубинах может колебаться от 2 до 22 видов. Имеются два типа изменения количества видов креветок с глубиной. Первый наблюдается в районах с самой высокой частотой встречаемости креветок. Здесь количество видов с увеличением глубины возрастает очень сильно — в 2,5–3 раза.

В районах, где частота встречаемости креветок на шельфе относительно мала, диапазон изменений количества видов заметно сужается и для него характерны сильные колебания видов от горизонта к горизонту, при общем меньшем количестве.

Среднее количество видов креветок в одном улове в разных районах и на разных глубинах варьирует от 1 до 10. Существует общая закономерность: до глубин 800 м чем больше глубина, тем больше среднее количество креветок в улове. Максимум числа видов креветок в одном улове приходится на глубины 700–800 м, а глубже среднее количество видов в одном улове несколько уменьшается. Логично предположить, что на ложе океана креветочные таксоцены должны состоять из одного вида.

Для зоогеографического анализа фауны креветок донно-придонного комплекса (одна из интегральных характеристик пространственной структуры фауны креветок) мы использовали два массива материалов, полученных разными методами. Первый — литературные данные о находках креветок в западноафриканских водах или сведения об их ареалах. Примерно за 150 лет исследований креветок этого гигантского региона было опубликовано более 200 работ, содержащих сведения о креветках (их краткий обзор см. главу 1 и табл. 3). Этот массив содержит данные по распространению 230 видов креветок 90 родов из 25 семейств донно-придонного комплекса. Второй массив — материалы траловых съемок.

Это позволило нам использовать три методических подхода. Первый — анализ типов ареалов, характерных для креветок западноафриканских вод. Второй — расчет положения границ ареалов видов по «сгущению» их границ распространения, т. е. по установлению участков увеличения частоты встречаемости границ видовых ареалов. Третий — анализ распределения креветок в выявленных двумя предыдущими методами пограничных районах по материалам траловых съемок от одной точки поимки к другой. Это позволило выявить особенности распространения креветок вблизи границ между регионами с шагом в 30 миль и уточнить положение границы ареалов вблизи них, получив представление о форме самих границ регионов. Это макро-, мезо- и микромасштабный анализ распространения креветок.

Макромасштабный анализ подтвердил, что в западноафриканских водах имеются три пространственно разобщенные фаунистические комплексы креветок. В каждом из них более или менее преобладают интеррегиональные, амфиатлантические и широко распространенные виды. Комплексы различаются прежде всего составом эндемиков, которые маркируют принадлежность каждого из них к конкретной зоогеографической области: Средиземноморско-Луситанской, Западноафриканской тропической и Индо-Вестпафической. Доля эндемиков

каждой области в западноафриканских водах относительно невелика, особенно по сравнению с количеством широко распространенных видов. Это следствие макроциркуляции вод, омывающих западные побережья континентов. Ее можно назвать «запирающей». Действительно, Канарское течение с севера и Бенгельское течение — с юга, словно запирают тропическую часть западноафриканских вод, облегчая внос в нее вселенцев и осложняя вынос автохтонов из тропических вод в субтропики и далее.

Мезо- и микромасштабный анализы распространения креветок позволили установить, что границы между зоогеографическими регионами выглядят значительно сложнее, чем обычно представляют. И это, в частности, объясняет, почему у исследователей, работающих с разными группами гидробионтов, границы одних и тех же зоогеографических категорий не совпадают. Оказывается, в западноафриканских водах для литоральных и сублиторальных видов, обитающих на глубинах от 0 до 20–30 м, эти границы расположены в районах 15°–16° с. ш. и 12°–13° ю. ш. (зимнее положение гидроклиматической фронтальной зоны); на открытом шельфе они смещены к северу и югу соответственно до 21° с. ш. и 17° ю. ш. (летнее положение этой фронтальной зоны); для видов кромки шельфа и материкового склона северная граница приходится на 26° с. ш., а южная проходит на кромке шельфа примерно по 22° ю. ш., а на склоне — по 26° ю. ш. Следовательно, общим свойством тропических зоогеографических регионов для донных организмов, обитающих у западных побережий континентов, оказывается их расширение по мере увеличения глубины. С удалением от берега они как бы вклиниваются под сопредельные умеренные зоогеографические области, а те налегают сверху на тропические и отступают с глубиной. Мы назвали это явление «экваторфугальным глубинным сдвигом границ зоогеографических регионов» (термин происходит от слов экватор и латинского *fugio* — бежать, по аналогии с термином «центробежный»). Оно должно проследиваться до средней части материкового склона, где различия в физико-географических характеристиках вод существенно сглаживаются. Это подтверждается уменьшением с глубиной доли эндемиков и увеличением доли широко распространенных видов в таксоценах креветок этих глубин, своего рода «размыв» характерных черт данного биогеографического региона.

Кроме этого, микромасштабный уровень анализа фауны креветок в районах, где находятся границы крупных зоогеографических единиц, продемонстрировал, как там происходит смена видового состава. А она происходит достаточно резко. Эти пограничные участки представляют собой типичные зоны «обеднения-перехода». Их можно считать специальным зоогеографическим выделом, который мы назвали: «пограничной зоной зоогеографической области».

Распределение креветок в такой пограничной зоне имеет свои особенности. На шельфе это не только обедненный видовой состав, низкая частота встречаемости креветок в уловах. Здесь в сохранившихся таксоценах доминируют виды, которым это не свойственно в смежных регионах (например, *Plesionika heterocarpus* у Западной Сахары и *P. acanthonotus* — в водах юго-западной Африки), и исчезают эндемики и той и другой области. В результате эти участки зоогеографически обесличены. Они не только несут несомненные черты «зон обеднения-перехода», но и отличаются от экотонных, образующихся в этих же районах, но на кромке шельфа. Для экотона — пространственно-ограниченного сообщества, переходного между двумя соседствующими и четко различающимися сообществами (Пианка, 1981), характерно наложение друг на друга двух граничащих между собой сообществ и, следовательно, взаимное обогащение фаун. В данном же случае таксоцены креветок оказываются как бы раздвинутыми вклинившейся между ними группировкой с только ей присущими чертами, в первую очередь, обедненностью или даже полным исчезновением креветок на некоторых участках. Исходя из этого, такие участки мы назвали «антиэкотонами».

Оба антиэкотона существуют в аридной зоне с развитой пассатной деятельностью и аридным типом мобилизации и переноса терригенного материала, с одной стороны, и высоким уровнем биологической продуктивности, служащей источником отложения осадков гумидного типа, с другой. Донные и придонные креветки, как правило, члены детритной пищевой цепи. Однако для креветок шельфа, полностью обеспеченных автохтонным детритом, отсутствие выраженного терригенного осадкообразования второстепенно. От других районов огромных пассатных областей с аридным климатом «бескреветочные» зоны отличаются годовой динамикой апвеллинга. Именно здесь он усиливается не в зимнее, а в летнее время, из-за чего на шельфе в географически субтропических районах возникают участки с такой температурой в придонных слоях, которая более характерна для бореальных или нотальных зон. Это ограничивает возможности для формирования фаун креветок, так как регионы, где обитают креветки, способные здесь жить по температурным условиям, отделены от них непреодолимыми для креветок расстояниями. Для южного субрегиона ситуация усугубляется существованием обширной зоны зараженных сероводородом грунтов, простирающихся до 27° ю. ш. Ее центр — на глубинах 70–160 м, где креветки исчезают.

Наличие такого мощного барьера объясняет высокую степень различия между фаунами Западноафриканской тропической области и Южноафриканской провинции Индо-Вестпацифики, которая значительно превышает степень различия между тропической и Мавританской провинциями. Южная бескреветочная зона ограничена глубиной 500,

а северная — 300 м. В результате виды кромки шельфа, за счет которых формируется фауна креветок с интеррегиональными ареалами, не могут проникнуть в тропическую зону.

Ареал гидробионтов, и не только пелагических, но и донных, характеризуется трехмерностью границ. Это проявилось уже в экваториальном сдвиге границ между тремя зоогеографическими областями западноафриканских вод. Однако еще ярче это выражено в вариабельности границ вертикального распределения у некоторых (преимущественно интеррегиональных) видов. Фактором, определяющим верхние и нижние границы распределения креветок, оказались градиенты плотности воды в тех местах, где они входят в соприкосновение с дном. Это привело к возникновению хорошо выраженной вертикальной стратификации таксоценов креветок. В умеренных и более холодноводных областях отсутствует такая четкая стратификация отдельных групп видов по вертикали. Многие виды, особенно холодноводные, могут распространяться от литорали до материкового склона и даже до абиссали. Нижняя граница их сильно меняется, опускаясь в теплых водах и поднимаясь в холодных (тропическая субмергенция — Экман, 1953).

В тропиках наблюдается другая картина: стабильность стратификации, не меняющаяся длительное время. Каждый таксоцен креветок в данном регионе обитает всегда в одной и той же структурной зоне вод или конкретных слоях внутри структурной зоны (границы между структурными зонами и слоями внутри них — по: Степанов, 1974). Стратификация водных масс по глубине настолько четко определяет распределение таксоценов креветок, что даже те виды, которые могут обитать в бореальных водах, поднимаясь там почти до уреза воды и опускаясь до середины материкового склона, в тропиках ограничены, в основном, глубинами 100–380 м.

Благодаря перестройке вертикальной структуры вод в тропиках произошел переход интеррегиональных видов из таксоцена материкового склона в таксоцен кромки шельфа. Следовательно, данное явление альтернативно тропической субмергенции Экмана (1953), суть которой в том, что гидробионты переходят к жизни на больших глубинах в других широтных зонах океана, в пределах тех водных масс, к которым они были привязаны в исходной зоне, не пересекая гидрологические фронты.

В западноафриканских водах налицо исчезновение видов креветок, или резкое уменьшение их частоты встречаемости в переходном участке между двумя зоогеографическими областями, примыкающим с севера к крайнему зимнему положению субтропического гидрологического фронта, и их появление вновь, но на других глубинах, в водах с другими характеристиками. В субтропиках и тропиках с их стабильной стратификаций вод такое возможно лишь при ее нарушениях. Мы назвали

это явление, альтернативное полярной и тропической субмергенции Экмана, «экваториальной эмергенцией». Оно должно наблюдаться в водах, омывающих западные побережья континентов.

Для обитателей дна и придонных слоев воды размеры биотопа определяются не толщиной структурной зоны, в которой он обитает, а ее протяженностью вдоль дна.

Если подходить с этой точки зрения, окажется, что протяженность кромки шельфа, захватывающей глубины всего от 150 до 350–400 м, и в тропиках целиком попадающей в пределы пограничного слоя между поверхностной и промежуточной структурными зонами (Степанов, 1974), в районах с «нормальным» переходом шельфа в материковый склон составляет 5–10 миль, а верхней части материкового склона (до глубины 1000–1100 м), лежащей в промежуточной структурной зоне, — 20–30 миль.

Еще одна закономерность вертикального распределения креветок — изменение доли эндемиков данной зоогеографической области и широко распространенных видов в таксоценах креветок разных глубин. Во всех регионах доля эндемиков — с теми или иными отклонениями — в таксоценах больших глубин уменьшается, а доля широко распространенных видов — возрастает.

Следовательно, вертикальная структура вод — важнейший экологический фактор, определяющий особенности стратификации фаун, а диапазон вертикального распространения вида, определяемый по крайним точкам его нахождения, может, особенно у широко распространенных видов, неверно характеризовать их. Поэтому при его батиметрической характеристике необходимо указывать, к какому региону относятся приводимые данные.

Наконец, от шельфа к материковому склону наблюдается уменьшение связи креветочных таксоценов с субстратом. Это явление условно можно назвать «пелагизацией» таксоценов креветок из-за уменьшения в них доли донных (в широком смысле этого слова) и возрастания значения придонно-пелагических и пелагических видов.

Интегральные закономерности горизонтального распространения и вертикального распределения креветок не зависят от таксономического статуса и экологической характеристики донно-придонных креветок. Однако имеются и закономерные пространственные изменения экологической структуры таксоценов креветок. Последняя в нашем понимании представляет собой соотношение жизненных форм в таксоцене креветок. Мы считаем, что «жизненная форма» — это надвидовая экологическая категория. Она может и должна служить инструментом для анализа экологической структуры экосистем или их элементов. Основным параметром, определяющим принадлежность данного вида креветки к конкретной жизненной форме, мы выбрали их отношение



к субстрату, разделив их на зарывающихся и живущих в укрытиях, эпибентосных, придонных и батипелагических.

Во всех изученных нами регионах западноафриканских вод фауна креветок распадается на четыре таксоцены, каждый из которых обитает в своем диапазоне глубин: шельфовый, или сублиторальный; внешнего края, или кромки шельфа; верхней части материкового склона; нижней части материкового склона. Каждый из этих таксоценов характеризуется своим соотношением жизненных форм.

Мы сравнили между собой экологическую структуру таксоценов креветок и закономерности их батиметрических изменений для Мавританской провинции Средиземноморско-Лузитанской области (Марокко), трех районах Западноафриканской тропической зоогеографической области (Мавритания, Центрально-Восточная и Юго-Восточная Атлантика) и Индо-Вестпацифической тропической зоогеографической области (зоогеографическое районирование — по Briggs, 1974).

Двумя дополнительными регионами западноафриканских вод, экологическая структура таксоценов которых тоже была рассмотрена, стали переходные зоны между Средиземноморско-Лузитанской и Западноафриканской тропической зоогеографическими областями, а также между последней и Южноафриканской провинцией Индо-Вестпацифической областей (соответственно Западная Сахара и провинция Намаква; с последней — по литературным данным).

Были использованы два метода: 1) по соотношению в таксоценах количества видов каждой жизненной формы, и 2) по доле отдельных жизненных форм в минимальной удельной биомассе таксоцены и отдельных видов в этих таксоценах. Кроме вышеперечисленных, для сравнения мы привлекли литературные материалы по Каролинской умеренно-тепловой провинции (Мексиканский залив), Южной Африки и по креветкам залива Тоза-Бэй (Япония: 33°20' с. ш., 133°40' в. д.). Материалов по минимальной удельной биомассе креветок в этих районах мы, конечно не имели.

Несмотря на широкий диапазон вертикального распределения некоторых видов шельфа и его кромки, из-за чего общая закономерность изменения с глубиной экологической структуры таксоценов несколько смазана, в основных районах западноафриканских вод, а также в трех других районах Мирового океана, наблюдается вполне выраженная закономерность: с глубиной уменьшается доля зарывающихся и живущих в укрытиях и возрастает доля креветок, менее тесно связанных с субстратом.

В каждой из двух переходных зон, несмотря на обедненность их видового состава, наблюдается та же тенденция связи каждой жизненной формы креветок с определенной глубинной зоной и преобладание ее в определенном таксоцене.

Все регионы, видовой состав и экологическая структура таксоценов которых были описаны выше, относятся к пяти тропическим и субтропическим зоогеографическим областям, очень сильно отличающимся друг от друга не только географически, но и геоморфологически, и гидрологически. В трех из них эндемики составляют около 30 % видового состава, а в Мексиканском заливе доля эндемиков составляет 61 %. Фауна креветок этих регионов очень сильно различается. Коэффициент сходства (по Жаккару) между разными регионами варьирует от 2,4 % (между фаунами креветок Мексиканского залива и Юго-Восточной Атлантики) примерно до 15 % (между Марокко и Центрально-Восточной Атлантикой). Следовательно, фауны креветок этих регионов достаточно долго развивались самостоятельно, и экологическая структура таксоценов креветок в них складывалась независимо от остальных, без заметного влияния общих видов. Несмотря на это, имеется ряд общих для всех регионов закономерностей в формировании экологической структуры таксоценов. Суть их в следующем.

Доля каждой жизненной формы в таксоценах всех регионов изменяется по общему закону. Зарывающиеся и живущие в укрытиях креветки достигают наибольшего значения на шельфе, где они преобладают и по количеству видов. С глубиной доля этой жизненной формы неуклонно уменьшается, достигая минимума в нижней части склона. Эпибентосные креветки имеют наибольшее значение в переходной зоне от шельфа к склону (на кромке шельфа). Придонные виды никогда не достигают столь высокого значения в таксоценах, как другие жизненные формы креветок, во всяком случае, по числу видов, однако и они имеют свой максимум — в верхней части склона. И наконец, в нижней части склона начинают играть ведущую роль батипелагические креветки. От шельфа к материковому склону наблюдается стабильное для всех регионов уменьшение связи креветочных таксоценов с субстратом.

Отсюда следует принципиально важный вывод: экологическая структура таксоценов креветок не зависит от происхождения фауны данного региона или даже данной глубинной зоны, а зависит только от глубины обитания таксоцены. В одноименных таксоценах разных регионов сменяется видовой состав креветок, но их экологическая структура остается принципиально неизменной.

Итак, на шельфе и в абиссали преобладают зарывающиеся и живущие в укрытиях виды, на кромке шельфа — эпибентосные донные, в нижней части склона и в переходной зоне от склона к ложу океана — батипелагические. Относительно немногочисленные по количеству видов придонные креветки наибольшего значения достигают в таксоценах верхней части склона, где примерно в равных долях представлены все жизненные формы креветок.

Анализ всей имеющейся литературы по фауне креветок ложа океана позволил сделать вывод, что в абиссали доминируют зарывающиеся формы креветок. В итоге оказывается, что батипелагические креветки практически отсутствуют в таксоцонах абиссали, так как совершают большие вертикальные миграции и если участвуют в жизни донных таксоценов, то спорадически. На материковом склоне, напротив, они встречаются в донно-придонных таксоцонах регулярно, так как их вертикальные миграции «утыкаются» в дно, и они в это время включаются в трофические сети донного и придонного населения. Самые глубоководные придонные креветки достигают абиссали только на некоторых этапах онтогенеза, а центры их обилия лежат за ее пределами. Эпибентосные донные креветки, как правило, не достигают нижней абиссальной подзоны или проводят в ней только часть времени. И наконец, среди зарывающихся креветок имеются виды, не только заходящие в абиссаль на некоторых этапах онтогенеза, но и способные достигать самых больших глубин, с которых креветки известны вообще. С глубиной постепенно выклиниваются все жизненные формы, кроме зарывающихся креветок, которые и достигают наибольших для креветок глубин. Именно они имеют максимальное значение в таксоцонах креветок абиссали, образуя там, вероятно, моновидовые таксоцены, в чем-то подобные тем, что существуют в зонах обеднения-перехода на шельфе Западной Африки.

Общая картина изменения экологической структуры таксоценов благодаря этому приобретает по-своему законченную симметрию (рис. 38). На шельфе и в абиссали преобладают зарывающиеся и живущие в укрытиях виды, на кромке шельфа — эпибентосные донные, в нижней части склона и в переходной зоне от склона к ложу океана — батипелагические. Относительно немногочисленные по количеству видов придонные креветки наибольшего значения достигают в таксоцонах верхней части склона, становящейся своеобразной осью этой симметрии, где примерно в равных долях представлены все жизненные формы креветок. В результате этого таксоцен верхней части склона становится «многоэтажным».

Возможно, именно следствием возникновения сложной, многоэтажной структуры таксоценов креветок в данной глубинной зоне стало аналогичное изменение количества видов креветок в уловах, достигающее своего максимума как раз в верхней части материкового склона (см. рис. 28, А, Б), а также достижения максимума видового разнообразия креветок как раз на тех же глубинах, где существует многоэтажный таксоцен креветок (см. рис. 79, А, Б). Это заставляет вспомнить концепцию Пианка (1981) о максимальном использовании пространственной компоненты пищевого гиперобъема.

Все три типа симметрии: изменения с глубиной соотношения эндемиков и широко распространенных видов, изменения среднего числа видов в одном улове и изменение экологической структуры таксоценов креветок, есть, вероятно, часть общей циркумзональной симметрии, ось которой — верхняя часть материкового склона.

Пространственное разобшение видов, как правило, следствие пищевой конкуренции. Поэтому мы предположили, что возникновение многоэтажного таксоцена, характеризующегося высоким видовым разнообразием, есть признак существования синэкологических связей между членами таксоцена верхней части материкового склона. Если это так, то все четыре совпадающие друг с другом типа симметрии — проявление вертикальной трофической зональности и должны быть связаны со всеми факторами, обуславливающими ее существование.

К этому же выводу подводят общие закономерности изменения структуры таксоценов креветок по минимальной удельной биомассе. Они обнаруживают как общие сходства с таковыми по числу видов, так и существенные принципиальные различия.

Правило пелагизации таксоцена с глубиной сохраняется. Оно проявляется в смене одна за другой жизненных форм креветок, все менее связанных с субстратом. Но в каждом таксоцене обнаружилась своя инфраструктура. Несмотря на совпадение глубин максимальной частоты встречаемости, у большинства видов данной глубинной зоны центры их обилия (максимума биомассы) приходится на разные глубины. Возможно, из-за расхождения видов в результате пищевой конкуренции (Никольский, 1947, 1949) или наличия взаимоотношения типа хищник-жертва.

Пример — таксоцен верхней части склона Юго-Восточной Атлантики, где частота совместной встречаемости *Nematocarcinus africanus*, *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsiana* приближается к 100 %, но по биомассе на глубинах 400–600 м абсолютно преобладает *Nematocarcinus africanus*, а глубже его сменяет *Aristeus varidens*.

Параллельно с возрастанием среднего числа видов креветок в одном улове с увеличением глубины их поимки (см. рис 28, Б) на каждой стандартной глубине по биомассе доминирует только один вид. Степень его доминирования проявляет тенденцию связи с плотностью поселений креветок на данной глубине.

Напрашивается аналогия с «правилом Несиса» (1965, стр. 476): «... чем выше биомасса биоценоза, ... тем большую роль играет в биоценозе один (руководящий) вид». Следовательно, формирование экологической структуры таксоценов креветок, выраженной в биомассе их отдельных членов, и донных биоценозов, обитающих за пределами фотической зоны, происходит по неким общим законам.

Пелагизация таксоценов креветок тоже обнаруживает специфические особенности, когда мы переходим от соотношения числа видов к соотношению их удельных биомасс. При сохранении общего правила (чем глубже, тем меньше доля зарывающихся и выше доля менее связанных с грунтом креветок), существуют два способа его реализации.

Первый: доминирующие жизненные формы словно смещены в сторону больших глубин. Это выражается в следующем. Зарывающиеся и живущие в укрытиях виды креветок доминируют не только на шельфе, но и на его кромке. Эпибентосные, соответственно, доминируют теперь в верхней части материкового склона, а придонные появляются ближе к нижним отделам этой глубинной зоны.

Это наблюдается в водах Марокко, Гвинеи-Бисау и в Юго-Восточной Атлантике.

Второй: доминирующие жизненные формы креветок смещены ближе к берегу по сравнению с тем, что наблюдается, когда мы рассматриваем изменение частоты их встречаемости по глубинам. Зарывающиеся и живущие в укрытиях виды креветок прижаты к самому берегу. Весь остальной шельф и его кромка заняты эпибентосными видами, а в верхней части склона полностью доминируют придонные виды креветок с заметной долей сопутствующих им батипелагических видов.

Это явление наблюдается в прибрежных водах Западной Сахары, у Сьерра-Леоне, Либерии и в северном районе переходной зоны между Западноафриканской тропической зоогеографической и южноафриканской провинцией Индо-Вестпацифической областей. Эти вариации одного явления явно не связаны с историей формирования фауны креветок каждого из перечисленных районов, так как наблюдаются в разных частях одного зоогеографического региона, и в его смежных районах могут соседствовать противоположные формы пелагизации таксоценов креветок (Гвинея-Бисау и Сьерра-Леоне с Либерией, например).

Во всех районах, где наблюдались нарушения «правильности» смены доминирующих жизненных форм от глубины к глубине, они оказываются связанными с особенностями субстрата. Следовательно, причины появления двух способов реализации экологической структуры таксоценов креветок, выраженных в распределении биомасс отдельных видов, кроются в особенностях формирования этих различий. И действительно, для Марокко, Гвинеи-Бисау и Юго-Восточной Атлантики характерно преобладание илистых грунтоа терригенного происхождения. У Марокко — благодаря денудации северных склонов Высокого Атласа (Страхов, 1961), так как в гористых областях смыв поверхностных слоев почвы заметно сильнее, чем в равнинных. У Гвинеи-Бисау и в Юго-Восточной Атлантике мощные слои терригенных грунтов формируются в результате стока рек Казаманс, Жебо и Заир.

Для прибрежных вод Западной Сахары, Сьерра-Леоне, Либерии и южной переходной зоны характерны очень малые или ограниченные пространственно терригенные осадки в связи с отсутствием или слабым речным стоком. А там, где он достаточно велик, он не содержит мелких илистых фракций (река Оранжевая в Южной Африке практически не несет ила).

Значит, форма реализации общего правила пелагизации таксоценов креветок с увеличением глубины связаны с типом осадкообразования в данном районе. Отсюда следует, во-первых, что закономерности формирования и изменения экологической структуры таксоценов креветок суть проявление более общих законов, определяющих особенности формирования вертикальной трофической зональности фауны, а механизм реализации этих закономерностей должен быть непосредственно связан с особенностями трофики креветок, относящихся к разным жизненным формам.

Поскольку жизненная форма — это надвидовая экологическая категория, в данном конкретном случае характеризующаяся общностью отношения входящих в нее креветок к субстрату, должна существовать и некая общность трофических характеристик как для жизненных форм в целом, так и для креветок, входящих в каждую жизненную форму.

Все методы исследования состава пищи гидробионтов (оставляя в стороне физиологию), независимо от таксономической принадлежности объектов изучения, преследуют цель качественной или количественной (или и той и другой одновременно) оценки состава пищи и форм его динамики (онтогенетической, темпоральной, топической, межполовой и т. д.). Им сопутствуют методики оценки избирательности питания, рациона и их изменчивости. Выявленная лабильность этих граней трофики говорит о наличии у гидробионтов комплекса реакций для оперативного решения возникающих перед ними трофических проблем. Это методы исследования тактики питания гидробионтов.

Способы добывания пищи, характерные или даже специфические для целых групп видов, объединяемых понятием «жизненная форма», то есть надвидовых экологических группировок консументов, можно назвать стратегиями питания. Под этим мы понимаем стереотип, опирающийся на возможности локомоторного и трофического модулей организма. Он не зависит от таксономической принадлежности консумента и его жертв, но зависит от его онтогенетической стадии, отношения к субстрату (у креветок) и строения, а отсюда и возможностей, локомоторного и трофических модулей, изменяющихся в онтогенезе.

Не имея возможности прямого наблюдения за поведением исследуемых нами креветок, получаемых из траловых уловов, о стратегии питания можно судить только по таким косвенным признакам, как

особенности строения челюстного аппарата или ловчих конечностей. Возможности этого подхода тоже ограничены.

Поэтому мы разработали метод реконструкции стратегии питания видов, недоступных для прямых наблюдений. Проблема таких реконструкций никогда ранее не ставилась, и подхода к решению этой проблемы не существовало. Суть его в оценке доли, занимаемой каждым пищевым объектом в объеме пищевого комка в *полном* желудке. Применимы как визуальный, так и весовой методы. Долю в объеме или в массе каждого пищевого объекта выражают в процентах от объема или массы всего пищевого комка. Классовый промежуток равен 10%. По результатам этого рассчитывается усредненный пищевой (реконструированный или виртуальный) комок. Он дает представление о среднем значении в питании объекта исследования тех компонентов пищевого комка, которые хотя бы раз встретились в полном желудке в количестве, равном или превышающем 10% от объема или от массы пищевого комка. Эти доли объема или массы, занимаемые пищевым объектом в полном пищевом комке, мы называем «порцией» пищи.

Оказалось, что каждый вид имеет конкретный тип распределения в полных желудках частоты встречаемости разных по относительной величине «порций» пищи, независимо от ее происхождения или таксономической принадлежности жертв (но зависимо от стадии онтогенеза). Например, у креветки *Farfantepenaeus notialis* в полных желудках чаще всего встречаются порции пищи, занимающие 10–40% от массы или объема пищевого комка, а у *Pasiphaea semispinosa*, наоборот, преобладают 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 полных желудках, мы обнаружим три типа распределения.

Первый, характерный для того же *F. notialis* и других пенеоидных креветок, относящихся к *Penaeus sensu lato*, а также, например, у *Crangon crangon*, креветки из совершенно другой таксономической группы (семейство Crangonidae), представляет собой кривую, похожую на гиперболу или на так называемую «вогнутую кривую систематиков» Уиллиса («квазигипербола»). Связь, аппроксимируемая такой кривой, говорит о стохастическом характере взаимодействий, в результате которых она возникает. Это хищники-собиратели.

Второй, характерный для *P. semispinosa* и, например, для кальмара *Loligo peali*, напротив, отдаленно напоминает логарифмическую кривую («квазилогарифмическая кривая»). Значит, между *P. semispinosa* и каль-

маром и их жертвами существует закономерная связь «хищник-жертва». Это — нападающие хищники.

В полном соответствии с логикой «исключенного четвертого» (или то или это, или и то и другое вместе; четвертого не дано), существует еще один, третий тип распределения частоты встречаемости разных порций пищи в полных желудках хищников. Он представляет собой сочетание предыдущих двух способов. Пример — креветка *Acanthephyra purpurea*. Аппроксимирующая его кривая напоминает провисшую цепь, то есть так называемую цепную линию, или в данном случае «квазицепную линию». Причина ее появления 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%), но состоящие из большого количества мелких особей одного пищевого объекта. Лучше всего это выражено у рыб-планктофагов, например, у «калянусной» сельди или скумбрии, активно питающейся эуфаузидами. У последней полные желудки набиты сотнями рачков одного вида, среди которых единично попадаются амфиподы-гипериды. В результате образуются две альтернативные кривые: «квазигипербола» для амфипод-гиперид и «квазилогарифмическая» — для эуфаузида. При суммировании образуется упомянутая выше «квазицепная линия». Это характеризует стратегию питания хищников, названных нами «пасущимися». Наиболее ярко эта закономерность выражена у хищников, чьи размеры в 50 и более раз превышают размеры основного объекта питания, то есть ближе к двум порядкам (а если вспомнить усатых китов — типичных пасущихся хищников, то и к трем). У креветок различие между жертвой и хищником не превышает одного порядка (10–20 раз), в результате этого кривые выражены слабее. Поэтому среди креветок нет пасущихся хищников в чистом виде.

Наш метод реконструкции стратегии питания можно было бы считать идеальным *experimentum crucis*, если бы он не требовал для изучения не менее полутора-двух сотен полных желудков. К сожалению, это доступно далеко не всегда, особенно если объект исследования — хищная креветка. Например, у *Pasiphaea semispinosa* (семейство Pasiphaeidae) мы исследовали 1477 желудков, из них 983 были с пищей, и лишь 166 — полными. У *Glyphus marsupialis* из этого же семейства исследовано более 1000 желудков, но пища обнаружено лишь в 29 из них, и лишь 10 были полными. Однако имеются дополнительные критерии — следствия того или иного способа компоновки пищевого комка порциями пищи разных размеров. Это коэффициент Фроермана ( $K_{\Phi}$ ) и индекс Таривердиевой ( $I_T$ ).  $K_{\Phi}$  — среднее количество пищевых объектов в желудке, показывает среднее количество порций пищи в желудке, характерное для данного вида. У креветок варьирует от 1 до 4. У хищников-собирателей  $K_{\Phi}$  заведомо больше, чем у нападающих хищников.  $I_T$  — частота до-

минирования: как часто в полных желудках какой-либо один пищевой объект составляет 60 % и более от объема или массы пищевого комка. Если  $I_T$  высокий, и количество доминант относительно большое, это — нападающий хищник, поскольку у него почти в каждом полном желудке содержится одна, редко две порции пищи. И наоборот.

Данные показатели входят в «диагноз» каждой стратегии питания. Благодаря этому по относительно небольшому количеству исследованных желудков можно хотя бы гипотетически оценить стратегию питания вида на конкретном этапе онтогенеза. Исходя из вышесказанного, мы предлагаем классификацию исследованных нами креветок в зависимости от избираемой ими стратегии питания.

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. Пищевой комок формируется в результате собирания детрита для усвоения его органики и бактерий-деструкторов в нем. Пищевой комок в полном желудке — фактически единственная порция, образованная в процессе непрерывного потребления детрита.

1.2. Собиратели-некрофаги. Питаются остатками погибших животных. В чистом виде нами эта стратегия питания не обнаружена. Некрофагия постоянный спутник детритофагии, да и других способов добывания пищи.

В рамках этих стратегий питания опять реализуется логика исключенного четвертого: детритофаги, некрофаги, или и то, и другое вместе. Четвертого не дано.

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. Креветки наедаются досыта за счет нескольких различных пищевых объектов. Пищевой комок сформирован из нескольких порций, чаще всего принадлежащих разным пищевым объектам, каждый из которых составляет относительно небольшую часть по отношению к объему полного желудка. Реже желудок креветки целиком занят остатками какого-то одного пищевого объекта. Размеры жертв в пищевом комке варьируют в довольно широких пределах.  $K_\Phi$  около 3 и более,  $I_T$  (и суммарная, и отдельных пищевых объектов) относительно невелика. Кривая распределения частоты встречаемости порций пищи разной величины в полных желудках — квазигипербола или «вогнутая кривая систематиков».

2.2. Нападающие хищники. В каждый данный момент используют в пищу один объект в виде единственной порции, наедааясь сразу. Размеры жертв, как правило, не намного меньше, чем хищника.  $K_\Phi$  всегда

меньше 2.  $I_T$  очень высокий. Распределение частоты встречаемости порций пищи — квазилогарифмическая кривая.

2.3. Пасущиеся хищники. В желудках доминирует один пищевой объект, но в нескольких или даже очень многих экземплярах. Размеры отдельных жертв сравнимы между собой и значительно меньше размеров хищника. Вместе с жертвой, доминирующей по объему и количеству отдельных особей, встречается компонент-спутник с высокой частотой встречаемости, но в относительно малых количествах.  $K_\Phi$  около 2.  $I_T$  относительно высокий. Кривая распределения частоты встречаемости порций пищи в полных желудках — «квазицепная линия».

Налицо опять логика исключенного четвертого: или нападающие или собиратели, или и то и другое вместе, то есть пасущиеся. Четвертого не дано.

3. Хищник-оппортунист. Состав пищи и способы ее добывания совмещают детрито- и некрофагию с хищничеством. Охотятся и на дне, и в толще воды. Например, *Plesionika carinata* в толще воды использует стратегию нападающего хищника, а на дне — детрито- и некрофага. И снова логика исключенного четвертого, но на другом уровне: или собиратель или хищник, или и то и другое вместе. У хищников-оппортунистов стратегия питания теряет характер трофического стереотипа, становясь трофодинамикой, то есть тактикой питания. Отсюда несколько парадоксальный вывод: типом стратегии питания хищников-оппортунистов служит отсутствие такой стратегии.

Суммарная кривая распределения частот встречаемости порций пищи разной величины напоминает квазилогарифмическую кривую нападающих хищников с элементами квазицепной линии пасущихся хищников.

Общие закономерности изменения экологической структуры таксоценов (понимая под этим соотношение жизненных форм креветок в таксоцене) в зависимости от глубинной зоны, в которой обитает данный таксоцен, выглядят следующим образом.

Как выше упоминалось, на шельфе и в абиссали в таксоцене преобладают (по числу видов) зарывающиеся виды, на кромке шельфа — эпибентосные (в широком смысле слова, то есть донные и бенто-пелагические виды), в самой верхней части склона своего наибольшего значения достигают придонные виды, а в нижней части склона — батипелагические креветки.

Границы между таксоценами смежных глубинных зон в тропиках и субтропиках определяются положением градиентов между вертикальными структурными зонами вод или слоями внутри них в каждом данном районе.

Таксоцен верхней части материкового среди прочих выделяется тем, что в нем примерно в равных соотношениях присутствуют все жизнен-

ные формы креветок, то есть он становится как бы многоэтажным. Для него характерно и наибольшее видовое разнообразие.

Каждая из жизненных форм креветок имеет свою трофическую характеристику, как по составу пищи, так и по стратегии питания.

Зарывающиеся креветки — малоспециализированные бентофаги, хищники-собиратели. Эпибентосные креветки (в широком смысле слова) в качестве обязательного компонента используют детрит и трупы животных, подразделяясь на облигатных детритофагов и на хищников-оппортунистов. Последние, будучи резко гетеротопными, кроме детрита и трупов, используют в пищу пелагических жертв (эуфаузиид, креветок, мизид, сифонофор и пр.). Придонные и батипелагические креветки — креветкоеды, рыбоеды — макропланктофаги и микронектонные нападающие хищники.

Трофическая структура таксоценов, оцениваемая по числу видов с разной трофической характеристикой, тоже меняется с глубиной. На шельфе встречаются хищники-собиратели, на его кромке — детритофаги и хищники-оппортунисты; в верхней части склона — все трофические группировки представлены примерно в равных соотношениях. И наконец, основу таксоценов нижней части склона составляют макропланктофаги, нападающие хищники.

Поскольку в абиссали опять начинают доминировать зарывающиеся креветки, там должны преобладать ин- и эпибентофаги со значительной долей некрофагии, хищники-собиратели по стратегии питания. И действительно, имеющаяся незначительная информация это подтверждает (Соколова, 1957; Wenner, 1978; Gore, 1985 1985a).

В районах с выраженным терригенным осадкообразованием на шельфе и на его кромке по биомассе абсолютно доминируют мало специализированные бентофаги, хищники-собиратели. «Многоэтажный» таксоцен верхней части материкового склона расслаивается на два горизонта. В первом, образующем примерно двухсотметровую кайму верхней части материкового склона, доминируют облигатные детритофаги и присутствуют хищники-оппортунисты, тоже питающиеся здесь детритом. Они дают здесь пик биомассы. Кроме них, здесь же ими активно питаются придонные креветкоеды, нападающие хищники.

На втором горизонте, на глубинах более 600–700 м, детритофаги почти исчезают, и основу биомассы составляют придонные креветкоеды. Но биомасса резко уменьшается.

В тех районах, где уровень терригенного осадкообразования отсутствует или падает до минимума, хищники-собиратели оттеснены к самому берегу. В нижней части шельфа и на его кромке по биомассе доминируют хищники-оппортунисты. На материковом склоне на первое место выходят макропланктофаги, нападающие хищники. Специфического «всплеска» биомассы креветок в верхней, примыкающей

к кромке шельфа, части материкового склона, вообще не возникает. Это позволяет сделать следующие выводы, дополняющие представления об общих закономерностях батиметрического распределения креветок.

1. Основным экологическим фактором, определяющим доминирование по биомассе той или иной трофической группировки креветок, то есть сам облик таксоценов, служит уровень терригенного седиментогенеза.

2. Градиенты, отделяющие друг от друга структурные зоны вод или слои внутри них, а вместе с ними и таксоцены креветок этих зон или слоев со своим видовым составом и экологической структурой, устанавливаемые по соотношению между собой числа видов каждой жизненной формы в таксоцене, теряют свое значение при формировании трофической структуры таксоценов по соотношению удельных биомасс их жизненных форм. Таксоцены одних глубинных зон сливаются с другими или, наоборот, как бы расслаиваются. Это, с одной стороны, подчеркивает надвидовой характер жизненных форм, а с другой — приводит к выводу, что должны существовать иные граничные условия («трофогradientы»), отделяющие таксоцены с разной трофической структурой друг от друга и служащие экологическими факторами.

Когда мы имеем дело только со списками видов каждого таксоценов, от района к району меняется видовой состав, но не меняется экологическая структура таксоценов; когда мы переходим на соотношение биомасс, у нас (при изменении уровня терригенного осадкообразования) может не измениться видовой состав (во всяком случае, на уровне доминирующих и константных видов), но изменяется экологическая структура таксоценов.

Следовательно, экологическая структура таксоценов, определяемая по соотношению числа видов, входящих в разные жизненные формы, виртуальна и примерно одинакова в одних и тех же глубинных зонах. Она служит основой для реализации той экологической структуры, что определяется доминированием по биомассе одного из видов данной жизненной формы. Своеобразная «игра» двух главных групп экологических факторов: условий и ресурсов (по: Бигон с соавт., 1989) в зоне трофогradientа. И поскольку креветки, так или иначе связанные с дном, члены детритной пищевой цепи, это зависит от степени развития терригенного осадкообразования, реализуется через смену трофических группировок и явно зависит от обеспеченности их пищей. При увеличении доступности пищи реализуется преобладание неспециализированных и специализированных бентофагов, хищников-собираателей и детритофагов. При уменьшении — ведущую роль приобретают хищники-оппортунисты и нападающие хищники.

Среди прочих таксоценов креветок западноафриканских вод выделяются таксоцены кромки шельфа и примыкающей к ней части ма-

террикового склона на глубинах 300–800 м в зонах с хорошо развитым терригенным седиментогенезом. Они существуют в водах Марокко, Гвинеи-Бисау — Либерии и Юго-Восточной Атлантики.

Они состоят из 10–12 видов. По крайней мере, 10 из них отличаются высокой совместной частотой встречаемости. Изучение состава пищи и ее изменчивости у трех наиболее массовых видов этого таксоцена Юго-Восточной Атлантики (*Nematocarcinus africanus*, *Aristeus varidens*, *Aristeopsis edwardsiana*) показало, что эпибентосный *N. africanus*, составляющий в среднем 80 % биомассы всех креветок таксоцена, детритофаг и некрофаг, а два других вида — крупные придонные нападающие хищники, креветкоеды, в основном питающиеся именно *N. africanus*. Эти пищевые связи охватывают только глубины 300–800 м. *N. africanus* глубже не встречается, а хищные креветки на глубинах 800 и более метров переходят на питание пелагическими животными. Значит, этот таксоцен — не случайное собрание видов, относящихся к данному таксону, обитающих в данной глубинной зоне, а сообщество, то есть группа видов из одного биотопа, связанных трофически. Это сообщество замкнуто на детритную пищевую цепь через детритофага *N. africanus*. Такие таксоцены креветок закономерно обнаруживаются там, где развито терригенное осадкообразование, в определенной глубинной зоне, узкой 200–300-метровой каймой тянущейся вдоль верхнего края материкового склона. Сообщества такого типа называются консорциями.

Наиболее массовые виды рыб, обитающие в этой же глубинной зоне (в Юго-Восточной Атлантике — *Merluccius polli* Cadenat, 1950), с таксоценом креветок практически не связаны и, следовательно, эти консорции относительно замкнуты.

Данная консорция представляет собой сообщество с достаточно простой структурой: относительно малое число входящих в него видов, резкое преобладание одного из них по биомассе. В соответствии с правилом К. Н. Несиса (1965, с. 476) («чем выше биомасса биоценоза, тем проще и однообразнее его структура и тем большую роль играет в биоценозе один вид»), можно сделать вывод: чем ближе к консорции структура сообщества, тем относительно мощнее должен быть источник энергии, за счет которого оно существует. Не случайно, что консорция креветок верхней части материкового склона, замкнутая на детритную пищевую цепь через вид-эдификатор, детритофага, возникает только в районах с хорошо развитым терригенным осадкообразованием.

Глубины обитания этих консорций оказываются своеобразной пограничной зоной, в которой резко падает доля органического вещества в толще воды, достигает минимума содержание органического азота в донных осадках, а отношение углерода к азоту максимально, что говорит об уменьшении доли белковоподобных веществ по сравнению с неусвояемыми углеводородами. Здесь же достигает минимума

и общий поток фекалий. Следовательно, здесь действительно возникает своеобразный градиент, достаточно стабильный для того, чтобы служить экологическим фактором (Мончадский, 1962). Именно его, по аналогии с другими факторами среды, образующими более или менее развитые градиенты, мы назвали «трофогradientом» или «трофо-клином». Там, где наблюдаются интенсивные подъемы глубинных вод, органическое вещество, поступающее из фотической зоны, проникает на большие глубины благодаря бурной вспышке жизни в ней (более чем до глубин 1000 м). Однако даже этого, вероятно, недостаточно, так как в зонах апвеллинга (например, Западная Сахара или Намибия) не образуются консорции, видами-эдификаторами которых служат креветки-детритофаги, несмотря на высокую продуктивность фотической зоны. На материковом склоне, напротив, донные отложения на 60 % представлены илами. Наиболее высокие содержания органического углерода в илах найдены на глубинах 500–1000 м. Органический углерод попадает сюда как составная часть речной взвеси, более 90 % которой осаждаются вблизи берегов, а относительное содержание детрита в реках заметно выше содержания живой биомассы. Пищевая ценность детрита, средняя между ценностью животной и растительной пищи, дополняется бактериями, образующими комплексы с его частицами. Особенно обильны они на поверхности морского дна; степень их обилия тоже связана с речным стоком.

Существование 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. Вследствие этого бывшие консорты переходят на питание пелагическими животными, совершающими большие вертикальные миграции, т. е. переходят из детритной в пастбищную пищевую цепь. Значит, эти виды в течение жизни дважды перемешаются 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 и на глубинах 400–700 м питаются в первую очередь *N. africanus*, т. е. оказываются членами детритной пищевой цепи. Наиболее крупные особи, уходящие в пелагиаль над большими глубинами, опять замыкаются на пастбищную пищевую цепь через батипелагические интерзональные виды.

Следовательно, существование «многоэтажного» таксоцена креветок в районах с развитым терригенным осадкообразованием действительно обусловлено не только топически, но трофически.

Вероятно, не случайно существование здесь стыка двух главных пищевых цепей Мирового океана. Оно объясняется тем, что именно эта глубинная зона служит «осью симметрии» в изменении структуры таксоценов креветок. Не случайно, что именно «многоэтажный таксоцен», по сути своей представляющий собой типичный экотон, оказался консорцией. Не случайно и 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.

Возникновение креветко-креветочных сообществ в тех местах, где существует развитый терригенный седиментогенез, по контрасту, объясняет существование среди креветок хищников-оппортунистов и их функцию в таксоценах. Их молодь значительно сильнее связана с пелагиалью, питаясь массовыми макропланктонными и микронектонными ракообразными, а позднее, в связи с переходом к жизни на дне, взрослые креветки переходят, в основном, к детрито- и некрофагии. Здесь они становятся членами «многоэтажного таксоцена», так как их распространение на дне приходится на глубины 300–800 м, то есть на кромку шельфа и верхнюю часть материкового склона вблизи границы между мезо- и батипелагиалью там, где она упирается в дно. Это полоса дна между двумя трофоклинами, ограничивающими сверху и снизу консорции креветок. Благодаря этому возникает аналогия с явлением, описанным выше.

Однако то, что реализуется в консорции, состоящей из нескольких видов креветок, в данном случае осуществляет один вид — *P. carinata* и другие хищники-оппортунисты, но — в течение онтогенеза. В районах с высоким уровнем терригенного седиментогенеза они, видимо, не могут конкурировать с видами рода *Nematocarcinus* (в западноафриканских водах — с *N. africanus*), но занимают их место там, где они отсутствуют, что наблюдается в водах Марокко, а также в районах с аридным типом седиментогенеза. Это демонстрируют *P. heterocarpus* в водах Западной Сахары и Мавритании, и *P. acanthonotus* — в водах Намибии.

Отсюда следует, что там, где терригенный седиментогенез ослаблен, креветки хищники-оппортунисты напрямую выступают в роли связующего звена между детритной и пастбищной трофическими сетями.

Для выявления того, существует ли морфоанатомический базис трофической структуры таксоценов креветок, мы исследовали особенности строения мандибул у 182 видов из 29 семейств креветок. У многих семейств строение мандибулы настолько характерно, что позволяет, наоборот, по нему идентифицировать принадлежность к конкретному семейству. Особенно это полезно при изучении, например, остатков съеденной хищником креветки по мандибуле, найденной в желудке.

Поэтому оно может отчасти служить таксономическим признаком уровня семейства. И напротив, имеются семейства с ярко выраженным полиморфизмом мандибул. В целом у креветок существуют два направления «эволюции» мандибул от исходного типа. Каждое из них сводится к редукции одного из придатков: или режущего, или жевательного. В этом отражены основные тенденции адаптиогенеза мандибул у креветок: редукция жевательного — у облигатно пелагических креветок, и режущего — у наиболее специализированных к бентосному и зарывающемуся образу жизни. Тенденция к редукции режущего отростка, прослеживаемая от наименее к наиболее продвинутым таксонам, 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 *Disciadidae*, рудимент режущего отростка у *Psalidopodidae*, а у *Eugonatonotidae* — его полное отсутствие.

Следовательно, у креветок в процессе их эволюции обе возможности изменения мандибул реализовывались неоднократно, и представители этой группы не раз сталкивались с необходимостью адаптации 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 *Stylodactylidae*, пелагические *Oplophoridae*, *Acanthephyridae* и *Pasiphaeidae*), а режущего — при переходе от эпибентосного образа жизни к зарывающемуся (*Stangonidae*, *Processidae*) или к другому экологически равноценному образу жизни. Кроме этого, редукция как режущего, так и жевательного отростков мандибулы словно маркирует эволюцию креветок от собирательства (с не редуцированными режущим и жевательным отростками) к специализированному хищничеству: в пелагиали (редуцирован жевательный отросток) или на дне (редуцирован режущий отросток).

Промежуточные морфотипы мандибул, несущие следы редукции режущего отростка, имеются у креветок с разными способами добывания пищи, относящихся к разным жизненным формам и к разным таксоценам. Некоторая мультифункциональность мандибул и сохранение своеобразного промежуточного положения среди других креветок есть следствие того, что все они резко гетеротопные животные, которые способны на дне питаться, в основном, детритом, и отрываться от него достаточно далеко, превращаясь в планкто- и макропланктофагов. При сохранении способа обработки 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.

В результате 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 адаптаций. Изменения мандибул, как в зеркале, отражают особенности эволюции креветок, представляющей собою типичный телогенез. Кроме этого, из вышесказанного вырисовывается, что в этом процессе принципиально важную роль играет кромка шельфа и самая верхняя часть материкового склона до глубин 800 м.

На страницах этой книги неоднократно по разным поводам упоминается верхняя часть материкового склона на глубинах 600–800 и до 1000 м. Именно в этом диапазоне глубин наблюдается наивысшая частота встречаемости креветок в уловах, так же как наибольшее количество видов креветок, среднее количество видов в одном улове. Это чисто фаунистические характеристики. В дополнение к ним мы использовали показатель видового разнообразия по Глисону. Эта интегральная характеристика представляет собой не только функцию от количества видов в данной пробе, но и их численности или биомассы, так как удельная численность креветок (или их удельная биомасса) пропорциональна плотности поселений в данной точке. Следовательно, коэффициент Глисона отражает определенным образом структуру таксоценов. Чем он выше, тем сложнее структура поселений креветок.

У креветок западноафриканского шельфа относительно простая и практически совпадающая во всех исследованных регионах структура таксоценов креветок. С увеличением глубины закономерно возрастает сложность структуры поселений креветок. Пик видового разнообразия креветок, как и следовало ожидать, приходится на глубины примерно 800 м.

Именно на этих глубинах все жизненные формы креветок представлены примерно в равных долях, образуя «многоэтажный» таксоцен креветок. Причина его появления — существование здесь в районах с хорошо выраженным терригенным осадкообразованием гумидного типа креветко-креветочной консорции, завязанной на детритную пищевую цепь. Видами-эдификаторами этих консорций служат креветки, по типу питания облигатные или факультативные детритофаги, а видами-консортами — крупные придонные креветки, нападающие хищники, креветкоеды.

Эти консорции ограничены двумя трофоклинами. Сверху возникновение трофоклина определяется глубиной, на которой перестает ощущаться воздействие на донную фауну пастбищной трофической цепи, то есть глубинами примерно 300 м. Нижний трофоклин возникает на глубинах примерно 800 м, где доля азота в детрите падает очень низко, а доля непредельных углеродов в нем, наоборот, возрастает настолько, что детрит становится недоступен для бактерий.

Этот всплеск видового разнообразия характерен не только для креветок, но и для гастропод, и для организмов эпифауны, обнаруживаемых на подводных фотографиях. Наконец, результаты многолетних исследований в рамках программы MUSORSTOM-TDSB (Национального музея естественной истории Франции, Института по делам науки и культуры бывших колоний и заморских территорий Франции, и журнала «Тропический глубоководный бентос»), показали, что глубоководная фауна тропиков очень разнообразна именно в верхней части батиальной зоны.

По Одуму (1975), разнообразие невелико в физически контролируемых экосистемах, увеличиваясь в экосистемах, контролируемых биологическими факторами. Можно предположить, что не только таксоцен креветок, но и вся донная фауна верхней части материкового склона на глубинах до 800 м не просто совокупность видов, объединенных лишь топически. Сложность ее структуры, возможно, говорит о биотических связях не только между креветками, в противоположность таксоценом шельфа и его кромки, структура которых регулируется прежде всего абиотическими факторами.

На основании этого мы предлагаем гипотезу о том, что верхняя часть материкового склона на глубинах 800–1000 м представляет собой подобие «динамического триггера», то есть некое подобие переключателя, способного неопределенно долгое время находиться в одном из двух устойчивых состояний. При изменения «напряжения» он срабатывает. «Величиной напряжения», заставляющей срабатывать наш «триггер», служит некий уровень терригенного седиментогенеза (то есть источника ресурсов — «напряжения»), «импульсы» которого меняются в пространстве и времени. А это определяет судьбу тех форм из фауны креветок (и, как нам кажется, не только креветок) шельфа, которые вытесняются волнами постоянно идущего там кладогенеза с шельфа на его кромку и верхнюю часть склона: куда им держать путь: вдоль дна в абиссаль или в толщу воды?

Существенная часть наших наблюдений, результаты которых приведены на страницах книги, относятся к особенностям экологии креветок вод, омывающих западное побережье континента с его «запирающей» системой океанической циркуляции, чередованием гумидных и аридных климатических зон и, следовательно, соответствующими вариациями мощности и состава терригенного седиментогенеза, от-

носителем слабой изрезанностью береговой линии. Наряду с этими региональными особенностями обнаружили закономерности, которые должны быть общими для креветок вообще. И некоторые из них дали нам повод, в заключение книги, попытаться реконструировать особенности эволюции креветок, отталкиваясь не от их морфо-анатомических параметров, а от тех следов, что остаются в закономерностях горизонтального и вертикального распространения, а также и экологии. Их можно назвать «эволюционными траекториями», которые словно «просвечивают» сквозь эти закономерности.

Мы исходим из допущения, что биогеографическая схема на видовом уровне отражает современные условия существования живого покрова. Например, границы между зоогеографическими областями маркируют современное положение гидроклиматических фронтов. Экологическая структура экосистем (понимая под этим соотношение жизненных форм в них) более инертна, так как устанавливается независимо от географической структуры фауны. В Атлантическом океане, например, границы зоогеографических регионов неоднократно перемещались с севера на юг и обратно в течение последних десятков тысяч лет в связи с миграцией фронтальных зон в результате смены климата, а закономерности седиментогенеза не менялись с мелового периода.

Уже в пределах одного рода (особенно в крупных родах) в различных таксономических группах креветок виды обычно несколько отличаются по своей экологии, вплоть до того, что внутри рода обнаруживается спектр разных жизненных форм. Это относится к диапазону глубин обитания (как правило, у видов данного таксона, обитающих в одном зоогеографическом регионе); отношению к субстрату; размерам тела; реже — типу питания. Для каждого политипического рода этот спектр более или менее широк. Его можно назвать экологической характеристикой рода. Еще более широк размах спектра жизненных форм семейства, так как он складывается из экологических характеристик каждого из входящих в него родов. Отсюда следует, что экологическая характеристика рода содержит информацию о современном направлении эволюции его членов, а спектр жизненных форм семейства и выше отражает его филогенетическую историю («траекторию»).

Можно заключить, что эволюция креветок не затронула существенных сторон их организации. Она вращалась в кругу примерно одних и тех же адаптаций, порождая большое количество параллелизмов в пределах относительно небольшой группы членистоногих. Следовательно, это телогенез. Вся приведенная выше совокупность фактов позволяет его охарактеризовать следующим образом.

Древняя фауна креветок возникла на мелководье. Это подтверждается, в частности, находками представителей самых примитивных каридных креветок из семейства Procarididae в рефугиумах именно

мелководий. Позднее в результате радиации на родовом уровне креветки освоили материковый склон и пелагиаль. Мелководные виды затем были вытеснены новой фауной креветок, заселяющей шельф. Предыдущая фауна креветок сместилась к материковому склону, как бы окаймляя его и подпадая под воздействие «динамического триггера» верхней части материкового склона. Поэтому часть видов из разных таксонов уходила еще глубже, другая — переходила к жизни в пелагиали. Это было связано с ограниченностью пищевых ресурсов на склоне в местах с низким уровнем терригенного седиментогенеза, и в абиссали. Для многих из них это был и переход из детритной в пастбищную пищевую цепь. Процесс повторялся неоднократно, и каждый раз представители самой древней и следующей за ней фаун оказывались на еще больших глубинах.

Заселение склона и абиссали некоторыми из высокоспециализированных семейств или их отдельными видами, остающимися тесно связанными с дном до наибольших глубин, известных для креветок, тоже объясняется их типом питания, преадаптированным к условиям больших глубин. В олиготрофных районах абиссали креветки не встречаются.

Это позволяет сделать вывод, что для креветок характерен телогенез «пульсирующего» типа. Поэтому современная фауна креветок состоит из «молодых» групп с интенсивным кладогенезом; групп, персистирующих с верхней юры и мелового периода, и осколков предыдущих фаун, сохранившихся на больших глубинах и в рефугиумах мелководья. Данное обстоятельство должны учитывать те исследователи, которые используют для изучения филогенетических связей внутри двух подотрядов и между ними морфологические и молекулярные методы.

## ЛИТЕРАТУРА

---

Абдурахманов Г.М., Кривоуцкий Л.А., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. 2008. Биогеография. 3-е изд. М.: Изд. центр «Академия». 480 с.

Авилов И.К. 1965. Некоторые данные о рельефе дна и грунтах западно-африканского шельфа // Тр. Всес. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр. Т. 57. С. 235-259.

Авилов И.К., Гершанович Д.Е. 1967. Геоморфологические исследования в Южной Атлантике // Изв. АН СССР. Сер. географ. № 4. С. 21-31.

Айзатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М. 1979. Океан. Активная поверхность и жизнь. Л.: Гидрометеиздат. 191 с.

Алеев Ю.Г. 1980. Жизненная форма как система адаптаций // Успехи соврем. биологии. Т. 90. № 3 (6). С. 462-477.

Алеев Ю.Г., Бурдак В.Д. 1981. Жизненные формы гидробионтов в единой системе жизненных форм организмов // В кн.: IV съезд ВГБО. Тезисы докладов. Т. 4. Киев: С. 4-5.

Алехин В.В. 1944. География растений с основами фитогеографии, экологии и фитоценологии. М.: Сов. наука. 250 с.

Андрияшев А.П. 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука. С. 117-138.

Аноним. 2014. Оптимальное пищеводобывательное поведение / Сайт «BioXplorer». Секреты биологии. <http://www.bioxplorer.ru/bilers-1627-1.html>. 5 с.

Аноним-1. 2015. Стратегия добывания ниши // Ecolife.ru. <http://www.ecololife.ru/study-212-1.html>.

Арашкевич Е.Г. 1970. Трофическая характеристика копепод разных глубин бореальных и тропических районов Тихого океана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 23 с.

Атлас океанов. 1977. Атлантический и Индийский океан. Мин. обороны СССР. М.: ВМФ. 26 с. 302 карты.

Бараш М.С. 1981. Климатическая зональность Атлантического океана в четвертичное время (по планктонным фораминиферам) // В кн.: Климатическая зональность и осадкообразование. М.: Наука. С. 126-139.

Бараш М.С. 1974. Миграции климатических поясов Атлантического океана в верхне четвертичное время // Докл. АН СССР. Т. 216. № 5. С. 1156-1160.

Бараш М.С., Окунева Р.Г. 1981. О позднечетвертичных колебаниях палеотемператур в тропической зоне Северной Атлантики (по планктонным фораминиферам) // Океанология. Т. 21. № 5. С. 845-854.

Беклемишев В.Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 56. № 5. С. 3-30.

Беклемишев В.Н. 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 2-е издание, переработанное и дополненное. М.: Советская наука. 698 с.

Беклемишев К.В. 1967. Биогеографическое деление пелагиали Тихого океана (в пределах поверхностных и промежуточных вод) // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 1. Планктон. М.: Наука. С. 98-169.

Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 191 с.

Беклемишев К.В. 1976. Биотопический подход к морским сообществам и его осуществление во время советских работ по международной биологической программе // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 5. С. 688-697.

Беклемишев К.В., Маргулис Р.Я., Цейтлин В.Н., Чесунов А.В. 1982. Роль гидрологических границ в вертикальном распределении океанского макропланктона // Докл. АН СССР. Т. 262. № 1. С. 252-254.

Беляев Г.М., Бирштейн Я.А., Богоров В.Г., Виноградова Н.Г., Виноградов М.Е., Зенкевич Л.А. 1959. О вертикальной биологической зональности океана // Докл. АН СССР. Т. 129. № 3. С. 658-661.

Беляев Г.М., Виноградова Н.Г., Левенштейн Р.Я., Пастернак Ф.А., Соколова М.Н., Филатова З.А. 1973. Закономерности распределения глубоководной фауны в свете развития идеи о биологической структуре океана // Океанология. Т. 13. № 1. С. 149-157.

Берников Р.Г., Доманевский Л.Н., Кудерский С.К., Яковлев В.Н. 2002. Центрально-Восточная Атлантика // Промыслово-биологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана. Т. 1. Калининград: Публикации АтлантНИРО. С. 146-196.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 томах. Т. 1. М.: Мир. 667 с.

Биологический энциклопедический словарь. 1989. М.: Советская энциклопедия. С. 278.

Бирштейн Я.А., Виноградов Л.Г. 1953. Новые данные по фауне ракообразных (Decapoda) Берингова моря // Зоол. журн. Т. 32. № 2. С. 215-228.

Бирштейн Я.А., Виноградов М.Е. 1971. Роль трофического фактора в таксономическом обособлении глубоководной фауны // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. Т. 76. № 3. С. 59-92.

Бордовский О.К. 1964. Накопление и преобразование органического вещества в морских осадках. М.: Недра. 126 с.

Бордовский О.К. 1974. Органическое вещество морских и океанских осадков в стадии раннего диагенеза. М.: Наука. 101 с.

Бородулина О.Д. 1981. Состав пищи желтоперого тунца *Thunnus albacores* (Bonnaterre) (Scombridae) в некоторых районах его обитания // Вопр. ихтиол. Т. 21. № 6. С. 1006-1015.

Брызгин В.Ф. 1982. Глубоководная креветка Баренцева моря (биология, распределение и промысел). Мурманск: Мурманское книжн. изд-во. 72 с.

Бубнов В.А., Булатов Р.П., Морошкин К.В. 1973. Циркуляция поверхностных вод в юго-восточной части Атлантического океана // Тр. ин-та океанол. АН СССР. Т. 95. С. 14-19.

Букатин П.А., Буруковский Р.Н., Перов В.В., Якубовский А.А. 1982. Элементы глубоководной фауны на шельфе Гвинейского залива // Океанология. Т. 22. № 6. С. 1025-1028.

Буланенков С.К. 1969. Влияние гидрологических условий на распределение креветки у Северо-Западной Африки // Атлантический океан. Рыбопоисковые исследования. Калининград: АтлантНИРО. № 1. С. 125-133.

Буруковский Р.Н. 1969. Об организации промысла креветки у побережья северо-западной Африки // Тр. АтлантНИРО. № 22. С. 125-134.

Буруковский Р.Н. 1969 а. Питание розовой креветки (*Penaeus duorarum* Burkenroad) у побережья Мавритании // Тр. Вниро. Т. 65. С. 417-423.

Буруковский Р.Н. 1970. Некоторые вопросы оогенеза у розовой креветки (*Penaeus duorarum*) // Архив анатомии, гистол. и эмбриологии. Т. 58. № 6. С. 56-66.

Буруковский Р.Н. 1970 а. О происхождении амфиатлантического ареала креветки *Penaeus duorarum* // Океанология. Т. 10. № 6. С. 1086-1089.

Буруковский Р.Н. 1970 б. О находке креветки *Sympasiphaea annectens* (Palaemonidae) в Атлантическом океане // Зоол. журн. Т. 49. № 1. С. 149-151.

Буруковский Р.Н. 1972. Некоторые вопросы систематики и распространения креветок рода *Penaeus* // Тр. АтлантНИРО. Вып. 42. С. 3-21.

Буруковский Р.Н. 1972 а. Некоторые аспекты биологии розовой креветки (*Penaeus duorarum* Burkenroad) // Тр. АтлантНИРО. Вып. 42. С. 86-119.

Буруковский Р.Н. 1972 б. О функции роострума у креветок // Тр. АтлантНИРО. Вып. 42. С. 176-179.

Буруковский Р.Н. 1972 в. О значении миграций у розовой креветки (*Penaeus duorarum* Burkenroad) // В кн.: Поведение водных беспозвоночных: Материалы 1-го симпозиума. Борок: С. 22-30.

Буруковский Р.Н. 1972 г. Креветка // В кн.: Атлас гидрометеорологических промысловых данных. Юго-восточная часть тропической зоны Атлантического океана. С. 29, 71.

Буруковский Р.Н. 1975. О питании четырех видов креветок из рода *Penaeus*, обитающих в Атлантическом океане // Труды АтлантНИРО. Вып. 58. С. 157-167.

Буруковский Р.Н. 1976. Новый вид креветки *Pasiphaea grandicula* и краткая сводка видов рода // Биол. моря. № 4. С. 17-28.

Буруковский Р.Н. 1977. Новый вид креветки из семейства Pasiphaeidae (Crustacea, Decapoda) // Зоол. журн. Т. 56. № 3. С. 473-475.

Буруковский Р.Н. 1978. О биологии креветки *Aristeus varidens* // Биол. моря. № 3. С. 70-77.

Буруковский Р.Н. 1978 а. Креветки Юго-Восточной Атлантики и закономерности их батиметрического распределения // Зоол. журн. Т. 57. № 10. С. 1501-1510.

Буруковский Р.Н. 1980. Зоогеографическое районирование Западной Африки на примере креветок // В кн.: Проблемы морской зоогеографии. Тез. докл. Владивосток: Всесоюзная конференция. С. 17-19.

Буруковский Р.Н. 1980 а. Особенности батиметрического распределения креветок у атлантического побережья Марокко // Океанология. Т. 20. №6. С.1098-1102.

Буруковский Р.Н. 1980 б. Некоторые вопросы биологии креветки *Plesionika edwardsianus* в Юго-Восточной Атлантики // Биол. моря. № 6. С. 21-26.

Буруковский Р.Н. 1981. Некоторые общие закономерности батиметрического распределения креветок // Зоол. журн. Т. 60. № 1. С. 42-52.

Буруковский Р.Н. 1981 а. Определитель креветок рода *Plesionika* Bate, 1888 (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) и сводка их географического распространения // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. № 4. С. 42-53.

Буруковский Р.Н. 1981 б. Креветки-чистильщики // Природа. № 10. С. 116-117.

Буруковский Р.Н. 1981 в. О телогенезе креветок // В кн.: IV съезд ВГБО. Тез. докл. 4 часть. Киев: С. 13-15.

Буруковский Р.Н. 1982. Креветки рода *Parapandalus*: географическое и батиметрическое распределение и ключ для определения видов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. № 3. С. 39-45.

Буруковский Р.Н. 1982 а. Креветки прибрежных вод Сахары: видовой состав и особенности распределения // Зоол. журнал. Т. 61. № 9. С. 1501-1510.

Буруковский Р.Н. 1982 б. Интегральная характеристика распространения креветок у западного побережья Африки // В кн.: Проблемы рационального

использования промысловых беспозвоночных. Тез. докл. III Всесоюзн. совещ. Калининград. С. 12-14.

Буруковский Р.Н. 1984. Об уточнение вертикальной зональности морской донной фауны // Океанология. Т. 24. Вып. 3. С. 515-518.

Буруковский Р.Н. 1985. О питании западноафриканских креветок // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 10. С. 1501-1512.

Буруковский Р.Н. 1986. Новый вид креветки из рода *Heterocarpus* (Crustacea: Decapoda: Pandalidae) и краткая сводка видов рода // Бюлл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. Т. 91. № 5. С. 62-73.

Буруковский Р.Н. 1986 а. О питании креветки *Pasiphaea semispinosa* // Биологические науки. № 7. С. 47-49.

Буруковский Р.Н. 1986 б. Эволюционные аспекты трофоадаптации генеза у креветок // В сб.: Питание морских беспозвоночных в естественных условиях. Инст. океанол. АН СССР. М. С. 10-21.

Буруковский Р.Н. 1987. О трофической структуре таксоценов креветок // В сб.: Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ. Инст. океанол. АН СССР. С. 22-35.

Буруковский Р.Н. 1988 Новые находки креветок в водах тропической Восточной Атлантики // Биологические науки. № 1. С. 37-41.

Буруковский Р.Н. 1989 Креветки тропической восточной Атлантики: видовой состав и распределение // Бюлл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. Т. 94. № 2. С. 60-70.

Буруковский Р.Н. 1989 а. Экологический статус таксоценов креветок материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием // Журн. общ. биол. Т. 50. № 5. С. 621-631.

Буруковский Р.Н. 1990. Креветки подводных возвышенностей Сала-и-Гомес и Наска // Тр. Инст. океанол. АН СССР. Т. 124. С. 187-217.

Буруковский Р.Н. 1992. Пелагические креветки Намибии / Депонированная рукопись. ВНИЭРХ. № 213-рх. 123 с.

Буруковский Р.Н. 1992 а. Питание креветки *Parapandalus narval* // Бюлл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. Т. 97. Вып. 4. С. 58-64.

Буруковский Р.Н. 1993. О распространении и биологии *Plesionika martia* (A. Milne-Edwards, 1883) в водах Западной Африки // В сб.: «Питание морских беспозвоночных в разных вертикальных и широтных зонах. М. С. 41-54.

Буруковский Р.Н. 1998. О биологии креветки *Acanthephyra purpurea* A. Milne-Edwards 1881 (Decapoda, Natantia, Oplophoridae) // Бюлл. Москов. об-ва исп. природы. Отд. биол. Т. 103. Вып. 6. С. 17-25.

Буруковский Р.Н. 1998 а. О распространении креветок в западноафриканских водах // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 7. С. 778-787.

Буруковский Р.Н. 2000. 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. С. 66-75.

Буруковский Р.Н. 2004. Креветки семейства Glyphocrangonidae (Crustacea, Decapoda) из Аденоского залива // Некоторые проблемы гидробиологии и микробиологии. Сб. научных трудов. Калининград: Издательство КГТУ. С. 70-87.

Буруковский Р.Н. 2009. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград: Издательство ФГОУ ВПО «КГТУ». 408 с.

Буруковский Р.Н. 2010. Зоология беспозвоночных. СПб.: Проспект науки. 960 с.

Буруковский Р.Н. 2011. Пелагические креветки Намибии // Зоол. журн. Т. 90, № 4. С. 1-8.

Буруковский Р.Н. 2012. Глубоководные креветки семейства Nematocarcinidae: история изучения, систематика, географическое распространение, биологическая характеристика. СПб.: Проспект науки. 287 с.

Буруковский Р.Н. 2015. Трофические взаимоотношения *Merluccius polli* Cadenat 1950 (Gadiformes, Merluccidae) и креветок в водах Анголы // Рыбн. хоз-во. № 2. С. 64-66.

Буруковский Р.Н. 2016. О батиметрическом распределении креветки *Plesionika heterocarpus* (Costa 1871) в западноафриканских водах // 4-й Балт. морской форум. Тр. Калининград: Изд. ФГБОУ «КГТУ». С. 140-143.

Буруковский Р.Н., Андреева В.М. 2010. О географическом распространении, батиметрическом распределении и биологии креветки *Acanthephyra pelagica* (Risso 1816) (Decapoda, Oplophoridae) // J. Siberian Fed. Univ. Biology. Т. 3. № 3. С. 303-321.

Буруковский Р.Н., Бабанова Е.П., Макарова Л.М. 1982. Трофические связи трех видов креветок материкового склона Юго-Восточной Атлантики // Зоол. журн. Т. 61. № 4. С. 515-526.

Буруковский Р.Н., Буланенков С.К. 1969. Розовая креветка. Калининград: АтлантНИРО. 76 с.

Буруковский Р.К., Иванова И.В. 2005. 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. Калининград: С. 279-290.

Буруковский Р.Н., Нигматуллин Ч.М., Роменский Л.Л. 1970. Сырьевые ресурсы промысловых беспозвоночных Западной Африки // В кн.: Современное состояние биологической продуктивности и сырьевых ресурсов Мирового океана и перспективы их использования. Калининград: Книжн. Изд. С. 85-92.

Буруковский Р.Н., Островский И.С. 1983 О биологии креветки *Plesionika heterocarpus* у атлантического побережья Марокко // Биологические науки. № 1. С. 49-44.

Буруковский Р. Н., Потютко О. М. 2001. О питании креветки *Plesionika heterocarpus* // Сб.: Гидробиология на рубеже веков и тысячелетий. Калининград: КГТУ. С. 45-60.

Буруковский Р.Н., Птицин С.Т. 1976. Некоторые аспекты изменчивости питания у розовой креветки Восточно-Центральной Атлантики (*Penaeus duorarum*) // Тр. АтлантНИРО. Вып. 60. С. 143-161.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1976. О биологии креветки *Nematocarcinus africanus* Crosnier, Forest, 1973, материкового склона Юго-Восточной Атлантики. Тр. АтлантНИРО. Вып. 69. С. 74-84.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1979. О некоторых новых для фауны Юго-Восточной Атлантики глубоководных креветках // Зоол. журн. Т. 58. № 3. С. 328-331.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1980. Новый вид креветки из рода *Pasiphaea* // Зоол. журн. Т. 59. № 7. С. 1096-1098.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1980 а. Об изменчивости некоторых отделов тела у длинноносой креветки // В кн. Проблемы рационального использования запасов креветок. Мурманск: Тез. докл. научн. конф. С. 13-16.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1982. Новые находения нескольких видов креветок и описание нового вида *Pasiphaea natalensis* sp.n. // Зоол. журн. Т. 61. № 12. С. 1797-1801.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1985. Об особенностях распределения креветок у атлантического побережья южной Африки // Бюлл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. Т. 90. № 4. С. 65-73.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1989. Видовой состав и распределение креветок у берегов Намибии // Океанология. Т. 29. № 3. С. 508-511.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1991. Креветки-фунхалии (Penaeidae): систематика, распространение и некоторые вопросы биологии // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 96. Вып. 6. С. 60-61.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1995. О биологии креветки *Nematocarcinus africanus* (Decapoda, Natantia, Nematocarcinidae) // В сб.: «Промыслово-биол. иссл. морских беспозв.» ВНИРО. М. 1992. С. 85-101.

Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. 1995 а. Видовой состав и распределение креветок северо-тропических вод Западной Африки (21-16° с.ш.) // В сб.: «Биология и динамика численности рыб и беспозвоночных Атлантического океана». Калининград. С. 117-142.

Буруковский Р.Н., Трунова А.В. 2007. О питании креветки *Crangon crangon* (Decapoda, Stangonidae) 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. Т. 147. С. 181-203.

Буруковский Р.Н., Фроерман Ю.М. 1974. Подход к изучению способов охоты у хищных морских беспозвоночных // Океанология. Т. 14. № 1. С. 167-172.

Быков Б. А. 1973. Геоботанический словарь. Изд. 2-е. Алма-Ата: Наука. 214 с.

Васильев А.С., Макаревич В.А. 1975. О системе течений у западного входа в Гибралтарский пролив // Морск. гидрофиз. иссл. Севастополь: С. 67-124.

Верещака А.Л. 1996. Сравнительный анализ таксономического состава креветок-эдификаторов гидротермальных сообществ Срединно-Атлантического хребта // Докл. АН. Т. 351. Общая биология. № 1. С. 134-136.

Верещака А.Л., Гебрук А.В. 2002. Креветки (Decapoda Macrura Natantia) // Биология гидротермальных систем / Под ред. А.В. Гебрука. М.: КМК Press. С. 185-198.

Виноградов Л.Г. 1947. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Изв. ТИНРО. Вып. 25. С. 67-124.

Виноградов М.Е. 1967. Вертикальное распределение зоопланктона в Тихом океане // В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана. Т. 1. Планктон. М.: Наука. С. 179-211.

Виноградов М.Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука. 320 с.

Виноградов М.Е. 1970. Некоторые особенности изменения с глубиной сообществ океанской пелагиали // В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. М.: Наука. С. 84-86.

Виноградова Н.Г. 1969. Географическое распространение глубоководной донной фауны // В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана. М.: Наука. С. 129-153. Т. 2.

Виноградова Н. Г. 1977. Фауна шельфа, материкового склона и абиссали // В кн.: Биология океана. Биологическая структура океана / Под ред. М. Е. Виноградова. М.: Наука. С. 178-198. Т. 1.

Воронов А.Г. 1976. Формирование некоторых зональных особенностей консорций // В кн.: Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Ученые записки Пермского пед. ин-та. Т. 50. С. 28-31.

Гейнрих А.К. 1973. Видовое разнообразие нейстонных понтеллид (Pontellidae, Copepoda) в Тихом океане // В кн.: Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы. М.: Наука. С. 220-225.

Гептнер М.В., Иваненко В.Н. 2002. Веслоногие ракообразные (Copepoda) // Биология гидротермальных систем / Под ред. А.В. Гебука. М.: КМК Press. С. 159-176.

Гершанович Д.Е., Горшкова Т.И., Конюхов А.И. 1974. Некоторые черты распределения органического вещества в современных осадках // Тр. ВНИРО. Т. 98. № 1. С. 171-175.

Гершанович Д.Е., Котенев Б.Н. 1981. Зональность в распределении осадков на материковом склоне // В кн.: Климатическая зональность и осадкообразование. М.: Наука. С. 85-97.

Горнунг М.Б. 1963. История исследований // В кн.: Африка (Энциклопедический справочник). М.: Советская Энциклопедия. С. 43-49. Т. 1.

Горнунг М.Б., Липец Ю.Г., Олейников И.Н. 1973. История открытия и исследования Африки. М.: Мысль. 454 с.

Горнунг М.Б., Уткин Г.Н. 1966. Марокко. Очерки по физической и экономической географии. М.: Мысль. 319 с.

Гурьянова Е.Ф. 1972. Зоогеографическое районирование моря // В кн.: Фауна Тонкинского залива и условия ее существования. Иссл. фауны морей. X/XVIII. Л.: Наука. С. 8-21.

Гущин А.В. 2013. Популяция *Tilapia guineensis* (Gunther, 1862), обитающая в условиях повышенной солености южной части залива Арген (Мавритания) // Тр. Зоол. инст. РАН. Прил. № 3. С. 98-104.

Данилевский Н.Н., Ревин А.С., Сафьянова Т.Е. 1961. Распределение некоторых промысловых ракообразных у западного побережья Африки // Тр. АзЧерНИРО. Вып. 20. С. 57-62.

Дарбишир М. 1974. Течение мыса Игольного // В кн.: Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат. С. 305-308.

Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография (географическое распространение животных). М.: Прогресс. 518 с.

Джонсон Р.Г. 1974. Бенгальское течение Игольного // В кн.: Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат. С. 75-81.

Друтман М.О. 1992. Распределение и некоторые вопросы биологии креветки *Funchalia woodwardi* (Decapoda, Natantia, Penaeidea) из вод Намибии в зимний период (июнь-июль 1989 г.) // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: Изд-во ВНИРО. Труды ВНИРО. С. 102-107.

Дубравин В.Ф. 1967. К вопросу о происхождении Ангольского течения // Тр. АтлантНИРО. Вып. 63. С. 151-162.

Дубравин В.Ф. 1977. К вопросу о новой схеме генеральной циркуляции вод в юго-восточной части Тропической Атлантики // В кн.: Изучение открытой части Атлантического океана. Л.: С. 53-64.

Емельянов Е.М. 1981. Зональность седиментации в Атлантическом океане // В кн.: Климатическая зональность и осадкообразование. М.: Наука. С. 113-125.

Емельянов Е.М., Лисицин А.П., Ильин А.В. 1975. Типы донных осадков Атлантического океана. Океанологические исследования // В кн.: Результаты исследований по международным геофизическим проектам. Калининград. 563 с.

Жданова Т.Д. 2014. Пищевые стратегии насекомых // Образовательный портал «Слово». Естествознание. <http://www.portal-slovo.ru/impressionism/36347.php>

Заренков Н.А. 1968. Дестиногие ракообразные, собранные советскими антарктическими экспедициями в антарктической и антибореальной областях // В кн.: Результаты биол. иссл. Советской антарктической экспедиции (1955-1958 гг.). Вып. 4. Иссл. фауны морей. VI(XIV). Л.: Наука. С. 153-199.

Заренков Н.А. 1969. Десятиногие раки (Decapoda) // В кн.: Биология Тихого океана. М.: Наука. С. 8-83. Т. 2.

Заренков Н.А. 1988. Теоретическая биология (введение). М.: Изд. Моск. ун-та. 212 с.

Зезина О.Н. 1970. О распределении брахиопод в современном океане в связи с вопросами зоогеографического районирования // Палеонтол. журн. № 2. С. 3-17.

Зезина О.Н. 1973. Биогеографическое районирование бентали Мирового океана по брахиоподам // Тр. ВНИРО. Т. 84. С. 166-180.

Зезина О.Н. 1976. Экология и распространение современных брахиопод // М.: Наука. 138 с.

Зенкевич Л.А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. М.: Советская наука. 506 с. Т. 1.

Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М.: Изд. АН СССР. 739 с.

Зенкевич Л.А. 1970. Донная фауна океана // В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. М.: Наука. С. 213-227.

Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А., Беляев Г.М. 1955. Исследование донной фауны Курило-Камчатской впадины // Тр. ИО АН СССР. Т. 12. С. 345-381.

Каменская О.Е. 1977. Глубоководные амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) Тихого океана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 18 с.

Каменская О.Е. 1981. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) глубоководных желобов Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. Т. 115. С. 94-107.

Кафанов А.И., Кудряшов В.А. 2000. Морская биогеография. М.: Наука. 176 с.

- Кашкаров Д.Н. 1945. Основы экологии животных. Л.: Учпедгиз. 286 с.
- Клепикова В.В., Дмитраш Ж.А. 1981. Температурные неоднородности в приафриканских водах Атлантического океана и в Южном океане // В кн.: Исследование по прогамме ПОЛЭКС // Тр. ААНИИ. Т. 369. С. 90-103.
- Клумов С.К. 1937. Сайка и ее значение для некоторых жизненных процессов в Арктике // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 175-188.
- Кнауэр Дж.А., Мартин Дж.Г. 1980. Изучение биологического транспорта веществ в глубинные воды океана. I. Потоки углерода, азота и фосфора. II. Потоки микроэлементов // В кн.: Человек и биосфера. М.: Изд. МГУ. Вып. 5. С. 63-79.
- Комаров Ю.А., Кудерский С.К. 1963. Поиск и промысел рыбы у юго-западного побережья Африки. Калининград. 58 с.
- Кольцов О.В., Пахомов Е.А. 1986. Некоторые черты биологии креветки *Pasiphaea sivado* // Зоол. журн. Т. 65. № 1. С. 138-141.
- Корзун В.А. 1973. Динамическая характеристика района течения мыса Игольного // Обзорная информация. Сер. 9. Промысловая океанология и подводная техника. М.: ЦНИИТЭИРХ. Вып. 9. 16 С.
- Криволуцкий Д.А. 1967. Понятие «жизненная форма» в экологии животных // Журн. общей биологии. Т. 28. № 2. С. 153-162.
- Криволуцкий Д.Н. 1971. Современные представления о жизненных формах животных // Экология. № 3. С. 19-25.
- Круглов Л.А. 1967. О течениях в районе Конакри и Такоради в осенне-зимний период // Тр. АтлантНИРО. Вып. 18. С. 102-103.
- Кудерский С.К. 1964. Гидрологические условия шельфовых вод у побережья Юго-Западной Африки и их влияние на распределение и поведение некоторых промысловых рыб // В кн.: Гидрометеорологический справочник вод западного побережья Африки. Л.: Гидрометеиздат. С. 231-265.
- Кудерский С.К., Строгалев В.Д. 1973. Ангольское течение в тропической зоне Юго-Восточной Атлантики // Тр. АтлантНИРО. Вып. 51. С. 5-13.
- Кузнецов А.П., Нейман А.А. 1975. О некоторых принципах типизации и районирования шельфов Мирового океана по донному населению // Океанология. Т. 15. № 5. С. 903-909.
- Латун В.С. 1962. Подъем глубинных вод у побережья Юго-Западной Африки // Изв. АН СССР. Сер. геофиз. № 9. С. 1229-1239.
- Левушкин С.И. 1974. К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе // Журн. общей биологии. Т. 35. № 5. С. 692--709.
- Леонтьев О. К. 1982. Морская геология (Основы геологии и геоморфологии дна Мирового океана). М.: Высшая школа. 342 с.
- Леонтьев О.К. 1968. Дно океана. М.: Мысль. 319 с.
- Лисицин А.П. 1974. Осадкообразование в океане. М.: Наука. 438 с.
- Лисицин А.П. 1977. Терригенная седиментация, климатическая зональность и взаимодействие терригенного и биогенного материала в океанах // Литология и полезные ископаемые. Вып. 6. С. 3-22.
- Лисицин А.П. 1978. Процессы океанской седиментации. Литология и геохимия. М.: Наука. 473 с.
- Лисицин А.П., Виноградов М.Е. 1982. Глобальные закономерности распределения жизни в океане и их отражение в составе донных осадков, образование и распределение биогенных осадков // Изв. АН СССР. Сер. геол. Вып. 4. С. 5-24.
- Литвин В.М., Руденко М.В. 1973. Геоморфология дна юго-восточной части Атлантического океана // Тр. ИО АН СССР. Т. 95. С. 180-192.
- Лушин А.И. 1965. Рельеф и грунты шельфа и материкового склона Западной Африки. Калининград. 78 с.
- Лушин А.И. 1970. Промыслово-гидрографическая характеристика прибрежного района Африки у порта Рабат // В кн.: Атлантический океан. Рыболовственные исследования. Калининград: Вып. 3. С. 180-187.
- Лушин А.И., Сенин Ю.М., Вольнская Г.Я. 1967. Рельеф и донные осадки промысловых районов Западной Африки у мыса Кап-Блан и Конакри-Фритаун // Тр. АтлантНИРО. Вып. 18. С. 3-18.
- Мазинг В.В. 1966. Консорции как элемент функциональной структуры биоценозов // Тр. МОИП. Сер. биол. Т. 27. С. 117-127.
- Мазинг В.В. 1976. Проблемы изучения консорции // В кн.: Значение консортивных связей в организации биогеоценозов // Ученые зап. Пермского пединститута. Т. 50. С. 19-27.
- Марин И.Н., Бритаев Т.А. 2014. Симбиотическое сообщество, ассоциированное с кораллами рода *Galaxea* Oken 1815 Euphyllidae: (Scleractinia). М.: Товарищество научных изданий КМК. 148 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука. 133 с.
- Михайлов Б.Н. 1963. Некоторые данные по биологии атлантических креветок и перспективам их акклиматизации в Черном море // Аннотации к работам, выполненным в АзЧерНИРО. Вып. 1. С. 77-78.
- Монаков А.В. 1976. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука. 164 с.
- Мончадский А.С. 1958. О классификации факторов окружающей среды // Зоол. журн. Т. 37. № 5. С. 680-692.



Мончадский А.С, 1961. Понятие о факторах в экологии // Зоол. журн. Т. 40. № 5. С. 1299-1303.

Мончадский А.С, 1962. Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общей биологии. Т. 23. № 5. С. 370-381.

Морошкин К.В., Бубнов В.А., Булатов Р.П. 1970. Циркуляция вод в юго-восточной части Атлантического океана // Океанология. Т. 10, № 1. С. 38-47.

Москалев Л.И. 2002. Открытие и исследование гидротерм и холодных высачиваний сероводорода и метана на дне Мирового океана. // Биология гидротермальных систем / Под ред. А.В. Гебрука. М.: КМК Press. С. 25-58.

Москалев Л.И. 2002 а. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Биология гидротермальных систем / Под ред. А.В. Гебрука. М.: КМК Press. 200-207.

Мурдмаа И.О. 1979. Океанские фации // В кн.: Океанология. Геология океана. Осадкообразование и магматизм. М.: Наука. 269-303.

Мурина Г.-В.В. 1977. Морские черви сипункулиды арктических и бореальных вод Евразии. Л.: Наука. 282 с.

Мурина Г.-В.В. 1978. Морские черви сипункулиды Мирового океана: дис. ... докт. биол. наук. Севастополь. 382 с.

Муромцев А.М. 1963. Основные черты гидрологии Атлантического океана. М.: Наука. 837 с.

Нейман А.А. 1971. К районированию шельфов океанов и открытых морей по донному населению // В кн.: Основы биологической продуктивности океанов и ее использование. М.: Наука. С. 183-206.

Несис К.Н. 1965. Биоценозы и биомасса бентоса Ньюфаундледско-Лабрадорского района // Тр. ВНИРО. Т. 57. С. 453-489.

Несис К.Н. 1973. Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков // В кн.: Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. Вып. 2. Промысловые моллюски. М.: Изд-во ВИНТИ. С. 5-59.

Несис К.Н. 1974. Общая схема зоогеографии шельфа и неритоокеанических районов Мирового океана (преимущественно по головоногим моллюскам) // В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Тез. докл. Всес. конф. Л.: Наука. С. 16-18.

Несис К. Н. 1977. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука. С. 5.

Несис К.Н. 1980. Зоогеографическое положение Средиземного моря // В кн.: Проблемы морской зоогеографии. Тез. докл. Владивосток: Всесоюзная конференция. С. 75-77.

Несис К.Н. 1982. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Легкая и пищ. пром. 356 с.

Несис К.Н. 1982а. Зоогеографическое положение Средиземного моря. Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 270-299.

Несис К.Н., 1985. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 287 с.

Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М. 2003. Жизненная форма и возможности использования этого понятия в анализе эволюционных стратегий жизненных циклов // Журнал общей биологии. Т. 64, № 3. С. 227-237.

Нигматуллин Ч.М., Топорова НМ. 1982. Пищевой спектр крылурукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855) в эпипелагиали тропической Атлантики // В сб.: Питание и пищевые взаимоотношения рыб и беспозвоночных Атлантического океана. Калининград: Атлант. ин-т рыбн. хоз. и океаногр. С. 3-8.

Нигматуллин Ч.М. 2010. Типы эколого-поведенческих стратегий и направления нектогенеза эунектонных океанических рыб // В: Материалы IV Всероссийской конференции с международным участием «Поведение рыб» (Борок, 19-21 октября 2010 г.). М.: Изд-во «Акварос». С. 301-305.

Никольский Г.В. 1947. О пищевых взаимоотношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 127-138.

Никольский Г.В. 1949. О закономерностях внутривидовых пищевых отношениях у пресноводных рыб // Бюл. МОИП. Биол. отд. Т. 54, № 1. С. 3-18.

Оверко С.М., Саускан В.И., Доманевский Л.Н., Буруковский Р.Н. 1982. Проблемы изучения и охраны живых ресурсов тропических и субтропических районов шельфовых вод Атлантического океана // В кн.: Шельфы: проблемы природопользования и охраны окружающей среды. Тез. докл. IV Всес. конф. Владивосток. С. 156.

Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.

Остапеня А.П. 1979. Детрит и его роль в водных экосистемах // В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 257-271.

Павлов В.Я. 1986. Планы строения пищедобывательных аппаратов водных членистоногих // В сб. Питание морских беспозвоночных в естественных условиях. М.: Инст. океанол. АН СССР. С. 101-113.

Павлов В.Я. 2000. Периодическая система членистых. М.: Изд. Всес. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 185 с.

Павлюгин А.П. 1979. Пищевая ценность детрита для водных животных // В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 106-113.

Парин Н.В. 1968. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М.: Наука. 185 с.

Парин Н.В., Несис К.Н., Кашкин Н.И. 1977. Макропланкто и нектон // В кн.: Океанология. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. М.: Наука. С. 159-173.

Парсонс Т.Р., Такахаша М., Харгрейвс Б. 1982. Биологическая океанография. М.: Легкая и пищевая промышленность. 429 с.

Петипа Т.С. 1975. Происхождение и классификация основных экологических типов питания Soropoda, Calanoidea. // Биол. моря. Т. 33. Киев: Наукова думка. С. 27-49.

Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 399 с.

Пригожин И., Стенгерс И. 2001. Время, хаос, квант. К решению парадокса времени. М.: Эдиториал УРСС. 239 с.

Работнов Т.А. 1969. О консорциях // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74, № 3. С. 109-116.

Работнов Т.А. 1970. Значение консортивных связей в определении взаимных отношений растений в фитоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75, № 2. С. 68-75.

Раменский Л.Г. 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. Т. 37. № 2. С. 181-201.

Рейнке И. 1883. Краткий учебник физиологии растений: Перевод под ред. Тимирязева К.А. М.: 169 с.

Рекс М.А. 1979. К модели видообразования у глубоководных гастропод // В кн.: XIV Тихоокеанский конгресс, комитет 1. Секция II. Тез. докл. Хабаровск: С. 87-88.

Розенберг Г.С. 2012. Польша Жаккар и сходство экологических объектов // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 21, № 1. С. 190-202.

Роменский Л.Л. 1970. Сырьевые ресурсы креветок материкового склона Западной Африки // Рыбное хозяйство. № 10. С. 11-12.

Роменский Л.Л. 1974. Некоторые черты биологии длинноносой креветки // Обзорная информация. Сер. 1. Промысловая ихтиология. М.: ЦНИИТЭИРХ. С. 9-10.

Роменский Л.Л. 1977. Материал к биологии длинноносой креветки *Parapenaeus longirostris* материкового склона Юго-Восточной Атлантики в весенний период. // В кн.: Все. научн. конф. по использованию пром. беспозв. на пищевые, кормовые и техн. цели. Тез. докл. Одесса. С. 78-79.

Роменский Л.Л. 1982. О питании длинноносой креветки // В кн.: Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных. Тез. докл. Калининград: С. 39-41.

Роменский Л.Л. 2001. Пищевой спектр длинноносой креветки *Parapenaeus longirostris* (Decapoda, Penaeidae) в юго-восточной Атлантике и некоторые аспекты его изменчивости // Зоол. журн. Т. 80, № 7. С. 781-788.

Роменский Л.Л., Сигаев А.К. 1978. Анализ распределения креветки *Parapenaeus longirostris* на шельфе залива Биафра // В кн.: Всес. совещ. по биологии шельфа. Тез. докл. Севастополь: С. 94-95.

Роменский Л.Л., Строгалев В.Д., Нигматуллин Ч.М., Фомин Г.В. 2007. Экология и промысел пелагической креветки *Funchalia woodwardi* у побережья Намибии // Нигматуллин Ч.М. (ред.). Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2004-2005 годах. Т. 2. Биопродуктивность вод и экология промысловых популяций. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 27-43.

Сапожников В.В. 1975. Генетические компоненты распределения фосфора // Тр. ИО АН СССР. Т. 102. С. 66-70.

Свешников В.А., Кантор Ю.И. 1985. Система жизненных форм двустворчатых моллюсков // Докл. АН СССР. Т. 283, № 1. Зоология. М.: Наука. С. 235-239.

Селиванов И.А. 1974. Некоторые вопросы учения о консорциях // Ученые зап. Пермского пединститута. Т. 133. С. 5-14.

Селиванов И.А. 1976. Консорции в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах // Ученые зап. Пермского пединститута. Т. 134. С. 11-18.

Селиванов И.А. 1976 а. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 41 с.

Семенов В.Н. 1972. Типы ареалов донных беспозвоночных и биогеография южноамериканских умеренных вод // Тр. ВНИРО. Т. 77. С. 120-153.

Сенин Ю.М. 1967. Геоморфология западного шельфа Северной Африки // Тр. АтлантНИРО. Вып. 18. С. 19-28.

Сенин Ю.М. 1970. Типы донных осадков и их распределение на шельфе Северо-Западной Африки // Тр. АтлантНИРО. Вып. 27. С. 216-246.

Сенин Ю.М. 1974. Климатическая зональность современного осадкообразования на шельфе Западной Африки // Океанология. Т. 14, № 1. С. 128-137.

Сигаев А.К. 1970. Некоторые условия среды обитания и промысла креветок у берегов Западной Африки // В кн.: Атлантический океан. Рыбопромысловые исследования. Вып. 3. Калининград. С. 62-70.

Сигаев А.К., Брянцев В.А. 1973. Турбулентность как фактор, влияющий на плотность скоплений розовой креветки // Тр. АтлантНИРО. Вып. 51. С. 35-38.

Смирнов Н.Н. 1973. Морфофункциональные типы питания ветвистоусых ракообразных Cladocera, Crustacea // В кн.: Трофология водных животных. Итоги и задачи. М.: Наука. С. 164-170.

Соколова М.Н. 1957. Питание некоторых дальневосточных Crangonidae // Тр. ИО АН СССР. Т. 23. С. 269-285.

Соколова М.Н. 1958. Питание глубоководных донных беспозвоночных детритоядов // Тр. ИО АН СССР. Т. 27. С. 123-153.

Соколова М. Н. 1986. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М.: Наука. 208 с.

Соркина А.И. 1974. Сезонные и межгодовые колебания интенсивности подъема глубинных вод у северо-западных берегов Африки в связи с особенностями режима пассатов // Тр. Гос. океаногр. ин-та. Вып. 120. С. 76-99.

Сорокин Ю.И. 1962. Микрофлора водной толщи центральной части Тихого океана // Океанология. Т. 2, № 5. С. 922-931.

Степанов В.Н. 1974. Мировой океан (динамика и свойства вод). М.: Знание. Л. 256 с.

Степаньянц С.Д. 1967. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана. Л.: Наука. 216 с.

Страхов Н.М. 1961. О некоторых закономерностях денудации и переноса осадочного материала на площадях гумидного климата // В кн.: Современные осадки морей и океанов. М.: Изд. АН СССР. С. 5-27.

Строгалев В.Д., Чередниченко Ю.П., Роменский Л.Л., Фомин Г.В., Чаадаев В.А. 2002. Экспериментальный промысел пелагической креветки фунхалии *Funchalia woodwardi* у побережья Намибии // Тез. докл. VI Всерос. конф. по пром. беспозв., Калининград, 3-6 сент. 2002 г. М.: Изд-во ВНИРО. С. 86-88.

Сущеня Л.М. 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника. 195 с.

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

Толмачев А.И. 1962. Основы учения об ареалах. Л.: Изд-во ЛГУ. 362 с.

Турпаева Е.П. 1948. Питание некоторых беспозвоночных Баренцева моря // Зоол. журн. Т. 27. № 6. С. 503-512.

Турпаева Е.П. 1953. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. ИО АН СССР. Т. 7. С. 259-299.

Ушаков П.В. 1965. Биомические особенности прибрежной зоны Гвинейской Республики (Западная Африка) // Океанология. Т. 5, № 3. С. 507-517.

Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. 1980. Экология. М.: Изд-во МГУ. 463 с.

Физико-географический атлас мира. 1964. М.: Изд-во ГУГК.

Фицджеральд У. 1947. Африка (Социальная, экономическая и политическая география ее главных районов). М.: Госиздат иностранной литературы. 693 с.

Фомин Г.В. 2002. Океанологические основы формирования скоплений пелагической креветки фунхалии *Funchalia woodwardi* в Юго-Восточной Атлантике // Тез. докл. VI Всерос. конф. по пром. беспозв., Калининград, 3-6 сент. 2002 г. М.: Изд-во ВНИРО. С. 89-90.

Формозов А.Н. 1976. Продуктивность фитопланктона, особенности плодородия древесных пород и понятие «плеяды» // В кн.: Звери, птицы и их взаимоотношения со средой обитания. М.: Наука. С. 11-21.

Формозов А.Н. 1976. Учение о жизненных формах и его значение для экологического анализа фауны // В кн.: Звери, птицы и их взаимоотношения со средой обитания. М.: Наука. С. 267-274.

Фридерикс К. 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.; Л.: Госиздат колх. и совх. лит-ры. 672 с.

Фэйрбридж Р.В. 1968. Аридность климата ледниковых эпох в Африке // В кн.: Проблемы палеоклиматологии. Тр. симпозиума. М.: Мир. С. 224-228.

Фэйрбридж Р. У. 1974. Материковый склон // Океанографическая энциклопедия. Гидрометеиздат. Л. С. 266-267.

Хлыстов Н.З. Структура и динамика вод тропической Атлантики. Киев: Наукова думка. 163 с.

Цейтлин В.Б. 1976. Стратегия охоты и вертикальное распределение пелагических планктофагов в тропическом океане // Океанология. Т. 16, № 5. С. 883-894.

Цейтлин В.Б. 1981. Оценка вертикального потока детрита из поверхностной зоны в тропических районах океана // Океанология. Т. 21, № 4. С. 713-718.

Цихон-Луканина Е.А., Солдатова И.Н. 1973. Усвоение пищи водными беспозвоночными // В кн.: Трофология водных животных. Итоги и задачи. М.: Наука. С. 108-121.

Чернявский Е.Б. 1973. Теплые воды Гвинейского залива // Обзорная информация. Сер. 9. Промысловая океанография и подводная техника. Вып. 3. М.: ЦНИИТЭИРХ. С. 19-45.

Чиндонова Ю.Г. 1959. Питание некоторых групп глубоководного макропланктона в северо-западной части Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. Т. 30. С. 166-189.

Шарова И.Х. 1981. Жизненные формы жужелиц. М.: Наука. 355 с.

Шенников А.П. 1964. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ. 447 с.

Шепард Ф.П. 1976. Морская геология. Л.: Недра. 488 с.

Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 268 с.

Abbes R., Casanova J. 1973. Crustacés Décapdes pélagique Penaidea et Caridea récoltées par "Thalassa" dans l'Atlantique eurafricain // Rev.Trav. Inst. Pêche marit. Vol. 37, N 2. P. 257-290.

Achuthankutty C.T., Nair Ayappan S. 1976. A new species of sergestid shrimp, *Acetes orientalis* (Crustacea: Decapoda, Sergestidae) from Goa, Central West Coast of India // Hydrobiologia. Vol. 48, N 2. P. 257-290.

Aizawa Y. 1974. Ecological studies of micronectonic shrimps (Crustacea, Decapoda) in Western North Pacific // Bull. Ocean Res. Unst. Univ. Tokyo. N 6. 84 p.

Allain Ch. 1958. Les conditions hydrologiques sur la bordure atlantique de l'Afrique du Nord-Ouest // In: Symp. resourc. viv. plateau cont. du detroit Gibraltar au Cap Vert. N 56. 6 p.

Allen J.R.L. 1964. The Nigerian continental margin: bottom sediments, submarine morphology and geological evolution // Marine Geology. Vol. 1, N 4. P. 289-343.

Anadón R. 1981. Crustáceos Decápodos (excl. Paguridae) reconocidos durante la campaña "Atlor VII" en las costas noroccidentales de Africa (Noviembre 1975) // Invest. pesq. Vol. 45, N 8. P. 151-159.

Anderson W.W., Bullis H.R. 1970. Searching the shrimp beds by sub // Sea Frontiers. Vol. 16, N 2. P. 112-119.

Anker A., 2001. Taxonomie et évolution des Alpheidae (Crustacea: Decapoda) / Thèse pour l'obtention du grade de Docteur. Fasc. II. Paris: Диссертация. 365 p.

Anonym. 1971. Les ressources en crevettes du versant continental de l'Afrique occidentale // France pêche. N 164. P. 35.

Anonym. 1981. World catch steady // Fishing News International. Vol. 20, N 10. P. 50.

Anosov S.E., Spiridonov V.A., Marin I.N. 2012. A revised check-list of the Black Sea Decapoda // Abstracts of contributions presented at TCSSM 2012 and the 10-th CCDM June 3-7. Athens, Greece. P. 124.

Arnoux J. 1961. L'industrie de la crevette au Senegal, Dakar / Manuscript. 24 p.

Ashelby C. W. 2009. *Palaemon vicinus* sp. nov. (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), a new species of caridean shrimp from the tropical eastern Atlantic // Zool. Meded. Vol. 83(27). Leiden: P. 825-839.

Ashelby C.W., De Grave S. 2009. A new species of *Palaemon* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from West Africa, with a re-description of *Palaemon maculatus* (Thallwitz, 1892) // Zootaxa. N 2085. P. 27-44.

Aurivillius G.W.S. 1898. Krustaceen aus dem Kamerun-Gebiete // Bih. Svenska Vetensca Akad. Handl. Vol. 24, N 4. S. 1-31.

Azouz A. 1973. Données biologique sur les crevettes et les langostines en Tunisie // Rapp. et proc. Verb. réun. Commits. int. explr. sci. Mer Mediterr. Monaco. Vol. 22, N 4. P. 87-88.

Baba K., Ken-Ichi H., Toriyama M. 1986. Decapod crustaceans from continental shelf and slope around Japan / Japan Fish. Resource Conserv. Ass. 366 p.

Bah M., Tobey J., Drammeh O. 2010. Artisanal shrimp (prawn) fishery value chain assessment // Gambia-Senegal Sustainable Fisheries Program (Ba Nafaa). 42-44 p. [http://unctad.org/en/PublicationChapters/ditc2013d4\\_ch05\\_en.pdf](http://unctad.org/en/PublicationChapters/ditc2013d4_ch05_en.pdf) (16.05.2015).

Balss H. 1913. Decapoden Crustaceen // In: L. Schultze. Zoologische und antropologische Ergebnisse einer Forschungsreise in westlichen und zentralen Süd-Afrika 1903-1905. Bd. 5 Lief. 2. Jena. S. 103-110.

Balss H. 1914. Decapoden Crustaceen von den Guinea-Inseln, Süd-Kamerun and den Congo-Gebiet. Ergebnisse 2 // In: Deutsch. Zentral-Afrik. Exped. Bd. 1. S. 97-108.

Balss H. 1914 a. Diagnosen neuer Macruren der Valdivia Expedition // Zool. Anz. Bd. 44. S. 592-599.

Balss H. 1914 b. Über einige interessante Decapoden der "Pola" Expedition in das Rote Meer // Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien. S. 133-139.

Balss H. 1916. Crustacea. II. Decapoda Macrura und Anomura (ausser Fam. Paguridae) // In: W. Michaelson. Beitrage sur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas. Bd. 2. S. 13-46.

Balss H. 1925. Macrura der Deutschen Tiefsee- Expedition. 2. Natantia. Teil A // Wiss. Ergebnisse Valdivia Exped. Bd. 20. S. 217-315.

Balss H. 1927. Macrura der Deutschen Tiefsee- Expedition. 3. Natantia. Teil B // Wiss. Ergebnisse Valdivia Exped. Bd. 23. S. 247-275.

Balss H. 1957. Decapoda. 12. Lieferung // In: Dr5. H.G. Bronns. Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig: 5 Bd.1. Abt. 7. Buch. S. 1505-1672.

Balss H. 1957. Decapoda. 13. Lieferung // In: Dr. H.G. Bronns. Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig: 5 Bd.1. Abt. 7. Buch. S. 11673-1770.

Barangé M. 1989. Zooplankton size structure off Namibia in July 1983 and 1984 // Collect. Sci. Pap. ICSEAF. Reel. Doc. Sci. CIPASE. Madrid: Vol. 16, N 1. P. 31-41.

Barkova N.A., Domanevsky L.N. 1976. Some peculiarities of sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) distribution and spawning along Northwest Africa // Int. Cons. Explor. Sea (ICES). CM. J:6. P. 1-9.

Barnard K.H. 1950. Descriptive catalogue of South African Decapoda Crustacea // Ann. S. Afr. Museum. Vol. 38. 837 p.

Bas C. 1965. Estudio de la gamba rosado o carabinero (*Aristeus antennatus*) // Publ. Técnicas de la Junta de Estudios de Pesce. Madrid: P.1-24.

Bassindale R. 1961. On the marine fauna of Ghana // Proc. Zool. Soc. Vol. 137. London: P. 481-510.

Bast D., Lambert K., Richer de Forgest P., Weiss R. 1984. Etude de principales especes de crevettes des eaux mauritaniennes (N/R «Eisbar», mars 1983 // Bull. Centr. Rech. Oceanogr. et Pêches. N 12 (1). P.149-163.

Bate C. S., 1888. Report on the Crustacea Macrura collected by H. M. S. «Challenger» during the years 1873–78. // Rep. scient. Res. Voy. Challenger. Zool. Vol. 24. 942 p.

Bayagbona E.O., Sagua V.O., Afinowi M.A. 1971. A survey of the shrimp resources of Nigeria // Mar. biol. Vol. 11, N 2. P. 178-189.

Ben-Mustapha A. 1967. Observation biologique sur *Penaeus kerathurus* Forscal et étude biometrique // Inst. Nat. Sci. et Tech. D'Océanographie et Pêche. Salambo Annales. Vol. 13. 46 p.

Bensoussan M. 1979. Bacteriologie des eaux et des sediments profonds en Atlantique intertropical est. 2. Potentialites cataboliques de populations bacteriennes heterotrophes aerobies // Edit. Centre Nat. Rech. Sci. P. 27.

Bensoussan M., Bianchi A., Boudabons I., Marty D., Roussos S. 1979. Bacteriologie des eaux et sediments profonds en Atlantique intertropical est. 1. Distribution et structure des populations bacteriennes // Edit. Centre Nat. Rech. Sci. P. 13.

Berrit G.-R., 1973. Recherches hydroclimatiques dans les region côtières de l'Atlantique tropical oriental. Etat des connaissances et perspectives // Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris. 3 ser. Vol. 148. Ecologie generale. N 4. P. 85–98.

Berrit G.-R., Dias C.A. 1977. Hydroclimatie dans des régions côtières de l'Angola // Cah. ORSTOM. Ser. Océanographie. Vol. XV. P. 181-196.

Bianchi G. 1992. Study of the demersal assemblage of the continental shelf and upper slope off Congo and Gabon, based on the trawl surveys of the RV “Dr Fritjof Nansen” // Marine Ecology Progress Series. Vol. 85. P. 9-23.

Boddeke R., Kat M. 1979. Differences in food preference of penaeid shrimp species // Intern. Counc. Expl. Sea. CM. K: 20. Shelfish Comm. 7 p.

Bondy E., de. 1968. Observation sur la biologie de *Penaeus duorarum* au Sénégal // ORSTOM. DSP. 16. 48 p.

Bouvier E.L. 1905. Sur les Pénéides et les Sténopides recueillis par les expéditions françaises et monégasques dans l'Atlantique orientale // C.R. Acad. Sci. Paris. Vol. 140. P. 980-983.

Bouvier E.L. 1905 a. Sur les Crustacés décapodes (abstraction faite des Caridea) recueillis par le yacht “Princesse Alice” au cours de la campagne de 1905 // C.R. Acad. Sci. Paris. Vol. 141. P. 644-647.

Bouvier E.L. 1906. Crustacés décapodes mission des pêcheries de la côte occidentale d'Afrique. Diagnose préliminaire. // Bull. IFAN. Vol. 19. P. 126.

Bouvier E.L. 1908 a. Crustacés décapodes (Pénéides) provenant des campagnes l'“Hirondelle” et de la “Princesse Alice” (1886-1907) // Résult. Camp. Sci. Monaco. Vol. 33. 122 p.

Bouvier E.L. 1908 b. Quelques observations sur la sous-famille des Penaeinae (Alcock) // Bull. Inst. Océanograph. Monaco. Vol. 119. P. 1-10.

Branford J.R. 1981. Sediment and the distribution of penaeid shrimps in the Sudanese Red Sea // Estuarine, Coast. and Shelf Sci. Vol. 13, N 3. P. 349-354

Branford J.R. 1981 a. Sediment preferences and morphometric equations for *Penaeus monodon* and *Penaeus indicus* from creeks of the Red Sea // Estuarine, Coast. and Shelf Sci. Vol. 13, N 4. P. 473-476.

Briggs J. C. 1974. Marine zoogeography / N. Y. etc. McGraw-Hill Book Company. 475 p.

Brito Capella F., de. 1864. Descripção de tres especies novas de Crustaceos d'Africa occidental e observações acerca de *Penaeus bocagei* Johnsos, especies novas dos wares da Portugal // Mem. Acad. Sci. Lisboa. Sér. 2, 3. N 2. P. 1-11.

Brooks W.K. 1882. *Lucifer*, a study in development // Philosoph. Transaction Royal Soc. London. Vol. 173, N 1. P. 53-137.

Bruce A.J., Davie P.J.F. 2006. A new anchialine shrimp of the genus *Procaris* from Christmas Island: the first occurrence of the Procarididae in the Indian Ocean (Crustacea: Decapoda: Caridea) // Zootaxa 1238. P. 23-33.

Bullis H.R., Thompson J.R. 1965. Collection by the exploratory fishing vessels “Oregon”, “Silver Bay” and “Pelican” made during 1956-1960 in the southwestern North Atlantic // Fish & Wild. Serv. Spec. Sci. Rept. Fisheries. N 510. 110 p.

Burkenroad M.D. 1936. The Aristeinae, Solenocerinae and pelagic Penaeinae of the Bingham oceanographic collection. Materials for a revision of oceanic Penaeinae // Bull. Bingham. Oceanogr. Coll. Vol. 5, N 2. 151 p.

Burukovsky R.N. 1965. Some data on the feeding of *Penaeus dorarum* Burkenroad of the Mauritanian coast // Int. Cons. Explor. Sea. Shelfish Com. N 125. P. 1-2.

Burukovsky R.N. 1968a. The feeding of the western african coast shrimp (*Penaeus dorarum* Burk.) // Int. Cons. Explor. Sea. Benth. Com. N 61. P. 1-4.

Burukovsky R.N. 1968. On the biology of shrimp (*Penaeus dorarum* Burkenroad) from Biafra Bay // Int. Cons. Explor. Sea. Benth. Com. C.M./K:2. P. 1-7.

Burukovsky R.N. 1969. On the bathymetric distribution and feeding of the shrimps *Parapenaeus longirostris* (Lucas) // Int. Cons. Explor. Sea. Benth. Com. C.M./K:6. P. 1-3.

Burukovsky R.N. 1969. On the variability of pink shrimp, *Penaeus dorarum* Burk. along the African Coast // Int. Cons. Explor. Sea. Benth. Com. C.M./4-5. P. 1-9.

Burukovsky R.N. 1972. On feeding of tiger prawn (*Penaeus kerathurus* Forscal, 1770 in the Guinean Gulf // Int. Cons. Explor. Sea. Benth. Com. C.M./K:10. P. 1-5.

Burukovsky R.N. 1981. Etude sommaire de la biologie de *Parapenaeus longirostris* du côté marocaines (façade atlantique) // COPACE (Techn.) 81. N 3. P. 12-18.

Burukovsky R.N. 1994. On the biology of the shrimp *Oplophorus novaezealandiae* de Man, 1931 (Crustacea, Decapoda, Oplophoridae) from Namibian waters // Arthropoda-Selecta.. N 3 (1-2). P. 3-12.

Burukovsky R.N. 1996. Shrimp fauna (Crustacea: Decapoda) of the North Atlantic subtropical convergence // Arquipelago. Life and Marine Sciences. 14A. P. 7-15.

Burukovsky R.N. 1997. Selection of a type species for *Farfantepenaeus* Burukovsky, 1972 (Crustacea: Decapoda: Penaeidae) // Proc. Biol. Soc. Washington. Vol. 110, N 1. P. 154.

Burukovsky R.N. 2013. Shrimps of the family Nematocarcinidae Smith, 1884 (Crustacea, Decapoda, Caridea) from Taiwan and the Philippines collected by the TAIWAN, PANGLAO 2005 and AURORA expeditions in the western Pacific // In Ahyong S. T., Chan T.-Y., Corbari L. & Ng P. K. L. (eds), Tropical Deep-Sea Benthos 27. Muséum National d'Histoire naturelle, Paris: P. 155-189 (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Vol. 204).

Burukovsky R.N., T. Falkenhaus T. 2015. Feeding of the pelagic shrimp *Acanthephyra pelagica* (Risso, 1816) (Crustacea: Decapoda: Oplophoridae) in the northern Mid-Atlantic Ridge area in 1984 and 2004 // Arthropoda Selecta. Vol. 24, N 3. P. 303–316.

Cadenat J. 1954. Note d'Ichtyologie Ouest-Africaine. VII. Biologie. Régime alimentaire // Bull. IFAN. Vol. 16, N 2. P. 565-583.

Cadenat J. 1957. Note d'Ichtyologie Ouest-Africaine. XVII. Biologie. Régime alimentaire // Bull. IFAN. Vol. 19, N 1. P. 274-294..

Calman W.T. 1925. On macrurous decapoda Crustacea collected in south african waters by the SS "Picle", with a note of the genus *Sergestes* by the H.J. Hansen // S. Afr. Fish. Mar. Biol. Survey Rep. N Fasc. 3. P. 1-26.

Cardoso I.A. 2011. Three species of the genus *Plesionika* Bate, 1888 (Caridea: Pandalidae) reported for the first time in the southwestern Atlantic // Cah. Biol. Mar. Vol. 52. P. 131-146.

Cartes J.E. 1993. Diets of two deep-sea decapods: *Nematocarcinus exilis* (Caridea: Nematocarcinidae) and *Munida tenuimana* (Anomura: Galatheididae) on the western Mediterranean slope // Ophelia. Vol. 37, N 3. P. 213–229.

Cartes J.E. 1993 a. Diets of deep-water pandalid shrimps on the Western Mediterranean slope // Marine Ecology Progress Series. Vol. 96. P. 49-61.

Cartes J.E. 1994. 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 Mediterranean // Marine Biology. Vol. 120. 639-648.

Cartes J.E., Abello P., Lloris D., Carbonell A., Torres P., Maynou F., Sola L.G., de. 2002. Feeding guilds of western Mediterranean demersal fish and crustaceans: an analysis based on a spring survey // Sci. Mar. Vol. 66, N 2. P. 209-220.

Cartes J.E., Sarda F. 1989. Feeding ecology of the deep-water aristeid crustacean *Aristeus antennatus* // Marine Ecology Progress Series. Vol. 54. P. 229-238.

Cartes J. E., Sarda F. 1993. Zonation of deep-sea decapod fauna in the Catalan Sea Western Mediterranean // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 94. P. 27–34.

Casanova J.-P. 1976. Crustacés décapodes pélagiques de la province Atlanto-Méditerranéenne. Notés taxonomiques et biogéographiques // Rapp. Proc. Verb. Réunion. Commis. Int. Explor. Sci. Mer. Méditerran. Monaco: Vol. 23, N 9. P. 63-64.

Chace F.A., jr. 1940. Plancton of the Bermuda Oceanographic Expeditions. IX. The bathypelagic Caridean Crustacea // Zoologica. Vol. 25. P. 117-209.

Chace F.A., jr. 1947. The deep-sea prawns of family Oplophoridae in the Bingham oceanographic collection. // Bull. Bingham. Coll. Vol. 11, N 1. 51 p.

Chace F.A., jr. 1976. Shrimps of the pasiphaeid genus *Leptocheila* with description three new species (Crustacea: Decapoda: Caridea) / Smithsonian Contrib. Zoology. N 222. 51 p.

Chace F.A., jr. 1984. The Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) of the "Albatross" Philippine expedition, 1907-10. Part 3. Families Glyphocrangonidae and Crangonidae / Smith. Contrib. Zool. N 397. 63 p.

Chace F., jr. 1985. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine expedition, 1907-1910, Part 3: Families Thalassocarididae and Pandalidae / Smithsonian Contributions to Zoology. N 411. 143 p.

Chace F.A., jr., Brown D.E. 1978. A new polychelate shrimp from the Great Barrier reef of Australia and its bearing of the family Bresiliidae (Crustacea: Decapoda: Caridea) // Proc. Biol. Soc. Wash. Vol. 91, N 3. P. 756-766.

Chace F.A., jr., Holthuis L.B. 1978. *Psalidopus*: the scissor-foot shrimps (Crustacea: Decapoda: Natantia) // Smithsonian Contrib. Zoology. N 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. Zoology. N 131. 18. p.

Champion H.F.B. 1973. New record of penaeid prawns from the east coast of Southern Africa with notes on *Penaeus marginatus* Randall and new species of *Metapenaeopsis* // Crustaceana. Vol. 25. 2. P. 182-203.

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. Vol. 9 // Mem. natn. Hist. nat. (A). N 1152. Paris: P. 413-461.

Chan T.-Y., Yu H.-P. 1991. Two similar species: *Plesionika edwardsii* (Brandt, 1851) and *Plesionika crosnieri* new species (Crustacea: Decapoda: Pandalidae) // Proc. Biol. Soc. Wash. Vol. 104, N 3. Pp. 545-555.

Chaytor D.E.B. 1977. Surevey of the shrimp stock on the Sierra Leone continental shelf / Manuscript Sierra Leone Fish. Dept. 15 p.

Clark T.A. 1972. Collections and submarine observations of deep benthic fishes and Decapod Crustacea in Hawaii // Pacific science. Vol. 26, N 3. P. 310-317.

Clark T.A. 1972 a. Explorations for deep bentic fish and Crustacean resources in Hawaii // Univ. Hawaii. Techn. Rep. N 29. 18 p.

Clements F.E. 1905. Research methods in ecology / Lincoln, Nebraska: The University Publ. Comp. 334 p.

Collignon J. 1963. La pêche des crevettes sur les côtes marocaines atlantiques // Rapp. Inst. Pêches Marit. Maroc. (Manuscript). 7 p.

Collignon J. 1965. Les côtes et le plateau continental marocaines // Rapp. Inst. Pêches Marit. Maroc. Vol. 13. P. 21-37.

CPOCE. 1977. Rapport du groupe de travail ad hoc sur l'exploitation de la crevette (*Penaeus duorarum notialis*) du secteur Mauritanie-Liberia // COPCE/ Pace. Ser.77/5 (F). 85 p.

Coste B., Slawyk G. 1974. Structure de répartition superficielles des sels nutritifs une zone d'upwelling (Cap Corveiro, Sahara Espagnol) // Tethys. Vol. 6, N 1-2. P.123-132.

Coutière H. 1898. Notes sur *Alpheus talismani* n. sp. et *A. macrocheles* (Alcock et Anderson) (Crustacea) // Bull. Soc. ent. France. P. 31-33.

CRODT. 1964. Situation de la crevette en Casamance // Note techn. Centr. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaryoe. 8 p.

Crosnier A. 1965. Fonds de pêche le long de la République Fédérale du Cameroun // Cah. ORSTOM. Ser. Océanogr. n° special. 133 p.

Crosnier A. 1967. Quelques données sur la biologie de la crevette penaeidae *Parapenaeopsis atlantica* Balss dans la région de Pointe-Noire // Doc. ronéo. s.r. Centre ORSTOM Pointe-Noire. N 376. 30 p.

Crosnier A. 1969. Sur quelques Crustacés Décapodes ouest-africaines. Description de *Pinnotheres leloeffi* et *Pasiphaea ecarina* spp. nov. // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 2-sér. Vol. 41, N 2. P. 529-543.

Crosnier A. 1970. Crustacés Décapodes Brachyures et Macroures recueillis par l' "Undaunted" au sud de l'Angola. Description de *Scyllarus subarctus* sp. nov. // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 2-sér. Vol. 41, N 5. P. 1214-1227.

Crosnier A. 1972. Sur quelques Crustacés Décapodes ouest-africaines nouveaux ou rarement signalés // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 3-sér. Vol. 9, N 9. P. 569-595.

Crosnier A. 1976. Données sur les Crustacés Décapodes captures par M.Paul Gueze a l'île de la Reunion lors d'essais de pêche en eau profonde // Trav. et doc. ORSTOM. N 47. P. 225-265.

Crosnier A. 1978. Crustacés Décapodes Pénéides Aristeidae (Benthescyminae, Aristeinae, Solenocerinae) // In: Faune de Madagascar. Paris: ORSTOM-Paris. Vol. 46. 197 p.

Crosnier A. 1987. Oplophoridae (Crustacea Decapoda) recolte de 1971 a 1982 par les navires francais dans l'océan Indien occidental sud // Bull. Mus. natn. Hist. 4° ser. 9. Section A. N 3. Paris: P. 695-726.

Crosnier A. 1988. Sur les *Heterocarpus* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) du sud-ouest de l'océan Indien. Remarques sur d'autres espèces ouest-pacifiques du genre et description de quatre taxa nouveaux // Bull. Mus natn. Hist. Nat. Paris. 4° sér. T. 10. Section A. N 3. P. 57-103.

Crosnier A. 1988 a. Contribution à l'étude des genres *Haliporus* Bate 1881 et *Gordonella* Timizi 1960 (Crustacea, Decapoda, Penaeoidea). Description de deux espèce nouvelles // Bull. Mus natn. Hist. Nat. Paris. 4° sér. T. 10. Section A. N 3. P. 563-601.

Crosnier A., Berrit G.R. 1966. Fonds de pêche le long des côtes des République du Dahomey et du Togo // Cah. ORSTOM. Ser. Océanogr. Suppl. Vol. 4, N 1. 133 p.

Crosnier A., Bondy E., de. 1967. Les crevettes commercialisables de la côte ouest de l'Afrique intertropicale. Etat de nos connaissances sur leur biologie et leur pêche en juillet 1967 // Init. Docum. Techn. ORSTOM. N 7. 60 p.

Crosnier A., Fonteneau A., Le Guen J.C., Wise J.-P. 1970. Ponte et croissance de la crevette Pénéides *Parapenaeus longirostris* (Lucas) dans les region de Pointe-Noire // Cah. ORSTOM. Ser. Océanogr. Vol. 8, N 4. P. 89-99.

Crosnier A., Forest J. 1964. Remarques sur quelques espèces ouest-africaines d'Alpheidae (Decapoda Macrura). Description d'*Alpheus blachei* sp. nov. // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 2-sér. Vol. 36, N 3. P. 355-367.

Crosnier A., Forest J. 1965. Note préliminaire sur les Alpheidae recueillis par la "Calypso" dans l'Atlantique oriental tropical (Crustacea Decapoda Natantia) // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 2-sér. Vol. 36, N 5. P. 602-610.

Crosnier A., Forest J. 1969. Note préliminaire sur les Caridea recueillis par l' "Ombango" au large du plateau continental du Gabon à l'Angola (Crustacea Decapoda Natantia) // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 2-sér. Vol. 39, N 6. P. 1123-1147.

Crosnier A., Forest J. 1969 a. Note préliminaire sur les Pénéides recueillis par l' "Ombango" au large du plateau continental du Gabon à l'Angola (Crustacea Decapoda Natantia) // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 2-sér. Vol. 41, N 2. P. 544-554.

Crosnier A., Forest J., 1973. Les crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical / Faune tropicale. XIX. Paris: ORSTOM. P. 409.

Crosnier A., Tanter J. 1968. La pêche des crevettes "espagnols" au large du Congo et de l'Angola // La pêche marit. P. 3-4.

Crosnier A., Wise J.P. 1968. Quelques données sur la biologie et la biometrie de la crevette penaeidae *Parapenaeopsis atlantica* Balss dans la région de Pointe-Noire (Republique du Congo) // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 2-sér. Vol. 40, N 3. P. 89-102.

De Grave S., Anker A. 2008. *Leptathanas powelli* gen. nov., sp. nov, a new infaunal alpheid shrimp associated with upogebiid mudshrimps in Nigeria (Crustacea, Decapoda) // Zootaxa. N 1750: 43-52 p.

De Grave S., Franssen C. H. J. M. 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procaridean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) // Zoologische Mededlingen. Vol. 85. 195-588 p.

De Grave S., Chan T.-Y. 2010. The caridean shrimps of the Family Thalassocarididae Bate, 1888 (Crustacea: Decapoda) from the Philippine PANGLAO 2004 Expedition, with a note on the ecology of *Thalassocaris crinita* (Dana, 1852) // The Raffles Bul. Zoology. Vol. 58, N 2. P. 189-192.

Domain F. 1972. Evaluation du niveau optimum d'exploitation de deux stocks de *Penaeus duorarum* du plateau continental Sénégalais // ORSTOM. Doc. scient. N 43. 16 p.

Domain F. 1978. Repartition de la matière organique de la couverture sédimentaire du plateau continental oest-africain 17°N et 12°N. // In. Symp. sur le courant des Canaries: upwelling et ressources vivantes: Dakar-Thiaroye, Centre Rech. Ocean. scient. N 67. P. 1-7.

Ekman S. 1953. Tiergeographie des Meeres / Leipzig: 542 S.

Erimesco P. 1967. L'hydrologie de l'Atlantique sur le plateau continental marocain // Bull. Invest. Pêches Mar. Maroc. 15. P. 5-32.

Fasham M.J.R., Foxton P. 1979. Zonal distribution of pelagic Decapoda (Crustacea) in the eastern North Atlantic and its relation to the physical oceanography // J. Mar. Biol. Ecol. Vol. 37. P. 567-574.

Feidi I.H. 1980. A Ghanaian shrimp industry. Internal report // Fish. Res. Unit. 4 p.

Figueira A.J.G. 1957. Madeiran decapod crustaceans in the collection of the Museum Municipal do Funchal. I. On some interesting deep-sea prawns of the families Pasiphaeidae, Ophiophoridae and Pandalidae. Bol. Mus. Municipal Funchal. N 10. Art. 26. P. 22- 51.

Fontana A., Ba M'Baye. 1972. La pêche de *Penaeus duorarum* au Gabon // ORSTOM. Doc/ Scient. Centre Pointe Noire. sér., N 19. P. 24 p.

Forest J. 1964. Sur une crevette recueillie au cours de la campagne de chalutage dans le golfe du Guee *Plesionika williamsi* sp. nov. // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 2-sér. Vol. 35, N 6. P. 620-629.

Foxton P. 1972. 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 Edinburgh/ Section B 73. P. 301-313.

Foxton P., Roe H.S.J. 1974. Observation on the nocturnal feeding of some mesopelagic decapod crustaceans // Mar. Biol., Vol. 28, N 1. P. 37-49.

Franca F., da. 1968. Breve comentarios acerca da biogeographia marinha angolana // Notas Centro Biol. aquat. trop. N 12. 22 p.

Franssen C. 1990. *Bitias stocki*, a new genus and new species of pandalid shrimp (Crustacea, Decapoda, Caridea) in the Eastern Atlantic Ocean // Beaufortia. Vol. 41, N 10. P. 67-73.

Franssen C. H. J. M. 1991. Crustacea of the CANCAP and Mauritania expeditions / Nationaal Natuurhistorisch Museum. Leiden: 200 p.

Franssen C. H. J. M. 1997. *Lebbeus africanus* spec. nov., a new shrimp (Crustacea, Caridea, Hippolytidae) from Mauritanian waters, with redescription four other species in the genus // Zoologische Mededlingen. Vol. 71 (20). 231-260 p.

Franssen C. 2014. *Palaemon elegans* Rathke 1837. World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=107614> on). 5 p.

Franssen C.H.J.M., De Grave S., 2009. Evolution and radiation of shrimp-like decapods: an overview. In: Martin, J.W., K.A. Crandall&D.L. Felder (eds.), Decapod Crustacean Phylogenetics. CRC Press, Boca Raton: P. 246-259.

Fryer F.R.S. 1960. The feeding mechanism of some atyid prawns of the genus *Caridina* // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 64, N 10. P. 217-224.

Fryer F.R.S. 1977. Studies on the functional morphology and ecology of the Atyid prawns of Dominica // Pyl Trabs. Roy. Soc. London. Vol. 277 (952). P. 57-129.

Furnestin J. 1959. Hydrologie du maroc atlantique // Rev. Trav. Inst. Pêche Mar. Vol. 23, N 1. P. 5-78.

Galois R. 1974. Biologie, ecologie et dynamique de la phase lagunaire de *Penaeus duorarum* en Côte d'Ivoire. Biometrie et croissance // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Abidjan. Vol. 5, N 1-2. P. 53-71.

Galois R. 1975. Biologie. ecologie et dynamique de la phase lagunaire de *Penaeus duorarum* en Côte d'Ivoire. / Thèse de Doctorat de spécialiste. Marseille: Univ. Luminy. 120 p.

Garcia S. 1972. Biologie de *Penaeus duorarum* en Côte d'Ivoire. II. Ponte et migration // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Abidjan. Vol. 3, N 1. P. 19-45.



Garcia S. 1972 a. Biologie de *Penaeus duorarum notialis* en Côte d'Ivoire . IV. Relations entre répartition et les conditions du milieu. Etude variations du sex-ratio // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Abidjan. Vol. 5, N 3-4. P. 1-39.

Garcia S. 1975. Biologie de *Penaeus duorarum notialis* en Côte d'Ivoire. V. Nouvelle étude de la croissance // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Abidjan. Vol. 6, N 1. P. 1-19.

Garcia S. 1975 a. Marquages de *Penaeus duorarum* en Côte d'Ivoire . III. Croissance // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Abidjan. Vol. 6, N 1. P. 46-66.

Garcia S. 1977. Biologie et dynamique des populations de crevettes roses *Penaeus duorarum notialis* Perez-Farfante, 1967) en Côte d'Ivoire // Trav et doc. de l'ORSTOM. N 79. 272 p.

Garcia S., Fonteneau A. 1970. La pêche crevette en Côte d'Ivoire. Bilan 1969-1970 et perspectives // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Abidjan. Vol. 1, N 3. P. 37-46.

Garcia S., Fonteneau A., Petit P. 1973. Biologie de *Penaeus duorarum notialis* en Côte d'Ivoire. III. Etude des variations quotidiennes des rendements et de leur relation avec l'hydroclimat. Essai de généralisation au Golfe de Guinée // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Abidjan. Vol. 4, N 23. P. 71-104.

Garcia S., Lhomme F. 1977. L'exploitation de la crevette blanche (*Penaeus duorarum notialis*) en Sénégal. Historique des pêcherie en mer et en fleuve, évaluation des potentiels de capture //In: Rapp. groupe de travail ad hoc sur l'exploitation de la crevette *Penaeus duorarum notialis* du secteur Mauritanie-Liberia //COPACE/PACE. Sér. 77/5. P. 17-40.

Garcia S., Lhomme F. 1979. Les ressources de crevette rose (*Penaeus duorarum notialis*) // In: Les ressources halieutiques de l'Atlantique centre-est. IV Chapitre. FAO. Doc. techn. pêch. N 186. 1. P.123-148.

Garcia S., Petit P., Troadec J.P. 1970. Biologie de *Penaeus duorarum notialis* (Burkenroad) en Côte d'Ivoire. Croissance // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Abidjan. Vol. 1, N 2. P. 17-48.

Gammel 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. Vol. 103, N 3. P. 209-216.

Gibbons M.J., Macpherson E., Barangé M. 1994. Some observations on the pelagic decapod *Pasiphaea semispinosa* Holthuis 1951 in the Benguela upwelling system // South African Journal of marine science. N 14. P. 59-67.

Glaessner M.F. 1969. Decapoda // In: Moore R.C. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part. R. Vol. 4. P. 399-533.

Griffiths D. 1980. Foraging costs and relative prey size // The American Naturalist. Vol. 116, N 5. 743-752.

Grindley J.R., Penrith M.J. 1965. Notes on the bathypelagic fauna of the seas around South Africa // Zool. afr. N 1. P. 275-295.

Grippa G. A revision of gen. *Pelagopenaeus* Burkenroad, 1934 and *Funchalia* Johnson, 1867 (Crustacea, Decapoda, Penaeidea) // Inv. Pesq. 1987. Vol. 51 (Supl. 1). P. 73-86.

Gruvel A. 1912. Les Crustacés comestibles de la côte occidentale d'Afrique // Ann. Inst. océan. Monaco. Vol. 5, N 1. P. 2-18.

Hagen E., Weiss R. 1979. Mesoscale coastal upwelling dynamics off the NW-African coast and hypothetical relation to the chub mackerel concentrations // Int. Cons. Explor. Sea. Hydrogr. Comm. C.M. C. 21.

Hanamura Y, Takeda M. 1987. Family Pandalidae (Crustacea, Decapoda, Caridea) collected by the R.V. "Soela" from the northwest Australian // Bull. Nat. Sci. Mus., Tokyo (A). Vol. 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. biol. Ass. U.K. Vol. 64. P. 829-857.

Hart C.W., jr., Maning R.B. 1986. Two new shrimps (Procarididae and Agostocarididae, new family) from marine caves of the Western North Atlantic // J. Crust. Biol. Vol. 6, N 3. P. 408-416.

Hayashi K.I. 1995. Brief revision of the genus *Leptochela* with description of two new species (Crustacea, Decapoda, Pasiphaeidae) // In: D. Richer de Forges (ed.) Les fonds meubles des lagons de Nouvelle-Calédonie (Sédimentologie, benthos). Vol. 2. ORSTOM. Paris. P. 83-99.

Hedgpeth J.W. 1957. Classification of marine environments // In: Treatise on marine ecology and palaeoecology. Vol. 1. Amer. Geol. Soc. N 67. P. 367-440.

Heegard P. 1967. On behavior, sex-ratio and growth of *Solenosera membranacea* (Risso) (Decapoda – Penaeidae) // Crustaceana. Vol.13, N 2. P. 227-237.

Hendrickx M.E., Estrada Navarrete M.D. 1996. Los camarones pelagicos (Crustacea: Dendrobranchiata y Caridea) del Pacifico Mexicano / CONABIO. Inst. Ciencias del Mar y Limnol. Univers. Nac. Autonoma de Mexico. 155 p.

Hoestland H. 1963. Première données sur la relation entre le cycle biologique et la salinité chez la crevette du lac Noukoué // In: Rép. Dahomey. Etude sur pêche lagunaire. Rapport ronéo du CTFT. P. 73-96.

Hoestland H. 1964. Données complémentaire sur la relation entre le cycle biologique et la salinité chez la crevette *Penaeus duorarum* Burkenroad du lac Noukoué // In: Rép. Dahomey. Etude sur pêche lagunaire. Rapport ronéo du CTFT. P. 121-136.

Hoestland H. 1966. Première recherches sur le cycle biologique de *Penaeus durorum* Burkenroad 1936 en Afrique occidentale // Mém. IFAN. N 77. P. 475-497.

Holthuis L.B. 1949. The Caridean Crustacea of the Canary Islands // Zool. Meded. Leiden. Vol. 30. P. 227-255.

Holthuis L.B. 1951. The Caridean Crustacea of Tropical West Africa / Atlante Rep. N 2. 187 p.

Holthuis L.B. 1952. Crustacés Décapodes Macroures // Res. sci. Exped. oceanogr. belge eaux côtières afric. Atl. Sud. (1948-1949). Vol. 3, N 2. 88 p.

Holthuis L.B. 1971. The atlantic shrimps of the deep-sea Genus *Glyphocrangon* A. Milne-edwards, 1881 // Bull. Mar. Sci. Vol. 21, N 1. P. 267-373.

Holthuis L.B. 1973. Caridean shrimps fund 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. Verhandelingen. Vol. 128. 48 p.

Holthuis L.B. 1993. The recent genera of the Caridean and Stenopodidean shrimps (Crustacea, Decapoda): with an appendix on the order Amphionidacea. Leiden: Nationaal Natuurhistorisch Museum. 328 p.

Holthuis L.B., Maurin Cl. 1952. Note sur *Lysmata uncicornis* nov. sp. et sur deux autres espèces intéressantes de Crustacés Décapodes Macroures de la côte atlantique du Maroc // Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch. Sér. C. Vol. 55, N 2. P. 197-202.

Judkins D.C., Kensley B. 2008. New genera in the family Sergestidae (Crustacea: Decapoda: Penaeidea) // Proc. Biol. Soc. Washington. Vol. 121, N 1. P. 72-84.

Kenneth J. H. A 1963. Dictionary of Biological Terms. 640 p.

Kensley B.F. 1968. Deep-sea Decapoda Crustacea from West of Cape Point, South Africa // Ann. S. Afric. Mus. Vol. 50, N 12. P. 283-323.

Kensley B.F. 1981. On the zoogeography of Southern African decapod crustacea, with a distributional checklist of the species / Smiths. Cotrib. Zool. N 338. 64 p.

Kensley B. 1977. The South African Museum's Meiring Naude cruises. Part 5. Crustacea, Decapoda, Reptantia and Natantia // Ann. South Afric. Museum. Vol. 74, N 2. P. 263-331.

Kensley B. 1983. Biogeographical relationships of some southern African benthic Crustacea // Australian Mus. Mem. N 18. P. 173-181.

Kensley B. 2006. Pelagic shrimp (Crustacea: Decapoda) from shelf and oceanic waters in the southeastern Atlantic Ocean off South Africa // Proc. Biol. Soc. Washington. Vol. 119, N 3. P. 384-394.

Kensley B., Tranter H.A., Griffin D.J.G. 1987. Deepwater decapod Crustacea from Eastern Australia (Penaeidea and Caridea) // Rec. Austr. Mus. Vol. 39. P. 263-331.

Kensley B., Williams D. N. 1986. New shrimps (Families Procarididae and Atyidae) from a submerged lava tube on Hawaii // J. Crust. Biol. Vol. 6. N 3. P. 417-437.

Kikuchi T., Omori M. 1985. Vertical distribution and migration of oceanic shrimps at two locations off the Pacific coast of Japan // Deep-Sea Res. Vol. 32, N 7. P. 837-851.

King M. G. 1981. Increasing interest in the tropical Pacific deepwater shrimps // Australian Fisheries. Vol. 40. P. 33-41.

King M.G. 1984. The species and depth of deepwater caridean shrimps near some southwest Pacific Islands // Crustaceana. Vol. 47. P. 174-191.

King M.G. 1988. Topic review: deepwater shrimps. Inshore Fish // Res. South Pacific Comiss. Workshop on Pacific Inshore Fish. Resource WP. N 13. 25 p.

Komai T. 1997. A review of the *Metacrangon jacqueti* group, with description of two new species (Decapoda: Caridea, Crangonidae) // Zoosystema. Vol. 19, N 4. P. 651-681.

Komai T. 2004. Deep-sea shrimps of the genus *Glyphocrangon* A. Milne-Edwards (Crustacea, Decapoda, Caridea, Glyphocrangonidae) from off southeastern coast of Brazil collected during the revizee program // Arquivos do Museum Nacional, Rio de Janeiro. Vol. 62, N 1. P. 31-44

Komai T. 2004 a. A review of the Indo-West Pacific species of the genus *Glyphocrangon* A. Milne-Edwards, 1881 (excluding the *G. caeca* species group) (Crustacea: Decapoda: Caridea: Glyphocrangonidae) // In: Marshall, B. & B. Richer de Forges (eds.), Tropical Deep-Sea Benthos, vol. 23. — Memoires du Museum national d'Histoire naturelle. Vol. 191. P. 375-610.

Komai, T. 2005. A distinctive new species of the deep-water shrimp genus *Glyphocrangon* A. Milne-Edwards (Crustacea: Decapoda: Caridea: Glyphocrangonidae) // Records of the Western Australian Museum. Vol. 22. P. 253-258.

Komai T. 2006. Revision of the *Glyphocrangon caeca* species group (Crustacea, Decapoda, Glyphocrangonidae) // In: Richer de Forges, B. & J.-L. Justine (eds.), Tropical Deep-Sea Benthos, vol. 24.— Memoires du Museum national d'Histoire naturelle. Vol. 193. P. 243-264.

Komai T. 2007. A new species of *Glyphocrangon* (Crustacea, Decapoda, Caridea, Glyphocrangonidae) from the Austral Islands, French Polynesia // Zoosystema. Vol. 29. P. 565-573.

Komai T. 2008. A world-wide review of species of the deep-water crangonid genus *Parapontophilus* Christoffersen, 1988 (Crustacea, Decapoda, Caridea), with descriptions of ten new species // Zoosystema. Vol. 30, N. 2. P. 261-332.

Komai T. 2010. A new species of the deep-sea shrimp genus *Glyphocrangon* A. Milne-Edwards (Crustacea: Decapoda: Caridea: Glyphocrangonidae) from the southeastern Atlantic off southern Africa // African Natural History. Vol. 6. P. 83-90.

Komai T. 2012. A review of the western Pacific species of the crangonid genus *Metacrangon* Zarenkov, 1965 (Decapoda: Caridea), with descriptions of seven new species // *Zootaxa*. N 3468. Magnolia Press. Auckland, New Zealand. 77 p. [www.mapress.com/zootaxa/](http://www.mapress.com/zootaxa/)

Komai T. 2013. New record of *Glyphocrangon* A. Milne-Edwards (Crustacea, Decapoda, Caridea, Glyphocrangonidae) from recent French expeditions off the Mozambique Channel and Papua New Guinea, with description one new species // In Ahyong S. T., Chan T.-Y., Corbari L. & Ng P. K. L. (eds), *Tropical Deep-Sea Benthos*. Vol. 27. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris : 155-189 (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Vol. 204. P.107-128..

Komai T., Komatsu H. 2016. Additional records of deep-water shrimps (Crustacea, Decapoda, Dendrobranchiata and Caridea) from off Northeastern Japan // *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A*, Vol. 42, N 1. pp. 23–48.

Komai T., Chan T.-Y. 2009. New genus and species of Crangonidae (Decapoda, Caridea) with a large plate-like eye from the abyssal zone off Taiwan, Northwestern Pacific // *J. Crustacean Biol.* Vol. 29, N 2. P. 254-265.

Komai T., Segonzac M., 2005. Two new species of *Nematocarcinus* A. Milne Edwards, 1881 (Crustacea, Decapoda, Caridea, Nematocarcinidae) from hydrothermal vents on the North and South East Pacific Rise // *Zoosystema*. Vol. 27 (2). P. 343–364.

Komai T., Segonzac M. 2006. *Nematocarcinus burukovskyi* Komai, Segonzac, 2005. Arthropoda, Crustacea, Decapoda, Caridea, Nematocarcinidae // *Denisia*. 18. P. 411-412.

Konchina Yu.V. Epibenthic species in the Benguela system // *Collect. Sci. Pap. ICSEAF. Reel. Doc. Sci.* 1989. Madrid: CIPASE. Vol. 16, N 1. P. 149-168.

Krey J. 1961. Der Detritus in Meere // *Journ. Cons. Intern. Expl. mer.* Vol. 26. P. 263-280.

Krey J. 1964. Die mittlere Tiefenverteilung von Seston. Microbiomasse und Detritus im nordlichen Nordatlantik // *Kieler Meerforsch.* Vol. 20, N 1. P.18-29.

Lagardère J.-P. 1971. Les crevettes des côtes du Maroc // *Trav. l'Inst. Sci. Cherif. Fac. Sci. Ser. Zool.* N 36. Rabat. 140 p.

Lagardère J.-P. 1972. Recherches sur l'alimentation des crevettes de la pente continentale marocaine // *Tethys*. Vol. 3, N 3. P. 655-675.

Lagardère J.-P. 1976. Recherches sur l'alimentation des crevettes bathypelagiques du talus continentale du Golfe de Gascogne // *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* Vol. 39, N 2. P. 213-229.

Lagardère J.-P. 1977. 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. P. 397-408.

Lambert K. 1987. Garnelen Untersuchungen vor Mauritanien im November 1983 // *Fischerei Forschung*. Bd. 25. N 6. S. 17-23.

Lauga R. 1959. La pêche a la crevette en Csamance / *Doc. CER-Joal*. N 199. 24 p.

Lauga R. 1959 a. La pêche aux crevettes dans la Saloum / *Doc. CER-Joal*. N 206. 16 p.

Lebour M.V. 1959. The larval Decapod Crustacea of Tropical West Africa // *Atlantide Rep.* Vol. 5. P. 119-143.

Lefebvre M. 1908. Notice sur le *Penaeus brasiliensis*, crevette du Bas-Dahomey (crevettes de Lac Ahémé) // *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*. Vol. 14, N 6. P. 267-270.

Lefevre C. 1970. Les crevettes du Nigeria // *Bull. inst. rech. scient. nat. Belg.* Vol. 46, N 25. 17 p.

Le Gall J.-Y., L'Herroux M. 1972. Crustacés pelagiques susceptibles de pêches experimentales en Atlantique Nord et en Méditerranée occidentale // *Rapp. scient. techn. CNEOX*. N 8. 34 p.

Le Guen J.C., Crosnier A. 1968. Contribution à l'étude du rythme quotidien d'activité de la crevette *Penaeus duorarum* Burkenroad // *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*. Vol. 14. 2-e sér. Vol. 40, N 2. P. 342-350.

Le Loeuf P., Intes A. 1968. La faune benthique du plateau continental de la Côte d'Ivoire. Récoltes au chalut – Abondance – Répartition – Variation saisonnière (Mars 1966-Février 1967) / *Doc. scient. prov. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*. N 025. 110 p.

Le Loeuff P. 1993. La faune benthique des fonds chalutables du plateau continental de la Guinée. Premiers resultats en reference a` la faune de la Côte-d'Ivoire // *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*. Vol. 26. P. 229–252.

Le Loeuff P., Von Cosel R. 1998. Biodiversity patterns of the marine benthic fauna on the Atlantic coast of tropical Africa in relation to hydroclimatic conditions and paleogeographic events // *Acta Oecologica*. Vol. 19. P. 309–321.

Le Loeuff P., Intes A. 1999. Macrobenthic communities on the continental shelf of Côte-d'Ivoire. Seasonal and diel cycles in relation to hydroclimate // *Oceanologica Acta* 22, 529–550.

Lesel R. 1981. Detritus et decomposeurs dans les ecosystèmes aquatiques // In: Piscicult. Etang. Actes. congr. piscicult. Etang. Arbonne-La Forêt. 1980. Paris: P. 31-36.

Levinton J.S., Bianchi T.S. 1981. Nutrition and food limitation in the growth of mud snails (Hydrobiidae) // *Journ. Mar. Res.* Vol. 39, N 3. P. 531-545.

Lhomme F. 1974. Observation hydrologique effectuées dans les Sine Saloum dans le cadre du programme "crevettes" de 1967 à 1974 // *Arch. Cent. Rech. océan. Dakar-Thiaroye*. N 8. 14 p.

Lhomme F. 1977. Variation abondance et de taille des postlarves de crevettes (*Penaeus duorarum* Burkenroad) dans le Sine Saloum // Arch. Cent. Rech. océanogr. Dakar-Thiaroye. N 40. 140.

Lhomme F. 1978. Biologie et dynamique de *Penaeus duorarum notialis* au Sénégal. I. Sélectivité // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Dakar-Thiaroye. N 63. 30 p.

Lhomme F. 1978. Biologie et dynamique de *Penaeus duorarum notialis* au Sénégal. III. Croissance // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Dakar-Thiaroye. N 64. 32 p.

Lhomme F. 1979. Note sur la reproduction de la crevette blanche *Penaeus duorarum notialis* (Perez-Farfante, 1967) au Sénégal // In: La reproduction des espèces exploitées dans les Golfe de Guinée. Cent. Rech. océanogr. Dakar-Thiaroye. Doc. sci. N 68. P. 181-190.

Lhomme F. 1979. Biologie et dynamique de *Penaeus duorarum notialis* au Sénégal. III. Reproduction // Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Dakar-Thiaroye. N 69. 24 p.

Lhomme F. 1979. Biologie et dynamique de *Penaeus duorarum notialis* (Perez-Farfante, 1967) au Sénégal. IV. Phase juvénile // Doc. Sci. Cent. Rech. Océan. Dakar-Thiaroye. N 70. 69 p.

Longhurst A.R. 1957. The food of the demersal fish of a West African estuary // Journ. Anim. Ecol. Vol. 26, N 2. P. 369-389.

Longhurst A.R. 1958. An ecological survey of the West African marine benthos. Colonial Office. Fishery publications. London: N 11. 102 p.

Longhurst A.R. 1960. A summary survey of the food West African demersal fish // Bull. IFAN. V. XXII. A. N 1. P. 276-282.

Longhurst A.R. 1961. Report on the Fisheries of Nigeria 1961 // Occ. Pap. Fish. Serv. Lagos. N. 1. 42 p.

Longhurst A.R. 1965. Shrimp potential of the Eastern Gulf of Guinea // U.S. Fish & Wildl. Serv. Comm. Fish. Rev. Vol. 27, N 11. P. 9-12.

Longhurst A.R. 1965 a. Crustacean Resources // FAO Fish. Techn. Pap. N 97. P. 252-307.

Macpherson E. 1983. Crustáceos Decápodos capturados en las costas de Namibia // Res. Exp. Cient. 11. P. 3-79.

Macpherson E. 1984. Crustáceos Decápodos del Banco Valdivia (Atlántico sudoriental) // Res. Exp. Cient. Vol. 12. P. 39-105.

Macpherson E. 1988. New records Decapod Crustaceans from the coast off Namibia. South West Africa with the descriptions of two new species // Inv. Pesq. Vol. 52, N 1. P. 51-66.

Macpherson E. 1990. The status of the caridean shrimp *Pandalina modestus* (Bate, 1888) (Crustacea: Decapoda: Pandalidae) with redescription of the species // Proc. Biol. Soc. Wash. Vol. 103, N 2. P. 353-357.

Macpherson E. 1991. Biogeography and community structure of the decapod crustacean fauna off Namibia (Southeast Atlantic) // J. Crust. Biol. Vol. 11, N 3. p. 401-415.

Maiorano P., Onghia G.D., Capezzuto F., L. Sion. 2002. Life-history traits of *Plesionika martia* (Decapoda: Caridea) from the eastern-central Mediterranean Sea // Marine Biology. Vol. 141. P. 527-539.

Man J.G., de. 1920. Families Pasiphaeidae, Styrodactylidae, Oplophoridae, Nematocarcinidae, Thalassocaridae, Pandalidae, Psalidopodidae, Gnathophyllidae, Procecididae, Glyphocrangonidae and Crangonidae. The Decapoda of the Siboga Expedition. Part IV // In: Siboga Exp. mon. 39a3. 138 p.

Man J.G., de. 1925. Contribution à l'étude des Décapodes macroures marins et fluviatiles du bassin du Congo Belge // Ann. Mus. Congo Belge (Zool.). Vol. 3 (3), N 1(1). 54 p.

Manning R.B. 1977. A monograph of the Western African Stomatopod Crustacea // Atlantic Rep. Vol. 12. P. 25-181.

Manton S.M. 1964. Mandibular mechanism and the evolution of Arthropods // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Diol. Sci. N 737. Vol. 247. 183 p.

Marioghae I.E. 1989. Trophic relationships of the white estuarine prawn *Nematopalaemon hastatus* (Aurivillius 1898) (Decapoda, Palaemonidae) // Rev. hydrobiol. trop. Vol. 22, N 4. 289-294.

Martin J.W., Davis G.E., 2001. An updated classification of the recent Crustacea // Nat. Hist. Mus. Scient. Ser. N 39. Los Angeles County. 123 p.

Martin J. W., Haney T. A., 2005. Decapod crustaceans from hydrothermal vents and cold seeps: a review through 2005 // Zool. J. Linnean Soc. Vol. 145. P. 445-522.

Massuti M. 1959. La gamba (*Parapenaeus longirostris*). Primeras observaciones en los caladeros del Golfo de Cadiz y Africa Occidental // Invest. Pesq. Vol. 15. P. 51-80.

Massuti M. 1961. La gamba del Golfo de Cadiz a Maruecos // Puntal. Alicante. N 89. P. 17-29.

Massuti M. 1961. Premières observations bionomiques et biologiques sur la crevette rose (*Aristeus antennatus* Risso) aux fond des îles Baléares // Rapp. proc. verb. réun. Commiss. internat. explor. sci. Mer méditerran. Vol. 16, N 2. P. 551-557.

Massuti M. 1968. Les crustacés présentant un intérêt commercial entre le Golf de Cadiz et le Golf de Guinée // ICES. Symp. sur: Les ressources vivants du plateau cont. Africain entr du Détroit de Gibraltar au Cap Vert. N 70. 11 p.

Mauchlin J., Gordon J.D.M. 1980. The food and feeding of the deep-sea morid fish *Lepidion eques* (Gunther, 1887) in the Rockall trough // J. mar. biol. Ass. U.K. Vol. 60. P. 1053-1059.

Maurin Cl. 1951. Note sur les crevettes des côtes du Maroc // Ann. biol. Copenhague. Vol. 8. P. 91-92.

Maurin Cl. 1952. Note préliminaire sur les crevettes des côtes du Maroc // Cons. Explor. Mer. Ann. Biol. N 8. P. 91-92.

Maurin Cl. 1961. Répartition des crevettes profondes sur les côtes sud du bassin occidental de la Méditerranée et dans la région atlantique iberomaroquin // Rapp. Comm. int. Mer. Méditerran. Vol. 16, N 2. P. 529-532.

Maurin Cl. 1963. Les crevettes capturées par la "Thalassa" au large des côtes du Rio de Oro et de Mauritanie. Ecologie et pêche // Cons. Explor. Mer. Comm. Mollusques et Crust. Communication. N 48. 5 p.

Maurin Cl. 1965. Les crevettes profondes de la région atlantique iberomaroquin: répartition bathymétrique et géographique, importance économique // Rapp. Cons. Explor. Mer. N 156. P. 116-119.

Maurin Cl. 1965 a. Les crevettes capturées par la "Thalassa" au large des côtes nord-ouest africaines // Rev. roum. Biol. Zool. Vol.13, N 6. P. 479-493.

Maurin Cl. 1968. crevettes capturées par la "Thalassa" au large des côtes du Rio de Oro et de Mauritanie. Ecologie et pêche // Cons. Explor. Mer. Comm. Mollusques et Crust. Communication N 48. 5 p.

Maurin Cl., Bonnet M. 1969. La chalutage au large de côtes nord-ouest africaines. Résultats des campagnes de la Thalassa // Science de Pêche. N 177. P. 1-17.

Maurin Cl., Carries C. 1968. Note préliminaire sur l'alimentation des crevettes profondes // Rapp. Comm. int. Mer Médit. 1968. Vol. 19, N 2. P. 155-156.

Maurin Cl., Meglio S. 1961. Campagne de navire océanographique "President Théodore Tissier" dans le secteur atlantique-iberomaroquin et sur les côtes sud de la Méditerranée occidentale // Rapp. proc. verb. réun. Commiss. intern. explor. sci. Mer méditerran. Vol. 16, N 2. P. 269-273.

Meeting Report Exploring Economic Opportunities in Sustainable Shrimp Farming in West Africa: Focus on South-South Cooperation Regional Roundtable. Conakry (Guinea), 6 - 8 June 2006 / Sahel and West Africa Club/OECD. 30 p.

Miller D.G., Augustin C.J., Hampton J., 1983. An unusual record of the prawn *Funchalia woodwardi* (Crustacea: Decapoda) // S. African J. Mar. Sci. Vol. 1. P. 175-180.

Mills E.L. 1969. The community concept in marine zoology, with comments on continuity and instability in some marine communities: a review // J. Fish. Res. Board Canada. Vol. 26, N 6. P. 1415-1428.

Milne Edwards A., Bouvier E.B. 1900. *Heterocarpus grimaldii*, espèce nouvelle recueillie par le "Talisman", L'"Hirondelle" et la "Princess Alice" // Bull. Soc. Zool. France. Vol. 25. P. 25.

Miranda y Rivera A.M. 1933. Ensayo de un catálogo de los Crustáceos Decapodos marinos de Español // Not. Res. Inst. esp. oceanogr. Vol. 67. 72 p.

Monod Th. 1927. Crustacea. IV. Decapoda exl. Palaemonidae, Atyidae et Potamonidae // In: Monod Th. Contribution à l'étude de la faune du Camerun. Faune Colonies Françaises. Vol. 1. P. 593-624.

Monod Th. 1966. Crevettes et crabes de la côte occidentale d'Afrique // Mém. IFAN. N 77. P. 103-234.

Muñoz I., García-Isarch E., Sobrino I., Burgos C., Funny R., González-Porto M. 2012. Distribution, abundance and assemblages of decapod crustaceans in waters off Guinea-Bissau (north-west Africa) // J. Mar. Biol. Ass. UK, Vol. 92, N 3. P. 475-494.

New M.B. 1980. A bibliography of shrimp and prawn nutrition // Aquaculture. Vol. 21. P. 101-128.

Nigmatullin Ch.M. 2005. Towards the correct methodology of cephalopod feeding study: review of some neglected problems // Libro de resúmenes III Simp. Intern. sobre calamares del Pacífico y II Taller Intern. sobre calamares (28 Nov.-2 Dec. 2005, Lima, Peru). N 34. Callao, Peru: IMARPE. 3 p.

Nigmatullin Ch.M., Shukhgalter O.A., Laptikhovskiy V.V., Kasatkina S.M. 2008. Tropho-parasitic relations of arrow squid *Todarodes sagittatus* in the waters of the northwestern African ecosystem and their conditionality by squid size ICES CM 2008/F:20. 14 p.

Nouvel H., Panouse J.B. 1965. Présence de *Paramysis nouveli* (Mysidacea) et de *Crangon crangon* (Decapoda Natantia Crustacea) sur la côte atlantique du Maroc // Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc. Vol. 45, N 1-2. P. 29-31.

Obakin M.A. 1969. Fishing for the pink shrimp *Penaeus duorarum* Burkenroad in the Lagos lagoon // Fed. Fish. serv. Ann. rep. Nigéria. P. 21-25.

Obakin M.A. 1970. Contribution to the study of the biology of the pink shrimp *Penaeus duorarum* Burkenroad in the Lagos lagoon // Fed. Fish. serv. Ann. rep. Nigéria. P. 24-26.

Odhner T. 1923. Marine Crustacea Podoptalmata aus Angola und Süd Africa gesammelt von H. Skoog 1912 // Göteb. Vetensk. Samh. Handl. Sér. 4. Bd. 27. N 5. S. 1-39.

Omori M. 1974. The biology of pelagic shrimps in the ocean // Adv. mar. Biology. Vol. 12. P. 233-324.

Omori M. 1975. The systematics, biogeography and fishery of epipelagic shrimps of the genus *Acetes* (Crustacea Decapoda Sergestidae) // Bull. Ocean. Res. Inst. University of Tokyo. 89 p.

Osorio B. 1887. Liste des Crustacés des possessions portugaises d'Afrique occidentale dans les collections de Muséums d'histoire Naturelle de Lisbonne // Journ. Sci. math. phys. nat. Lisboa. Vol. 11. P. 220-231.

Osorio B. 1889. Nouvelle contribution pour la connaissance de la faune carcinologique des îles San Thomé et du Prince // Journ. Sci. math. phys. nat. Lisboa. Sér. 2. Vol. 1. P. 129-139.

Osorio B. 1892. Nova contribuição para a fauna carcinologica da ilha de Saint Thomé // Journ. Sci. math. phys. nat. Lisboa. Sér. 2. Vol. 2. P. 199-204.

Osorio B. 1898. Da distribuição geographica dos Peixes e Crustaceos colhidos nas possessões Portuguzas d'Africa occidentale e existentes no Museum Nacional de Lisboa // Journ. Sci. math. phys. nat. Lisboa. Sér. 2. Vol. 5. P. 185-202.

Overko S., Boukatine P., Ly B. 1986. Les crevettes de la zone économiques de Mauritanie lors des campagnes des N/O Eisbar et Karl Wolf en 1983 (Composition par especes, particularites de repartition et biomasse) // Les Ressources halieutiques de la ZEE mauritanienne. Rapp. Groupe Trav. CNROP/FAO/ORSTOM. Nouadibou. Mauritanie, 16-27 Septembre 1985. Rome. P. 280-292.

Palomar N.E., Juinio-Meñez M.A., Karplus I. 2004. Feeding habits of the burrowing shrimp *Alpheus macellarius* // Journ. of the Mar. Biol. Ass. of the UK. Vol. 84. pp. 1199-1202.

Papaconstantinou C., Kapiris K. 2005. Distribution and population structure of the red shrimp (*Aristeus antennatus*) on an unexploited fishing ground in the Greek Ionian Sea // Aquat. Living Resour. 14. 2001. P. 303-312

Pease N.L. 1971. Le potentiel commercial en crevettes de l'Afrique occidentale do Dakar à Douala // La pêche maritime. N 1114. 49-54.

Pequegnat L.H. 1970. Deep-sea caridean shrimps with description of six new species // Texas A. and M. Univ. Contrib. biol. Gulf Mex. N 4. P. 59-123.

Pérès J.-M., Picard J. 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Mediterranee // Rec. Trav. Stat. mar. Endoume. 47. (Bull. 31) P. 5-137.

Pérez Farfante I. 1977. American Solenocerid shrimps of the genera *Hymenopenaeus*, *Haliporoides*, *Pleoticus*, *Hadropenaeus* new genus and *Mesopenaeus* new genus // Fish. Bull. Vol. 75, N 2. P. 261-346.

Pérez Farfante I., Kensley B. 1997. Penaeoid and Sergestoid shrimps and prawns of the World keys and diagnoses for the families and genera // Mém. Mus. Natn. d'Histoire nat. Vol. 175. 233 p.

Postel E. 1951. Le crevettes du Dahomey // La pêche maritime. N 877. 183-184.

Postel E. 1955. Les crustacés commestibles des côtes de l'A.O.F. et leur exploitation // La pêche maritime. N 927. 250-252.

Powell C.B. 1985. The mangrove system of the Niger delta // In: Wilcox, B. H. R & Powell, C. B. Proc. of a workshop. Univ. Port Harcourt Press. Port Harcourt: P. 226-238.

Provenzano A.J., jr. 1978. Feeding behavior of the primitive shrimp, *Procaris* (Decapoda, Procarididae) // Crustaceana. Vol. 35, N 2. P. 170-176.

Quiles J.A., González J.A., Santana J.I. 2001. Dendrobranchiata y Caridea nuevos o poco conocidos para las islas Canarias (Crustacea, Decapoda) // Bol. Inst. Español Oceanogr. Vol. 17. (1 y 2). P. 7-13.

Rainer S.F. 1992. Diet of prawns from the continental slope of North-West Australia // Bul. Mar. Sci. Vol. 50, N 2. P. 258-274.

Raitt D.F.S., Niven D.R. 1955. Preliminary report on the prawn resources of the Nigerian continental shelf // CIEM Comité des Mollusques et Crustacés // Comm. N 9. 10 p.

Raitt D.F.S., Niven D.R. 1966. Exploratory prawn trawling in the waters off Niger delta // In: Actes. Symp. Océanogr. Ress. Halieut. Atlant. Trop UNESCO. Abidjan. P. 403-410.

Rathbun M.J. 1900. The Decapod Crustacea of West Africa // Proc. U.S. Nat. Mus. Vol. 22. P. 271-316.

Ratliff, S. 2014. "*Alpheus heterochaelis*" (Online), Animal Diversity Web. Accessed February 04, 2016 at [http://animaldiversity.org/accounts/Alpheus\\_heterochaelis](http://animaldiversity.org/accounts/Alpheus_heterochaelis).

Renfro W.C., Percy W.G. 1966. Food and feeding apparatus of two pelagic shrimps // Journ. Fish. Res. Canada. Vol. 23, N 12. 1971-1975.

Rex M.A. 1981. Community structure in the deepsea benthos // Ann. Rev. Ecol. and Syst. Palo Alto. Vol. 12. P. 331-353.

Ribeiro A. 1964. Sobre la espécie nova de *Alpheus* Fabricius, 1798, do arquipelago de Cabo Verde, *Alpheus holthuisi* n. sp. // Centro Biol. Piscat. Notas mimeogr. Lisboa: N 42. P. 12-14.

Richer de Forges R., Chan T.-Y., Corbari L., Lemaitre R., Macpherson E., Ahyong Sh.T., Ng P.K.L. The MUSORSTOM-TDSB deep-sea benthos exploration programme (1976-2012): An overview of crustacean discoveries and new perspectives on deep-sea zoology and biogeography // Tropical Deep-Sea Benthos. Vol. 27. 2013. (Mém. Muséum natn. d'Hist. naturelle. T. 204). Paris. P. 13-66.

Roberts D., Gebruk A., Levin V., Manship B.A.D. 2000. Feeding and digestive strategies in deposit-feeding holothurians // Oceanogr. & Mar. Biol. Annual Rev. Vol. 38. P. 257-310.

Roberts T.W., Pequegnat W.E. 1970. Deep water decapod shrimps of the family Penaeidae // Texas A. and M. Univers. Contrib. Biol. Gulf of Mexico. N 3. P. 21-57.

Rochebrune A.T., de. 1883. Diagnoses d'Arthropodes nouveaux propres à la Senegambie // Bull. Soc. philom. Paris: Sér. 7. Vol. 7. P. 167-177.

Rodriguez M., Gómez M., Verdi A., Muniz P. 2002. Presencia de *Artemesia longinaris* (Bate, 1888) y *Peisos penrunkevitchi* (Burkenroad, 1945) (Crustacea, Decapoda) en aguas de baja salinidad en la costa de Montevideo. Bol. Soc. Zool. Uruguay. 2° época. 13. P 21-24.

Rossignol M. 1957. Crustacés Decapodes marins de la région de Pointe-Noire // In: Mollusques, Crustacés, Poissons Marins des Côtes d'A.E.F., encoll. au Centre de l'I.E.C., Pointe-Noire. P. 71-136.

Rossignol M. 1962. Catalogue des Crustacés Decapoda Brachyours, Anomures et Macroures littoraux en collection au Centre Océanographique de Pointe-Noire // Cah. Orstom. Sér. Océanogr. Vol. 1, N 2. P. 111-138.

Rossignol M. 1962. *Callianassa pentagonocephala* nov. sp. (Callianassidae) et *Sicyonia foresti* nov. sp. // Cah. Orstom. Sér. Océanogr. Vol. 1, N 2. P. 139-146.

Rossignol M., Repelin R. 1962. La crevette "bresilienno" (*Penaeus duorarum* Burkenroad, 1939) des côtes ouest-africaines. Etude biométrique des populations du Cameroun, du Gabon et du Congo // Cah. Orstom. Sér. Océanogr. Trav. Centre Pointe-Noire. Vol. 1, N 2. P. 155-174.

Rossignol M., Aboussouan M.T. 1965. Hydrologie marine côtière de la presqu'île de Cap Vert // Publications provisoire. ORSTOM. Centre Océanogr. Dakar-Thiaroye. 156 p.

Roux J. 1935. Sur les deux espèces de *Palaemon* (Crustacea, Decapoda) provenant des Iles du Cap-Vert // Bull. Mus. Hist. nat. Paris. Vol. 7, N 9. P. 239-252.

San Feliu U.M., Alcaraz M. 1971. Estudio de la alimentacion en el langostino // Publ. Tec. Junt. Est. Pesca. N 9. P. 239-252.

Sankare Y., Sohou Z., Tape J. 2014. Biological aspects and yield of the shrimp *Parapenaeus longirostris*, West Africa // Intern. J. Agricult. Policy and Res. Vol. 2 (4). P. 132-140.

Santaella E., Bravo dy Laguna J. 1975. The family Pandalidae (Crustacea, Decapoda, Caridea) in the Canary Islands. Species and Distribution // In: Int. Cons. Explor. Sea. Shellfish and Benthos Comm. C.M./K 41. 10 p.

Sasaki H., Nishizawa S. 1981. Vertical flux profiles of particulate material in the sea off Sanriku // Mar. Ecol. Progr. Serv. Vol. 6, N 2. P. 191-201.

Saunders W.B., Hastie L.C. 1992. 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. Vol. 54, N 1. P. 15-25.

Scalera Liaci L., Piscitelli G., Sciscioli M. 1982. Ricerche sull'alimentazione naturale di «*Penaeus kerathurus*» (Forsk., 1775) // Oebalia. Vol. 8. P. 15-29.

Schaffmeister B.E, Hiddink., J.G., Wolff W.J. 2006. Habitat use of shrimps in the intertidal and shallow subtidal seagrass beds of the tropical Banc d'Arguin, Mauritania // Journ. of Sea Res. Vol. 55. P. 230– 243.

Schmitt W.L. 1927. The macruran, anomuran and stomatopod crustaceans collected by American Museum Congo Expedition, 1909-1915 // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 53, N 1. P. 1-67.

Schwamborn R., Criales M.M. 2000. Feeding strategy and daily ration of juvenile pink shrimp (*Farfantepenaeus duorarum*) in a South Florida sea grass bed // Mar. Biol. Vol. 137. P. 139-147.

Schweigert G., Garassino A. 2004. New genera and species of shrimps (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata, Caridea) from the Upper Jurassic lithographic limestones of South Germany // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B. N 350. 33 p.

Shannon L. 1972. Circulation patterns and water mass movements along the West and South-West Coasts // South. Afr. Sci. Vol. 68, N 5. P. 124-126.

Shelford V.W. 1912. Ecological Succession. V. Aspects of physiological classification // Biol. Bull. Vol. 23, N 6. P. 331-370.

Sternberg R., von, Schotte M. 2004. A new anchialine shrimp of the genus *Procaris* (Crustacea: Decapoda: Procarididae) from the Yucatan Peninsula // Proc. Biol. Soc. Wash. Vol. 117. P. 514-522.

Struhsaker P., Aasted D.S. 1974. Deepwater shrimps trapping in the Hawaiian Islands // Mar. Fish. Rev. Vol. 36, N 10. P. 24-30.

Sutton T.T., Porteiro F.M., Heino M., Byrkjedal I., Langhelle G., Anderson C.I.H., Horne J., Søiland H., Falkenhaug T., Godø O.R., Bergstad O.A. 2008. Vertical structure, biomass and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system // Deep-Sea Res. II. Vol. 55. P. 168-184 p.

Thomas J.M. 1956. Prawn fishing in Nigerian waters // In: Symp. Oceanogr. et res. halieut. Atlant. trop. Abidjan. Actes rapp. synthese et communic. UNESCO. Paris. P. 415-418.

Thompson J.R. 1963. The Superfamily Bresilioides (Decapoda: Natantia). A revision and a discussion of its validity and affinities // Crustaceana. Vol. 11. P. 125-140.

Thompson J.R. 1967. Comments on phylogeny of section Caridea (Decapoda: Natantia) and the phylogenetic importance of the Oplophoridae // In: Proceed. Symp. Crust. Mar. Biol. Ass. India. Part 1. P. 314-326.

Tiwari K.K. 1963. Lower Tertiary Penaeid shrimps from Kapurdi (Barmer District, Rajasthan, India) // Crustaceana. Vol. 5, N 3. P. 205-212.

Toriyama M., Hayashi K., 1982. Fauna and distribution of pelagic and benthic shrimps and lobsters in the Tosa Bay exclusive of rocky zone // Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab. Vol. 14. 83-105 p.

Troade J.P. 1969. Note sur le développement possible de l'exploitation des crevettes en Côte d'Ivoire // Doc. Sci. prov. Centre Rech. Océanogr. Abidjan. N 20. P. 21-32.

Troadec J.P., Garcia S., Petit P. 1969. L'exploitation des crevettes en Côte d'Ivoire. De solides raisons d'espérer // La Pêche Maritime. N 1095. P. 434-436.

Tudela S., Sardà F., Maynou F., Demestre M. 2003. Influence of submarine canyons on the distribution of deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) in the NW Mediterranean // *Crustaceana*. Vol. 76, N 2. P. 217-225.

Turček F.J. 1980. Konzorciá – základné jednotky ekosystémov a ich výskumu. I. Psica tuhá (*Nardus stricta* L.) // *Acta ecol.* Vol. 8, N 21. P. 7-25.

Türkay M. 1998. Notes on the Mediterranean nematocarinid shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) // *J. Nat. Hist.* Vol. 32. P. 1787-1794.

Udekem d'Acoz C. d'. 1999. Inventaire et distribution des Crustacés Décapodes de L'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25°N. / Patrimoines naturels (M. N. H. N./ S. P. N.). 383 p.

Udekem d'Acoz C. d'. 2007. New records of Atlantic *Hippolyte*, with the description of two new species, and a key to all Atlantic and Mediterranean species (Crustacea, Decapoda, Caridea) // *Zoosystema*. Vol. 29, N 1. P. 183-207.

Udekem d'Acoz C. d', Ďuriš Z. 1996. First records of *Merhippolyte ancistrota* Crosnier & Forest, 1973 in Moroccan Atlantic waters and in the Mediterranean Sea (Decapoda, Merhippolytidae) // *Crustaceana*. Vol. 69, N 7. P. 890-897.

Uschakov P.V. 1970. Observations sur la répartition de la faune benthique du littoral guinéen // *Cah. Biol. Mar.* Vol. 11. P. 435-457.

Valentine J.W. 1966. Numerical analysis of marine molluscan ranges on the extratropical northeastern Pacific Shelf // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 11, N 2. P. 189-211.

Valores climatológicos normales. Valencia. 2015. <http://www.aemet.es/es/serviciosclimaticos/datosclimatologicos/valoresclimat>.

Vereshchaka A.L. 2000. Revision of the genus *Sergia* (Decapoda: Dendrobranchiata: Sergestidae): taxonomy and distribution // *Galathea Report*. Vol. 18. Apollo Books. Stenstrup. Denmark. P. 69-207.

Vereshchaka A. L. 2010. The genus *Sergestes*: taxonomy, systematics, and distribution // "Galathea" Report. Vol. 22, 137 p.

Vereshchaka A.L., Olesen J., Lunina A.A. 2014. Global diversity and phylogeny of pelagic shrimps of the former genera *Sergestes* and *Sergia* (Crustacea, Dendrobranchiata, Sergestidae), with definition of eight new genera // *Plos One* ([www.plosone.org](http://www.plosone.org)). Vol. 9. Is 11. e112057. 32 p.

Vilela H. 1949. Crustacés décapodes e stomatopodes de Guiné portuguesa // *Ann. Jt. Invest. colon.* Lisboa. N 4. P. 47-70.

Vilela H. 1970. Aperçu général sur les crustacés et mollusques // In: Symp. ressource. viv. plateau cont. du détroit Gibraltar au Cap Vert. *Rapp. Cons. Explor. Mer.* N 159. P. 119-125.

Vilela H. 1970. Les crustacés d'intérêt commercial entre le Golfe de Cadix et le Golf du Guinée // In: Symp. ressource. viv. plateau cont. du détroit Gibraltar au Cap Vert. *Rapp. Cons. Explor. Mer.* N 159. P. 126-127.

Vries J., de. 1965. Biological studies of *Penaeus duorarum* Burkenroad: breeding cycle // *Fish Lab. Nigerian Federal Fish. Serv. Res. Rep. (Marine)*. P. 6-8.

Vries J., de. 1966. Studies on *Penaeus duorarum*. A practical method for dressing male gonad for maturity determination // *Fish Lab. Nigerian Federal Fish. Serv. Res. Rep. (Marine)*. P. 9-15.

Vries J., de, Lefevre S. 1969. A maturity key to *Penaeus duorarum* (Burk. 1939) of both sexes // In: Actes symp. océanogr. ress. halieut. Atlantique trop. UNESCO. Abidjan: P. 419-424.

Wenner E.L. 1978. Comparative biology of four species of Glyphocrangonid and crangonid shrimp from the continental slope of the middle Atlantic Bight // *Canadian Journ. Zool.* Vol. 56, N 5. P. 11052-11065.

Wenner E. L., 1979. Distribution and reproduction of nematocarinid shrimp (Decapoda: Caridea) from the northwestern North Atlantic // *Bul. Marine Sciences*. Vol. 39, N 3. P. 380-393.

Williams A.B. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Main to Florida / Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 549 p.

Williams A.B., Rona P.A. Two new caridean shrimps (Bresiliidae) from a hydrothermal field on the Mid-Atlantic ridge // *J. Crust. Biol.* 1986. Vol. 6. N 3. P. 446-462.

Wooster W.S., Bakun A., McLain D.R. 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the Northern Atlantic // *Journ. Mar. Res.* Vol. 34. N 2. P. 131-142.





Монография

**Буруковский** Рудольф Николаевич

**КРЕВЕТКИ ЗАПАДНОАФРИКАНСКИХ ВОД**  
(географическое распространение, закономерности горизонтального  
и вертикального распределения, жизненные формы и экологическая  
структура таксоценов)

Верстка *П. Б. Коробова*  
Корректор *О. Д. Камнева*  
Дизайн обложки *М. Н. Зуйковой*

Издательство  
ООО «Прспект Науки»  
*www.prospektnauki.ru*  
*E-mail: info@prospektnauki.ru*

Подписано в печать АА.АА.2017. Формат 60×90/16. Объем 32 печ. л.  
Тираж 300 экз. Заказ

Отпечатано в типографии