

УДК 595.384.12

О питании креветки *Palaemon elegans* Rathke 1837 (Decapoda, Palaemonidae) в Вислинском заливе

Р.Н. Буруковский*

Калининградский государственный технический университет
Россия 236000, Калининград, пр. Советский, 1¹

Received 7.06.2012, received in revised form 14.06.2012, accepted 21.06.2012

Эпибентосная креветка *P. elegans* – недавний вселенец в Балтийское море. Освоив Вислинский залив, стала служить в нем, возможно, главным потребителем детрита растительного происхождения на разных этапах его формирования вместе со связанным с ним перифитоном (во всяком случае, в летнее время). Вероятно, у него нет серьезных конкурентов среди автохтонных видов залива. Это должно сказаться на структуре трофических сетей, в которых консументами высоких уровней служат рыбы-бентофаги.

Ключевые слова: *Palaemon elegans*, частота встречаемости, питание, виртуальный пищевой комок, детрит, растительные остатки.

Введение

Креветка *Palaemon elegans* Rathke 1837 в водах Калининградской области впервые была обнаружена в 2000 г. в море в районе пос. Куликово во время летней студенческой практики. Она присутствовала единичными экземплярами в уловах драги-волокуши совместно с креветкой *Crangon crangon* на глубинах 0,5-0,7 м. Затем *P. elegans* начал попадаться в различные орудия лова (сачок, драгу, бредень) в Вислинском заливе у побережья Балтийской косы, в Приморской бухте, у пос. Мамоново. Вероятно, сейчас *P. elegans* полностью освоил российскую часть Вислинского залива, как он это сделал с его польской ча-

стью (Grabowski, 2006), стал полноправным членом донно-придонных сообществ залива и начал играть какую-то роль в его трофических сетях. Во всяком случае, он регулярно встречается в желудках некоторых видов рыб (устное сообщение К.В. Тылика). Поэтому цель данной работы – предварительная характеристика состава пищи этого вида для определения его места в трофических сетях Вислинского залива Балтийского моря.

Материалы и методы

Материал собран у берега Приморской бухты Вислинского залива в районе пос. Мечниково и в так называемой гидрогавани на

* Corresponding author E-mail address: burukovsky@klgtu.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

Вислинской косе (рис. 1). Пробы собирали в конце июня, июле и начале августа 2003-2004 гг. Креветку ловили в Приморской бухте, в зарослях макрофитов на глубине до 0,7 м, а в гидрогавани – прямо с берега, в зоне обрастания ее бетонной облицовки нитчатыми водорослями, на глубине от уреза воды и не глубже 0,5 м. В качестве орудия лова использовали сачки с ячейёй от 1 до 5 мм. Собранный материал сразу же фиксировали в 4 %-м растворе формалина. Всего было собрано и обработано 330 креветок, у 201 из них в желудках была обнаружена пища, а 54 желудка были полными.

В лаборатории материал подвергался биологическому анализу, включающему измерение длины карапакса, взвешивание, определение пола, регистрацию и подсчёт яиц (определение абсолютной реализованной пло-

довитости), определение стадии эмбрионального развития с учётом мёртвых яиц и стадии зрелости креветок. Измерение производили от заднего края глазных орбит до середины заднего края карапакса с точностью до 0,1 мм (Буруковский, 1992; Цигвинцев, 2008).

При исследовании содержимого желудков использована оригинальная методика (Буруковский, Фроерман, 1970; Буруковский, 1985; Буруковский, Трунова, 2008; Буруковский, 2009). Пищевой комок помещали в каплю воды на чашке Петри. В неполных желудках (баллы наполнения 1 и 2) определялся лишь состав съеденного. В полных желудках визуально оценивалась доля основных объектов пищевого комка с точностью до 10 %. Пищевые и непищевые объекты, составляющие менее 10 % от объема пищевого комка, просто перечислялись. По результатам этого

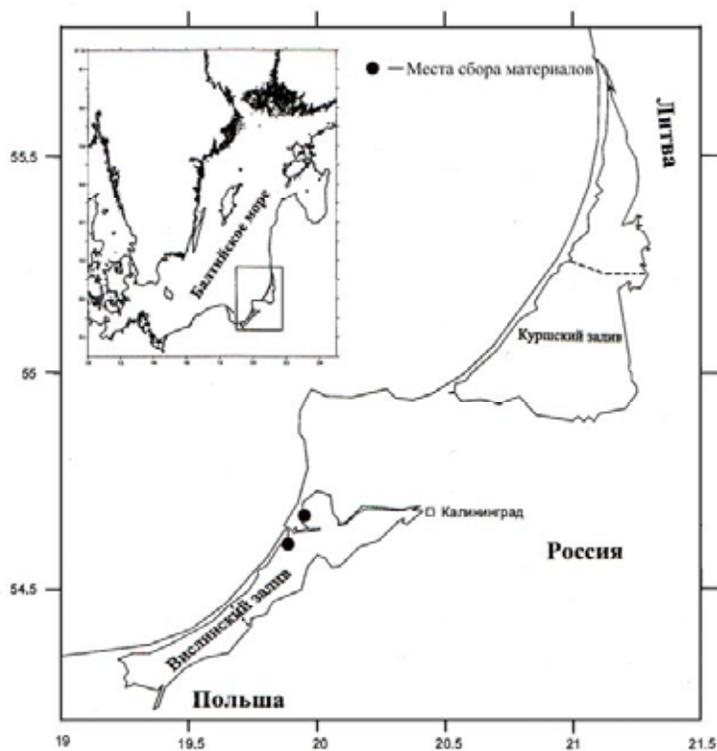


Рис. 1. Карта района работ – Вислинский залив, Балтийское море, с указанием мест сбора проб по питанию *P. elegans*

подсчитывали частоту встречаемости (процент обнаружения данного компонента в общем числе исследованных желудков с пищей), коэффициент Фроермана (K_{ϕ}), который характеризует среднее количество пищевых объектов в желудке без учета песка, детрита и растительных остатков (эти три компонента не служат объектом охоты креветки). Коэффициент K_{ϕ} – один из показателей, позволяющий судить о способе охоты данного гидробионта (Буруковский, Фроерман, 1970). По данным, полученным при анализе полных желудков, рассчитывались реконструированный усредненный (виртуальный) пищевой комок, т.е. средняя доля каждого пищевого объекта в объеме пищевого комка, выраженная в процентах (Буруковский, 1985, 2009) и частота доминирования (Тарвердиева, 1979). Последний показатель представляет частоту встречаемости полных желудков, в которых одна из жертв занимает 60 % и более от объема пищевого комка. Терминология, характеризующая способы охоты креветок, дана согласно (Буруковский, 1985, 2009).

Результаты

Биологическая характеристика креветок

Размеры креветок (длина карапакса, ДК) варьировали от 2,1 до 11,8 мм. Они подразделялись на три группы: ювенильные (пол неопределим по вторичным половым признакам) с ДК 2,1-5,9, мода 2,5 мм; самцы с ДК 3,7-8,0, мода 5,5 мм; самки с ДК 4,0-11,8, мода 7,5 мм. Больше половины самок (53,2 %) имели гонады в III стадии зрелости, 28,6 % самок имели созревающие и преднерестовые гонады. Следовательно, подавляющее большинство самок находились на той или иной ступени подготовки к откладке яиц на плеоподы, и мы оценивали состав пищи креветки на пике репродуктивного периода.

Общая характеристика содержимого желудков

Пищевые комки *P. elegans* имели темно-коричневый или черный цвет, вязкую консистенцию. В полных желудках, как правило, преобладали детрит и растительные остатки. Детрит имел вид серовато-коричневой суспензии либо хлопьев, а в полных желудках – хлопьевидной массы.

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

Реже встречался песок. Никогда не попадались желудки, заполненные мягкими тканями каких-либо животных целиком. Обрывки мягких тканей были обнаружены лишь в полупустых желудках или в незначительных количествах в полных, но крайне редко. Очень редко в пищевых комках попадались обрывки хитина. Их принадлежность к каким-либо конкретным таксонам членистоногих невозможно было установить из-за большой степени мацерированности и разрушенности.

Наряду с этим в желудках попадались скелетные остатки различных гидробионтов. Из ракообразных это мизиды, циклопы, харпактициды и амфиподы. Мизиды чаще всего были представлены статолитами диаметром 0,04-0,2 мм. Это соответствует восстановленной общей длине мизид 3-15 мм. В одном желудке была целая мизида (*Neomisis integer*). Остатки циклопов встречались в виде кусоч-

ков антенн и обрывков тела. В некоторых желудках таких обрывков было довольно много (до 7-9 экз. рачков). Амфиподы присутствовали в единственном желудке. Состояние остатков позволяло предположить, что рачок был съеден живым. Попадались также личинки, коготки и обрывки конечностей ракообразных, точное определение которых произвести было невозможно.

Среди прочих наиболее обычны в полупустых желудках были личинки хирономид в виде головных капсул, сегментов тела, жвал и хитиновых крючков с их хвостовых придатков. Однократно была найдена целая особь длиной 3,92 мм.

Рыба в желудках была представлена чешуей и отдельными костями. Судя по форме и размерам чешуи, а также по состоянию косточек, это были мальки, которые съедены, вероятно, уже полуразложившимися. Попа-

дались также осколки раковин брюхоногих моллюсков.

Частота встречаемости объектов питания в желудках

По частоте встречаемости в желудках креветок *P. elegans* все объекты питания можно разделить на несколько групп. Первая – доминирующие. В нее входит встречающийся практически в каждом желудке детрит (88,9 %) и в каждом втором – личинки хирономид (52,1 %). К второстепенным объектам питания можно отнести брюхоногих моллюсков (36,7 %), растительные остатки (30,8 %) и перифитонные водоросли (28,4 %) (табл. 1).

Мизиды, циклопы и коловратки (частота встречаемости 11,6-8,6 %) занимали промежуточное положение между второстепенными и случайными объектами питания (с частотой встречаемости 2,3 % и менее). Их можно на-

Таблица 1. Частота встречаемости объектов питания в желудках (% от числа исследованных желудков) и состав компонентов пищевого комка (% от массы комка) у креветки *P. elegans*

Объекты питания	Частота встречаемости	Виртуальный пищевой комок	Частота доминирования
Детрит	88,9	70,4	79,6
Личинки хирономид	52,1	0,1	–
Брюхоногие моллюски	36,7	–	–
Растительные остатки	30,8	17,6	5,6
Перифитонные водоросли	28,4	1,4	–
Мизиды	16,2	–	–
Циклопы	11,8	0,1	–
Коловратки	8,6	–	–
Рыбы	2,3	–	–
Нитчатые водоросли	1,5	–	–
Харпактициды	0,7	–	–
Двустворчатые моллюски	0,3	–	–
Амфиподы	0,3	–	–
Неопределенные остатки	8,3	–	–
Песок	78,6	10,4	–
Всего желудков	255	54	46
Коэффициент Фроермана	2,89		85,2

звать спорадически встречающимися объектами питания.

Песчинки, как и детрит, наблюдались практически в каждом желудке, лишь немного уступая ему по частоте встречаемости (78,6 %). Это свидетельствует о том, что *P. elegans* питается преимущественно на дне.

Состав виртуального пищевого комка

В виртуальном пищевом комке (табл. 1) абсолютно доминируют детрит, составляющий две трети его объема (70,4 %), и растительные остатки (17,6 %). Эти два пищевых компонента, а также перифитонные водоросли и песок занимают 99,8 % объема пищевого комка. Все остальные компоненты пищевого комка практически не имеют существенного значения в питании креветки.

Песок занимает третье место в объеме виртуального пищевого комка – 10,4 %, т.е. присутствует в желудках в относительно малых количествах. Такая низкая доля песка в комке контрастирует с высокой частотой его встречаемости. Это позволяет предположить, что он захватывается креветкой случайно в процессе сбора детрита.

Роль перифитонных водорослей в питании *P. elegans* оценить трудно, так как они тесно ассоциируют с остатками макрофитов и их объемная доля (1,4 %) определена очень приблизительно. Возможно, эта оценка заметно занижена.

Еще более подчеркивает роль детрита и растительных остатков в питании креветки частота их доминирования. В 85,2 % полных желудков 60 % и более его объема составляет какой-то один пищевой объект. Это детрит или растительные остатки (соответственно в 79,6 и 5,6 % желудков).

Можно сделать вывод, что *P. elegans* является преимущественно детритофагом,

а хищничество и некрофагия встречаются у этого вида в значительно меньшей степени.

*Онтогенетическая изменчивость питания *P. elegans**

Поскольку количество полных желудков в наших материалах было невелико, мы могли оценить лишь онтогенетические изменения частоты встречаемости доминирующих пищевых объектов исследуемого вида. Для этого все креветки были разделены на четыре группы в зависимости от длины их карапакса: 2-4,0, 4,1-6,0, 6,1-8,0, 8,1-10,0 мм. Первая группа целиком состояла из ювенильных креветок обоего пола и мелких самцов, во вторую группу вошли преимущественно самцы и очень небольшое число мелких самок, в третьей группе объединены примерно в равных количествах крупные самцы и мелкие самки. В четвертой группе представлены только крупные самки с гонадами, ооциты в которых находились на разных этапах вителлогенеза (рис. 2).

У всех креветок, независимо от их размеров, по частоте встречаемости доминировал детрит. Но у молодежи он встречался практически у каждой особи (95 %), а у креветок с ДК более 6 мм частота встречаемости детрита уменьшалась, и среди самых крупных – падала практически на одну треть (до 66,7 %). И, напротив, частота встречаемости растительных остатков и перифитонных водорослей с увеличением размеров заметно возрастала с 29-30 почти до 40 %. У более крупных особей перифитон встречался реже, а частота встречаемости других растительных остатков продолжала увеличиваться до 50 %.

Частота встречаемости личинок хирономид с увеличением размеров особей увеличивалась с 22,0 до 35,7 %. Однако у креветок, достигнувших длины карапакса 6,1-8,0 мм, резко снижалась до 20 %. Такая же тенденция

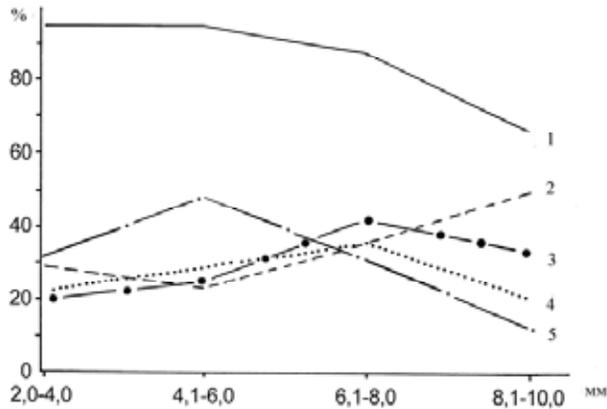


Рис. 2. Онтогенетическая изменчивость частоты встречаемости компонентов пищевого комка у креветки *Palaemon elegans*: 1 – детрит; 2 – растительные остатки; 3 – личинки хирономид; 4 – водоросли; 5 – брюхоногие моллюски

прослеживается и с перифитонными водорослями. У мелких особей их частота встречаемости с увеличением размеров возрастала от 19,5 до 42,2 %, у особей с длиной карапакса 6,1-8,0 мм снижалась до 33,3 %.

Что касается остальных объектов питания, то остатки брюхоногих встречались чаще всего у молоди с длиной ДК 4-6 мм, достигая 48 %, а затем неуклонно уменьшались до 12,5 %, а личинки хирономид чаще всего попадались в желудках у креветок с ДК 6-8 мм. В любом случае у крупных особей в питании чаще всего встречаются детрит и растительные остатки.

Обсуждение

Итак, *P. elegans*, которого можно считать типичной эпибентосной креветкой, в Вислинском заливе ведет себя как бентофаг, питающийся не очень широким кругом донных объектов. Правда, в его пище присутствуют и планктонные организмы – единичные циклопы и коловратки, но они относятся к разряду случайной пищи. В желудках креветки полностью доминируют две группы пищевых объектов: детрит и растительные остатки, сопровождаемые перифитонными

водорослями. Это хорошо согласуется с наблюдениями Цигвинцева (2008, ст. 199) за поведением креветки в Приморской бухте Вислинского залива в мае 2001 г.: «В ясную и тихую погоду достаточное количество особей копошилось прямо в массе детрита, толстый слой (до нескольких сантиметров) которого покрывал всё прибрежное пространство; это были в основном взрослые, крупные самки». Детрит – основной источник пищи креветки *P. elegans*, которая в настоящее время в Вислинском заливе служит, возможно, главным потребителем детрита растительного происхождения на разных этапах его формирования вместе со связанным с ним перифитоном. Вероятно, у *P. elegans* нет серьезных конкурентов среди автохтонных видов залива.

О питании этого вида в других частях ареала нам практически ничего не известно. Так, Köhn и Gosselk (1989) указывают, что во внешней части Висмарской бухты в питании этого вида встречены водоросли, полихеты, детрит, мелкие брюхоногие и двустворчатые моллюски, копеподы, остракоды, высшие раки, мшанки, личинки насекомых и молодь рыб. В этом описании *P. elegans* выступает эврифагом, возможно,

хищником-оппортунистом. К сожалению, из перечисления не ясно, какие объекты питания доминируют в пище *P. elegans*. Östlund-Nillson и соавторы (2005) сообщают, что *P. elegans* и *P. adspersus* в условиях эксперимента выступали в роли креветок-чистильщиков, поедая эктопаразитов (моногеней *Gyrodactylus* sp.) с камбалы.

Состав пищи близких к *P. elegans* видов, *P. adspersus* и *P. serratus*, изучали в разных частях их ареалов. Первый из них в Кильской бухте (Inyang, 1977/78) питается преимущественно донными ракообразными (десятиногими, мизидами, кумовыми), хотя не пренебрегает копеподами, полихетами, двустворчатými и брюхоногими моллюсками, нематодами, в значительно меньшей степени гидроидными полипами, губками, иглокожими и пр. Это характеризует его как хищника-бентофага. В эксперименте *P. adspersus* длительное время способен питаться только животной пищей (личинками хирономид) (Карпевич, Богорад, 1940). Но в естественных условиях в его желудках постоянно встречаются водоросли, в том числе диатомовые, а также остатки высших растений (Inyang, 1977/78). По частоте встречаемости и доле в объеме желудка доминируют ракообразные (соответственно 35,4 и 38,9 %), но на втором месте – детрит (20,4 и 35,7 %, соответственно). На третьем месте находятся полихеты, но четвертое прочно принадлежит всей совокупности растительных остатков (14,3 % от объема пищевого комка). Несмотря на то, что в пище *P. adspersus* преобладают остатки животной пищи, значительная роль детрита и растительных остатков налицо. Еще сильнее их роль выражена у этого вида в устье р. Виго (Северная Испания), где эти пищевые объекты составляют около половины объема желудков. Детрит выходит на первое место, уступая его амфиподам только во втором по-

лугодии – осенью и в начале зимы (Figueira, 1986). Увеличение роли растительных остатков и детрита в солоноватых водах по сравнению с морем нам кажется неслучайным, так как это объясняет их абсолютное преобладание у *P. elegans* в Вислинском заливе. Общее сходство трофических характеристик *P. adspersus* и *P. elegans* несомненно. Примерно то же самое демонстрирует *P. serratus*, обитающий в устье Виго (Figueira, 1986).

Наличие растительных остатков в питании креветок сем. Palaemonidae, вероятно, можно считать облигатным явлением. Об этом упоминают Kensley и Walker (1982), изучавшие палемонид р. Амазонка. То же самое отмечает Jayachandran (2001), обобщивший данные о питании *Macrobrachium rosenbergii*, *M. malcolmsonii*, *M. gangeticum* и *M. idella idella*. Состав пищи у них сходен. Например, у наиболее полно охарактеризованного последнего вида доминирует детрит (33,5 %), затем – остатки насекомых (17,2 %), песчинки (12,65 %), растительные остатки (8,32 %), полупереваренные ткани животных, диатомовые (5,91 %), остатки ракообразных (5,72 %), нитчатые водоросли (5,28 %), гастроподы (1,38 %), семена (1,28 %), фораминифера (0,94 %), чешуйки и скелетные остатки рыб. Это вполне сравнимо с диетой *P. elegans*. Sitts и Knight (1979) приводят подобные сведения о питании *P. macrodactylus* в эстуарии Сакраменто-Сан Жоакин (Калифорния). Куренков (1958) исследовал в экспериментальных условиях питание креветок *Leander modestus*, *L. paucidens*, *Macrobrachium asperulum*, *Palaemonetes sinensis* в оз. Ханко (Дальний Восток) и установил, что креветки могут питаться исключительно растительной пищей, но, что важно подчеркнуть, предпочитают есть ее не живой, а уже в отмершем, полуразложившемся виде. Видовой состав растений не имеет значения. Это характерно и для *P. elegans*.

По отношению к животной пище креветки родов *Leander* и *Palaemonetes*, с одной стороны, и *Macrobrachium* – с другой, вели себя по-разному. Представители первых двух родов демонстрировали поведение хищника-собирателя (Буруковский, 1985, 2009), а *Macrobrachium asperulum* – нападающего хищника (Куренков, 1958; Монаков, 1998). То же самое относится и к другим упомянутым выше креветкам. Они, наряду с растительной пищей, способны охотиться на различных животных. Например, у *P. macrodactylus* роль растительных остатков резко снижается в зимний период, им на смену приходят преимущественно донные животные (Sitts, Knight, 1979). *P. macrodactylus* активно конкурирует с *Crangon franciscorum* из-за мизиды *Neomysis mercedis*.

Следовательно, представителей сем. Palaemonidae можно считать бентофагами, питающимися детритом, растительной и животной пищей. Роль этих трех компонентов питания может достаточно быстро меняться в зависимости от различных условий. Это позволяет нам считать их хищниками-оппортунистами (Буруковский, 1985, 2009).

Список литературы

- Буруковский Р.Н. (1985) О питании западноафриканских креветок. Зоол. журн. 64 (10): 1501-1512.
- Буруковский Р.Н. (1992) Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок. В: Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: ВНИРО, с. 77-84.
- Буруковский Р.Н. (2009) Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград: Издательство ФГОУ ВПО «КГТУ», 408 с.
- Буруковский Р.Н., Фроерман Ю.М. (1974) Подход к изучению способов охоты у хищных морских беспозвоночных. Океанология. 14 (1): 167-172.
- Карпевич А.Ф., Богорад Г. (1940) Питание креветки *Leander adspersus*. Зоол. журн. 29 (1): 134-137.
- Куренков И.И. (1958) Некоторые данные по экологии пресноводных дальневосточных креветок, в связи с возможностью их акклиматизации. Тр. МосРыбВТУЗа. № 9: 80-101.
- Монаков А.В. (1998) Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т пробл. экол. эвол. им. А.Н. Северцева РАН. 319 с.

P. elegans, несомненно, тоже бентофаг, которого можно отнести по способу добывания пищи к хищникам-оппортунистам. Он отличается от других описанных выше видов тем, что, освоив Вислинский залив, стал служить в нем, возможно, одним из главных потребителей детрита растительного происхождения вместе со связанным с ним перифитонном на разных этапах его формирования (во всяком случае, в летнее время). Вероятно, у него нет серьезных конкурентов среди автохтонных видов залива. Это должно сказаться на конфигурации трофических сетей, в которых консументами высоких уровней служат рыбы-бентофаги.

Благодарности

Автор благодарен С.В. Цигвинцеву, принимавшему участие в сборе материалов и в процессе биологического анализа, фиксировавшего желудки креветок для последующего исследования, В.С. Никитиной, обрабатывавшей совместно с автором содержимое желудков креветки, И.Ю. Губаревой, определившей перифитонные водоросли, встреченные в желудках *P. elegans*.

Цигвинцев С.В. (2008) О биологии креветки *Palaemon elegans* в водах Калининградского залива. В: Проблемы ихтиопатологии и гидробиологии. Первые шаги в науке. Калининград: Изд-во ФГОУ ВПО «КГТУ», с. 180-201.

Figueira A. (1986) Alimentation de *Palaemon adspersus* (Rathke, 1837) y *Palaemon serratus* (Pennant, 1777) (Decapoda: Natantia) en la ria de Vigo (N.O. Espana). Cah. Biol. Mar. 27 (1): 77-90.

Grabowski M. (2006) Rapid colonization of the Polish Baltic coast by an Atlantic palaemonid shrimp *Palaemon elegans* Rathke, 1837. Aquatic Invasions. 1. Issue 3: 116-123.

Inyang N.M. (1977/1978) Notes on food of the Baltic palaemonid shrimp, *Palaemon adspersus* var. *fabricii* (Rathke). Meeresforsch. 26: 42-46.

Jayachandran K.V. (2001) Palaemonid prawns. Biodiversity, taxonomy, biology and management. Enfield, NH, USA: Science Publishers Inc., 500 p.

Kensley B., Walker I. (1982) Palaemonid shrimps from the Amazon basin, Brazil (Crustacea: Decapoda: Natantia). Smiths. Contrib. Zool. 362. 28 p.

Köhn J., Gosselk F. (1989) Bestimmungsschlüssel der Malacostraken der Ostsee. Mitt. Zool. Mus. Berl. 65 (11): 3-114.

Östlund-Nilsson S., Becker J.H.A., Nilson G.E. (2005) Shrimps removed ectoparasites from fishes in temperate waters. Biol. Lett. 1: 454-456.

Sitts R.M., Knight A.W. (1979) Predation by the estuarine shrimps *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun. Biol. Bull. 156: 356-368.

On *Palaemon Elegans* Rathke 1837 (Decapoda, Palaemonidae) Nutrition in Vistula Lagoon

Rudolf N. Burukovsky

*Kaliningrad State Technical University
1 Sovetsky av., Kaliningrad, 236000 Russia*

*The epibenthic shrimp *P. elegans* is a recent invader in the Baltic Sea. Settling the Vistula lagoon shrimps are likely basic consumers of plant detritus at the different stages of its formation with periphyton which is connected with detritus (at any case during the summer). The shrimps have probably no serious competitors among autochthonous species of the Vistula lagoon. This may influence on the structure of trophic webs where benthivorous fish are consumers of high levels.*

*Keywords: *Palaemon elegans*, feeding, frequency of occurrence, virtual food lump, detritus, the vegetative debris.*
