

УДК 595.384.12

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СОСТАВ ПИЩИ КРЕВЕТКИ *SABINEA SEPTEMCARINATA* (SABINE 1824) (CRUSTACEA, CRANGONIDAE) С ШЕЛЬФА КАРСКОГО МОРЯ И МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

© 2023 г. К. А. Кобяков*

Калининградский государственный технический университет,
Советский пр., 1, Калининград, 236035 Россия

*e-mail: kir.321@mail.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 30.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Описаны размерно-половая структура, зависимость состояния гонад самок от размера особи и состав пищи креветки *Sabinea septemcarinata* (Sabine 1824) (Crustacea, Crangonidae) из моря Лаптевых, Хатангского залива и Карского моря (598 особей: из них 230 желудков были пустыми, у 368 была в желудках пища, а у 34 они были полными). Креветки были собраны в августе–сентябре 2016 г. Общая длина тела исследованных креветок варьировала от 31 до 103 мм. У самок — от 32 до 103, самцов — 31–74 мм. Вероятно, длительность жизни самок составляет 3–4, а самцов — 2–3 года. Судя по состоянию гонад у самок, время сбора материалов совпало с нерестом. Среди самок присутствуют особи на всех этапах репродуктивного цикла: нагульные, отнерестившиеся и готовящиеся к следующему нересту. Это свидетельствует о растянутом популяционном нересте. *S. septemcarinata* относится к жизненной форме зарывающихся креветок. По частоте встречаемости в желудках на первом месте находится детрит (92.2%). На втором и третьем местах находятся, соответственно, кумовые раки и седентарные полихеты, которые встречаются практически в каждом втором и третьем желудках (частота встречаемости 37.7 и 23.9%). Песок имеет частоту встречаемости 50.3%. В виртуальном пищевом комке чуть больше трети его объема составляет детрит (39.7%), на втором и третьем местах — кумовые раки и полихеты (23.6 и 22.6% соответственно). Следовательно, *S. septemcarinata* питается инфауной. Таким образом, для *S. septemcarinata* характерны элементы нападающего хищника и детритофага.

Ключевые слова: десятиногие ракообразные, репродуктивная биология, трофология, детрит, кумовые раки, полихеты, арктические моря

DOI: 10.31857/S0044513423080068, EDN: YBVAOG

Креветка *S. septemcarinata* (Sabine 1824) — представитель семейства Crangonidae Haworth 1825. Изучаемый вид циркумарктический, обитает во всех северных морях России. Кроме этого, вид известен у арктических берегов Канады и Аляски, в Северной Атлантике и прилегающей Арктике от восточного и западного побережья Гренландии до Гудзонова залива и мыса Код у восточного побережья США. Далее на восток от Исландии, Британских и Фарерских островов до Шпицбергена, в Баренцевом и Белом морях. В Северной Пацифике спускается на юг до штата Вашингтон вдоль американского побережья и до Северного Приморья вдоль азиатского побережья. Встречается на глубинах от 20 до 700 м (Кузнецов, 1964; Соколов, 2001; Марин, 2013).

Изучение Арктики, в т.ч. ее гидробионтов, сегодня приобрело большое значение, поскольку в

результате глобального потепления появилась возможность исследовать данный регион. Креветка *S. septemcarinata* оказалась одним из самых массовых видов арктических вод, но изученность вида остается на очень низком уровне. Некоторые работы содержат данные о нересте и о периоде нереста этого вида в различных районах, о плодовитости и продолжительности жизни, приводятся данные и о питании, но при этом количество исследованных особей неизвестно. Данная работа рассказывает о биологии (размерно-половая структура, зависимость состояния гонад самок от размера особи) и характеристике питания вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для написания этой работы был собран научным сотрудником АтлантНИРО А.А. Гу-

Таблица 1. Места и время сборов *S. septemcarinata*, а также объем собранного материала

Место сборов	Время сборов	Объем материалов, экз.		
		всего креветок	желудков с пищей	полных желудков
Море Лаптевых: 74°15'–74°40' с.ш., 110°20'–113°58' в.д., глубины 23–28 м	14.09.2016 и 15.09.2016	519	322	31
Хатангский залив (море Лаптевых)	15.09.2016 и 16.09.2016	20	9	0
Карское море: 73°06' с.ш., 61°22' в.д., глубины 148 м	20.08.2018	49	33	0
Карское море: 76°53' с.ш., 74°48' в.д., глубины 64 м	28.08.2018	10	4	3

севым в море Лаптевых (14.09.2016 ст. 8 (21 экз.), 15.09.2016 ст. 24 (468 экз.), 15.09.2016 ст. 25 (31 экз.), причем станции были расположены очень близко одна к другой). В Хатангском заливе даты сборов следующие — 15.09.2016 и 16.09.2016 (к, сожалению, нет данных по координатам вылова креветок из этого района). В Карском море материал собирали сотрудники Института океанологии им. П.П. Ширшова, Российской академии наук В.Л. Сёмин и М.И. Симаков (20.08.2018 ст. 5942 (49 экз.) и 28.08.2018 ст. 5953 (10 экз.)) (табл. 1).

Всего исследовано 598 экз. Это более чем соответствует критерию достаточности: в желудках встречено не менее 80% пищевых объектов служащих объектами питания этого вида (Cartes, Sarda, 1989). При анализе биологии и питания креветки *S. septemcarinata* мы объединяли весь материал, т.к. время сбора материала приходится на август и сентябрь. При этом сравнивали питание креветок из разных районов. Орудием лова служил бим–трал.

Креветки были зафиксированы в 4% растворе формальдегида. Перед исследованием содержимого желудков креветок подвергали биологическому анализу по методике Буруковского (1992). В него входят: измерение общей длины тела от заднего края орбит до конца тельсона, определение пола по наличию или отсутствию аппендикса маскулина на эндоподите вторых плеопод или же по наличию выступа у самцов на конце первой пары плеопод или его отсутствию. У самок определяли стадию зрелости гонад по пятибалльной шкале. При наличии яиц на плеоподах их число

устанавливали прямым пересчетом в камере Богорова. Стадию эмбрионального развития яиц определяли тоже по пятибалльной шкале: 1 стадия — яйца полупрозрачные. Желток гомогенный, без следов дробления; 2 стадия — яйца полупрозрачные, заметна зародышевая полоска в виде полумесяца. Желток занимает три четверти объема яйца; 3 стадия — зачаток глаза в виде тоненькой полоски. Желток занимает от одной трети до половины объема яйца, остальное пространство занято эмбрионом; 4 стадия — отличается от предыдущей стадии наличием хорошо выраженных глаз. Количество желтка несколько меньше, чем на предыдущей стадии; 5 стадия — внутри яйцевой оболочки полностью сформированная личинка, готовая к вылуплению. Оставшийся желток заключен внутри карапакса.

Стадии зрелости гонад у самок определяли тоже по пятибалльной шкале: I стадия — гонада кажется отсутствующей, т.к. чаще всего совершенно неразличима; II стадия — гонада в виде маленького прозрачного и с трудом различимого листика; III стадия — гонада утолщена, несколько вытянута в длину и занимает примерно 1/3 длины головогруды; IV стадия — гонада еще больше увеличивается в размерах и занимает от 1/2 до 3/4 длины головогруды; V стадия — гонада очень крупная и у живых и свежefиксированных особей хорошо видна сквозь экзоскелет. Занимает всю спинную часть головогруды, и ее задняя часть немного заходит в первый сегмент абдомена. Масса гонады составляет 7–10% массы тела.

Как и у подавляющего большинства исследованных видов креветок, визуальные изменения гонады в процессе ее созревания значительно лучше заметны у самок (Буруковский, 1992). Репродуктивный цикл каридных креветок отличается тем, что развитие и функционирование гонады у каридных креветок, вынашивающих отложенные яйца на плеоподах, синхронизировано с эмбриональным развитием яиц, находящихся на плеоподах. Выделяют следующие этапы цикла: первое созревание гонады, линька, спаривание перелинявшей самки с самцом с твердым панцирем, откладка яиц на плеоподы и вынашивание их, вылупление личинок, линька и следующее спаривание, переходе от стадии зрелости II к стадии III, т.е. вителлогенезу, и т.д. Если условия благоприятные, то начало очередного вителлогенеза (“созревания гонады”) совпадает с началом эмбриогенеза у яиц, только что отложенных на плеоподы. Развитие гонады и эмбриогенез синхронизированы. Поэтому после вылупления личинок во время линьки, благодаря которой плеоподы освобождаются от остатков оболочек и мертвых яиц (или сразу после нее), происходит спаривание, служащее стимулом для запуска следующего гонадного цикла. Буруковский (2010) назвал это “непрерывной цикличностью размножения”. Эта цикличность может прерываться по тем или иным причинам и может зависеть от длительности репродуктивного периода. Креветка может пропустить очередной нерест. Для особей, пропускающих нерест (“яловых”), характерно, что гонада находится на II стадии зрелости (“стадия покоя”) а яйца — на 3–5 стадиях эмбрионального развития (Буруковский, 2010). Мы учитываем эту особенность репродуктивной биологии креветок при анализе данного процесса у *S. septemcarinata* из арктических вод. Яйца имели форму слабо удлинённого эллипсоида, поэтому у них измеряли и длину, и ширину под бинокулярным микроскопом МБС–10 с точностью до 0.1 мм.

Для исследования содержимого желудков была использована методика Буруковского (2022). Извлеченный из тела креветки желудок помещали в каплю воды в чашке Петри. После его вскрытия с помощью препаровальных игл определяли степень наполнения желудка пищей по четырехбалльной шкале (Буруковский, 2022): 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.

В пищевых комках из неполных желудков (баллы наполнения 1 и 2) определяли лишь состав съеденного. В пищевых комках полных желудков определяли состав съеденного, а также оценивали долю, которую занимает в желудке основной

объект питания в объеме пищевого комка (точность определения до 10%). Пищевые и не пищевые компоненты, составляющие менее 10% объема пищевого комка, просто перечислялись. По результатам исследования содержимого всех желудков с пищей (полных и не полных) подсчитывалась частота встречаемости всех пищевых компонентов (встречаемость данного компонента пищи в процентах от общего числа исследованных желудков с пищей). По данным, полученным при анализе состава пищи полных желудков, рассчитывали, какую долю в среднем составлял каждый компонент питания, занимающий 10% и более объема пищевого комка. В результате этого получали реконструированный усредненный (виртуальный) пищевой комок. Все пищевые компоненты, поддающиеся подсчету и измерению, пересчитывались и измерялись. Под названием “пищевые компоненты” мы подразумеваем и живые, и неживые остатки, встреченные в желудках, в отличие от “пищевых объектов” т.е. тех компонентов пищевого комка, которые используются креветкой в качестве пищи. Кроме этого, рассчитывали среднее число пищевых объектов в желудке (коэффициент Фроермана Ю.М.) как общую сумму показателей (%) частоты встречаемости всех пищевых объектов, деленную на 100, а также индекс доминирования (или индекс Таривердиевой М.И.) – частоту встречаемости полных желудков, в которых один компонент пищевого комка составляет не менее 60% от его объема (Буруковский, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологическая характеристика

Общая длина тела исследованных креветок варьировала от 31 до 103 мм, у самок – от 32 до 103, самцов – от 31 до 74 мм. Число самок равно 314, самцов – 284 (или 52.7% самок и 47.3%, самцов), т.е. соотношение полов практически равно 1 : 1. Кривая размерного состава самок тримодальная (42, 52 и 77 мм), самцов – двувёршинная (42 и 52 мм), т.к. длина самцов не превышает 74 мм.

Обращает на себя внимание то, что соотношение полов демонстрирует хорошо выраженную онтогенетическую изменчивость (рис. 1А). У самых мелких неполовозрелых особей (32–47 мм) оно равно 1 : 1. Очень незначительно (на 2–3%) преобладают самцы. Затем наблюдаются две “волны” увеличения доли самцов в населении креветок: при общей длине тела 52 мм доля самцов возрастает почти до 30%, опять возвращается к соотношению 1 : 1 при общей длине тела 57 мм (с ничтожным преобладанием самцов). Следующее увеличение доли самцов в населении *S. septemcarinata* приходится на общие размеры тела

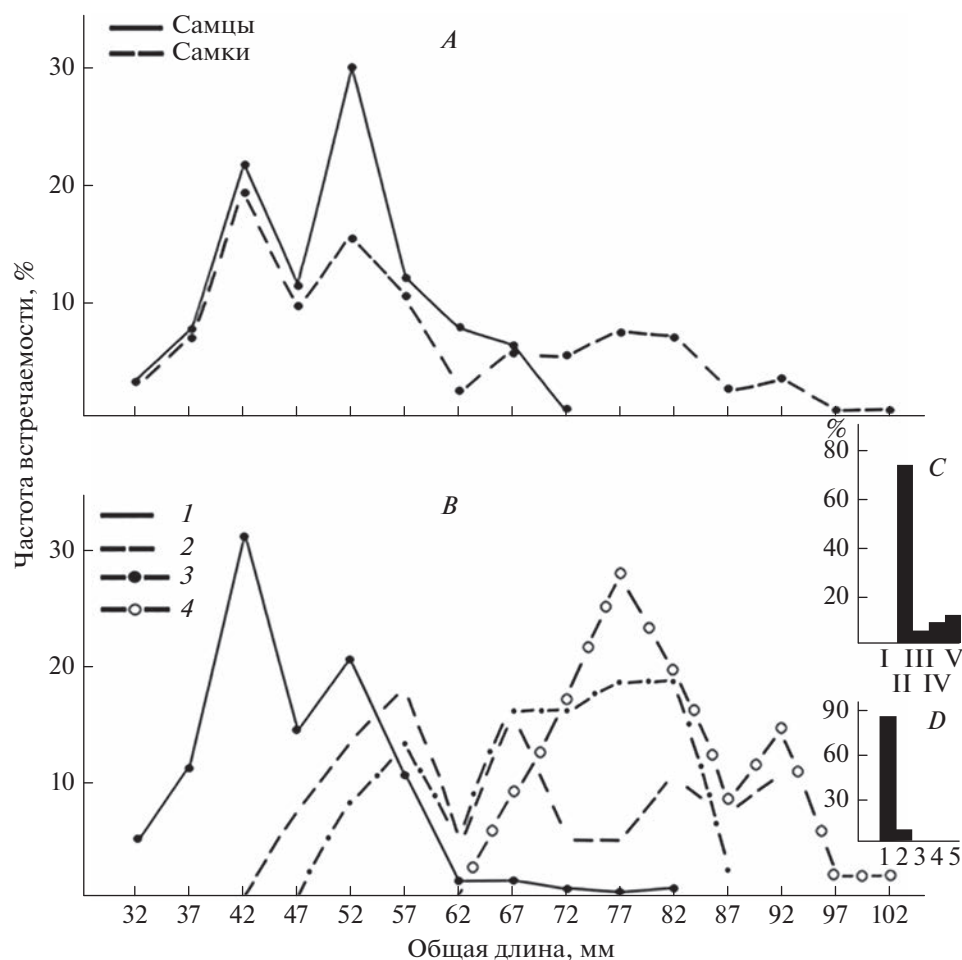


Рис. 1. Размерная и репродуктивная характеристика *S. septemcarinata*: *A* — размерный состав (самцы, самки); *B* — зависимость состояния гонад самок от размера особи (1 — самки без яиц с гонадами на II стадии зрелости, 2 — самки без яиц с гонадами на III–IV стадии зрелости, 3 — самки с гонадами на V стадии зрелости, 4 — самки с яйцами на плеоподах); *C* — диаграмма со стадиями зрелости гонад; *D* — стадия эмбрионального развития яиц.

62 мм (более 90% пойманных креветок с длиной тела до этого размера — самцы). Среди креветок с общей длиной 67 мм равновесие в соотношении полов возвращается, но затем самцы полностью исчезают.

У самок *S. septemcarinata* нами отмечено несколько групп, различающихся не только размерами, но и стадией репродуктивного цикла, на которой эти особи находятся, в т.ч. наличием или отсутствием яиц на плеоподах (рис. 1*B*).

Первая группа (193 экз.): самки с общей длиной тела от 32 до 84 мм. Они характеризуются, во-первых, тем что их гонады находятся на II стадии зрелости и что они не имеют яиц на плеоподах. Во-вторых, кривая их размерного состава бимодальна (моды 42 и 52 мм) и имеет “хвостик” из девяти особей с общей длиной от 60 до 82 мм (рис. 1*B*1). В первой “подгруппе” неполовозрелые самки имеют общую длину тела 31–49 мм

(61 экз.), так же как и самцы, видимо, тоже неполовозрелые. Максимальная длина самок этой группы совпадает с минимальными размерами самок, тоже без яиц на плеоподах, но имеющих гонады на стадиях III–IV. Для этого они должны были перелинять и спариться. Следовательно, самцы второй группы (общая длина тела 47–49 мм) — уже зрелые особи.

Самки из первой группы — явно нагульные особи. Стоит также отметить, что самые мелко-размерные особи из первой группы (до 44 мм), вероятно, имеют гонады на I стадии зрелости. Но определить это точно визуально не представляется возможным. Поэтому самки этих размеров оказались объединены с самками, имеющими гонады на II стадии зрелости.

Вторая группа самок (38 экз.) имела общую длину тела от 45 до 91 мм и модальную длину 52 мм. Они тоже не имели яиц на плеоподах, но

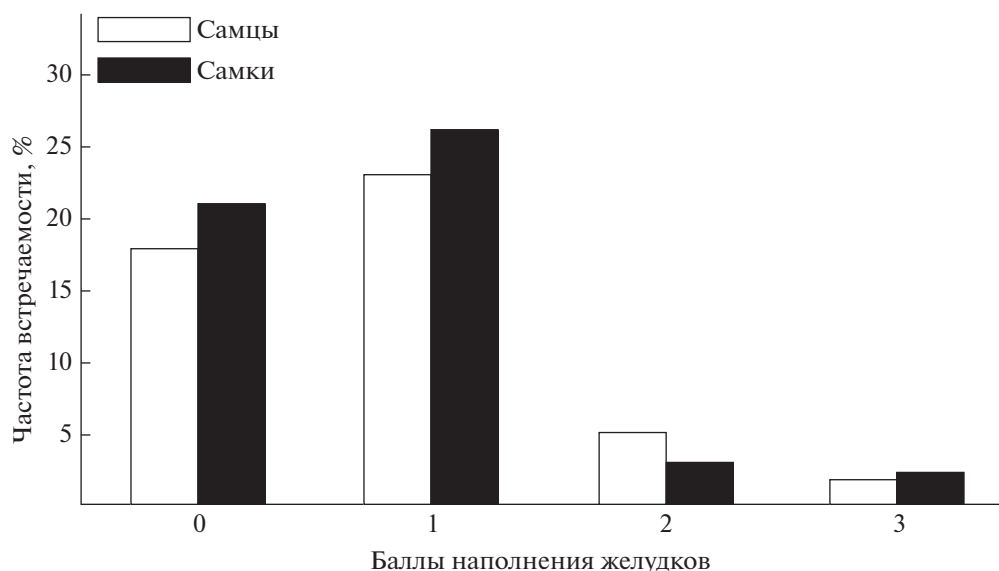


Рис. 2. Степень наполнения желудков у самцов и самок креветки *S. septemcarinata*.

яичники у них были более развитыми, т.е. это были особи, готовящиеся к нересту. Среди них 14 креветок (36,8%) имели стадию зрелости гонад III, а 24 креветки (73,2%) IV стадию зрелости (рис. 1B2).

Третья группа самок (37 экз.) имела общую длину тела от 50 до 89 мм (рис. 1B3) и моду 77 мм. На плеоподах у них яйца так же отсутствовали, но гонада находилась на V стадии, т.е. эти креветки были готовы к нересту.

Наконец, четвертая группа самок (47 экз.) имеет диапазон размеров тела от 66 до 103 мм (рис. 1B4) и две моды (77 и 92 мм). Самки несут на плеоподах яйца. Большинство из этих самок только что или недавно эти яйца отложили (1–2 стадии эмбрионального развития) и, соответственно, имеют гонады на II стадии зрелости.

На диаграмме C (рис. 1B) видны четыре группировки самок: нагульные с преобладанием особей с созревающими гонадами и преднерестовые особи. На диаграмме D (рис. 1B) отражены только яйценосные самки. Можно выделить две группы: с яйцами на первой (47 экз.) и яйцами на второй (5 экз.) стадии эмбрионального развития. Следовательно, во время сбора материалов в августе–сентябре 2016 г. в западной части моря Лаптевых, Хатангском заливе и Карском море происходил нерест *S. septemcarinata*.

Интенсивность питания

Более чем у половины креветок (61.5%) в желудках была пища, но их интенсивность питания оказалась довольно низкой, т.к. почти у полови-

ны креветок (47.8%) пищи в желудке было очень мало (балл наполнения 1) а полных желудков было всего 34 (5.7%). Соотношение креветок обоих полов с пищей в желудках почти одинаково (с небольшим перевесом у самок) (рис. 2). Среди самок (рис. 3) активнее всего питаются нагульные особи (с гонадами на II стадии зрелости гонад). Вероятно, потому, что они находятся в преднерестовом состоянии. Креветки, имеющие гонады на III–V стадиях зрелости, питаются почти одинаково плохо, причем у креветок с гонадами на V стадии зрелости пищи больше (хотя и незначительно), чем у других особей. Возможно, это эффект подготовки креветок к линьке, спариванию и откладке яиц на плеоподы.

Общая характеристика объектов питания

Содержимое желудков – компоненты питания – можно разделить на четыре основные группы: неорганическая часть (песок и “субстрат”), детрит, неопределенные остатки и пищевые объекты. Детрит – это мертвое органическое вещество неразложившихся частиц растительных и животных организмов или их выделений, взвешенных в воде или осевших на дно водоема (Буруковский, 2017). Неопределенными остаткам мы называем животные или растительные объекты, которые сильно разрушены и определение которых до рода не возможно (Буруковский, 2017).

Детрит присутствует в виде рыхлой массы от сероватого до черного цвета практически в каждом желудке креветки.

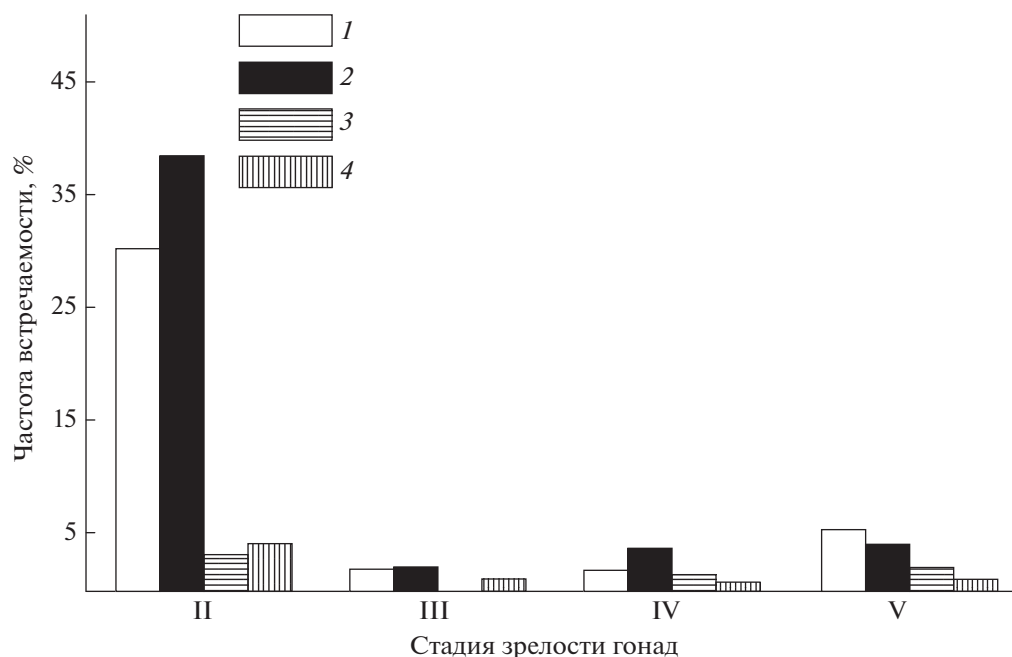


Рис. 3. Степень наполнения желудков у самок креветок *S. septemcarinata* в зависимости от стадии зрелости гонад: 1 – балл наполнения желудка 0, 2 – балл наполнения желудка 1, 3 – балл наполнения желудка 2, 4 – балл наполнения желудка 3.

Детриту сопутствует песок, встречающийся в половине желудков (частота встречаемости 50.3%). Возможно, он захватывается креветкой вместе с детритом и служит жерновом желудка мельницы, как у креветки *Crangon crangon* (Буруковский, Трунова, 2007) которая относится к тому же семейству, что и исследованный нами вид. Песчинки имеют размеры от 0.07 до 0.3 мм, т.е. по Петелину (1967) – мелкие относятся к разряду мелкоалевритных илов, а крупные – мелких и средних песков.

Кроме них, в желудках присутствовала еще более мелкая фракция, почти не измеряемая с помощью окуляр-микрометра МБС–10. Эта фракция хорошо выделяется тем, что быстро оседает на дно чашки Петри, образуя тончайшую пленку. По Петелину (1967) эту фракцию можно отнести к пелитам, т.е. к глинистым илам. Оседание этой фракции на дно чашки позволяло отличить ее от детрита в пищевых комках полных желудков.

Находящиеся на втором и третьем месте кумовые раки и полихеты встречаются практически в каждом втором и третьем желудках. Среди кумовых преобладали представители рода *Diastylus*, а среди полихет – представители семейств Nereidae (эврантные формы с размерами щетинок от 0.34 до 1.2 мм) и Maldanidae, при этом один раз были обнаружены – представители семейства Pectinariidae (*Pectinaria hyperborea* седентарные, трубкоживущие полихеты). Среди амфипод попадались

в основном представители подотряда Gammaridea и реже Caprellidea. Все они относятся к бентосным формам (Яшнов, 1948).

Амфиподы, как и прочие пищевые объекты, вероятно, редкие. Среди других пищевых объектов присутствовали также: капли жира, скелетные остатки *Ophiura* размером 2.5 мм, фораминиферы *Haplophragmoides canariensis* (0.2–0.3 мм) *Spirolectammina bififormis* (0.14 мм), *Elphidium arcticum* (0.35–0.5 мм), а также растительные остатки и кладка гастропод. Створки *Bivalvia* размером 1 мм, предположительно, относятся к виду *Nucula tenuis*. Кроме того, попадались Ostracoda, Copepoda (Calanoida), фрагменты колонии *Sertularia* (Cnidaria), Nematoda, а также неопределенные остатки.

Частота встречаемости

На первом месте по частоте встречаемости (92,2%) находится детрит, обнаруженный почти в каждом желудке. На втором и третьем местах – кумовые раки и полихеты, попадающиеся практически в каждом третьем и четвертом желудках (частота встречаемости соответственно 37.7 и 23.9%).

Песок отмечен у половины исследованных креветок, его частота встречаемости 50.3%.

Остальные объекты встречаются очень редко. Из них стоит выделить капли жира и амфипод, имеющих частоту встречаемости 4.3 и 4.1%, а также объекты, которые не поддаются идентифика-

Таблица 2. Суммарный состав пищи креветки *S. septemcarinata* из трех регионов

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Индекс доминирования, %
Детрит	92.2	39.7	40.6
Cumacea	37.7	23.6	25.0
Polychaeta	23.9	22.6	21.8
Капли жира	4.3	—	—
Amphipoda	4.1	4.7	6.2
Ophiura	2.7	—	—
Foraminifera	2.4	—	—
Растительный остаток	0.8	—	—
Кладка гастропод	0.8	—	—
Bivalvia	0.5	—	—
Ostracoda	0.3	—	—
Copepoda (Calanoida)	0.3	—	—
Sertularia (Cnidaria)	0.3	—	—
Nematoda	0.3	—	—
Моллюск	0.3	—	—
Неопределенные остатки	5.4	—	—
Песок	50.3	5	3.2
Глинистый ил	1.4	4.4	3.2
Объем материала, экз.	368	34	—
Коэффициент Фроермана	1.78	—	Индекс Тарвердиевой: 94.1%

ции (неопределенные остатки: 5.4%). Их можно считать случайными (табл. 2).

Виртуальный пищевой комок

Чуть больше трети объема виртуального пищевого комка составляет детрит (39.7%), на втором и третьем местах по частоте встречаемости — высшие раки (кумовые и амфиподы, вместе около 30%) и полихеты (22.6% соответственно). Три этих объекта питания занимают около 90% объема виртуального пищевого комка и служат главной пищей креветки *S. septemcarinata* в море Лаптевых. Остальную часть объема пищевого комка занимает песок (5%) который в полных желудках составлял очень малую часть пищевого комка, а также глинистый ил (4.4% объема виртуального пищевого комка). Песок сопутствовал остаткам полихет и, видимо, креветка захватывала его случайно в процессе питания. Это пример так называемого “неаккуратного питания”. Может быть песок попал в желудок вместе с содержимым пищи полихет. Но, к сожалению, это невозможно проверить, т.к. из данного региона полихеты для исследования питания отсутствуют.

Суммарный индекс доминирования (индекс Тарвердиевой) равен 94.1%. Следовательно, по-

чти в каждом полном желудке доминировал какой-то один из пищевых объектов. При этом ни один из пищевых объектов по отдельности не доминирует в желудках. У детрита индекс доминирования — 40.6%, у кумовых и полихет — 25 и 21.8% соответственно, у амфипод 6.2% (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши материалы собраны в двух морях России и в заливе, прилегающем к одному из этих морей. Во время сбора материала в море Лаптевых день и ночь уже четко сменяли друг друга (полярный день уже закончился). Поскольку работы велись в дневное время, низкую интенсивность питания креветок можно объяснить тем, что они ведут преимущественно ночной образ жизни. Кроме того — с момента выборки трала и до фиксации материала проходило относительно много времени (от 30 до 60 мин). Это тоже могло исказить данные по интенсивности питания креветок, т.к. процесс переваривания пищи в желудках в этот период продолжался.

S. septemcarinata в связи с потеплением Арктики стал доступным для исследования и оказался одним из самых массовых видов креветок данного региона (Гуков, 2013), однако уровень его изу-

ченности остался совершенно недостаточным. Большая часть работ содержит описания морфологии и распространения данного вида. Что касается питания, то нет работ с большим объемом материала или же этот вопрос вовсе не рассматривается.

Есть следующие работы, в которых этот вид упоминается или же описывается. Так, по данным Williams (1984) изучаемый нами вид и *Sclerocrangon boreas* являются единственными десятиногими, способными жить на мягком грунте вблизи ледников в Арктике. Нерест проходит с июля по сентябрь, а в некоторых районах по октябрь, причем у разных популяций в разное время. Данный вид хорошо приспособился к суровым северным условиям, и нерест, вероятно, проходит в благоприятное время два или три раза в течение сезона. Что касается питания, то количество особей, использованных для анализа, неизвестно. Креветки были взяты из желудка белухи в юго-восточной части Гудзонова залива. Содержимое желудка состояло из фитобентоса и детрита, полихет, ракообразных, включая эукарид и амфипод, фораминифер с некоторыми изменениями пропорций в разных областях. В своей работе Соколов (2001) — пишет, что креветки размножаются один раз в год. Количество яиц на плеоподах — около 241 шт. В разных районах креветки созревают при длине карапакса от 10 до 15 мм. Их продолжительность жизни составляет 2 или 3 года.

Модальные размеры самцов совпадают с первыми двумя модальными размерами самок. Вероятно, длительность жизни самок составляет 3–4, самцов — 2–3 года.

Можно констатировать, что трижды в онтогенезе количество самцов и самок сравнивается между собой. Дважды, напротив, количество самцов и самок отклоняется от равновесного состояния, тем самым демонстрируя хорошо выраженную онтогенетическую изменчивость (рис. 1А). Возможно, это свидетельствует о поведенческих особенностях онтогенеза креветок, связанных с особенностями репродуктивного цикла *S. septemcarinata*.

В имеющейся у нас выборке креветок присутствуют самки на всех этапах репродуктивного цикла: от нагульных до отнерестившихся и готовящихся к следующему нересту. Это свидетельствует об очень растянутом нересте. Форма яиц округлая. Количество яиц на плеоподах — от 120 до 320 экз., а размеры яиц от 1 до 1.9 мм.

Число пищевых объектов у креветок из моря Лаптевых больше, чем из Карского моря и Хатангского залива. В море Лаптевых мы исследовали 322 желудка с пищей, в Карском море — 37, а в

Хатангском заливе — 9 (табл. 3). Это, вероятно, связано с разницей в объеме материала, поэтому мы используем для сравнения только основные компоненты пищи. Для этого были взяты такие компоненты питания, как детрит, *Polychaeta*, неопределенные остатки и песок, т.е. те, которые были встречены хотя бы в двух районах.

Частота встречаемости детрита примерно одинакова в Карском море и Хатангском заливе (100%) т.е. он встречался в каждом желудке, а в море Лаптевых — почти в каждом 95.6%. *Polychaeta* встречаются в желудках у креветок в море Лаптевых и в Карском море с частотой 25.5 и 16.2%, неопределенные остатки — с частотой 5.9 и 2.7% соответственно. В Хатангском заливе данные объекты в желудках не найдены. Песок в желудках креветок в Карском море имеет частоту встречаемости 5.4%, а в море Лаптевых и Хатангском заливе — 56.2 и 22.2% соответственно. Можно предположить, что в этих районах креветка обитает на более жестких грунтах. К сожалению, информация о грунтах с точки вылова отсутствует (табл. 3).

Доля детрита в виртуальном пищевом комке из Карского моря почти в два раза больше, чем из моря Лаптевых (70 и 36.7%) а доля *Polychaeta* в виртуальном пищевом комке — 30 и 21.9% (табл. 3).

Индекс доминирования также указывает на преобладание детрита и *Polychaeta* в пищевом комке креветок из Карского моря, по сравнению с пищевым комком креветок из моря Лаптевых. В Карском море индекс доминирования детрита 66.7%, *Polychaeta* 33.3%, в то время как в море Лаптевых 37.9% для детрита и 20.7% для *Polychaeta* (табл. 3).

Частота встречаемости, доля в виртуальном пищевом комке и индекс доминирования свидетельствуют о том, что в двух местах сбора (Карское море и море Лаптевых) присутствуют два основных объекта питания: детрит и *Polychaeta*. А у креветок из моря Лаптевых — и *Sumacea*.

Можно сказать, что для пищевого поведения изучаемой нами креветки характерны элементы нападающего хищника и детритофага (Буруковский, 2017). Коэффициент Фроермана близок к двум у пасущихся хищников, т.е. в желудке находятся в среднем два объекта питания, тогда как у *S. septemcarinata* этот показатель равен 1.78. Но в нашем случае это ближе к поведению нападающего хищника (Буруковский, 2017). Это подтверждается небольшим количеством доминирующих объектов питания. У *S. septemcarinata* такими объектами были детрит, кумовые раки и полихеты, а остальные объекты, найденные в желудках, относились к редким. Частота встречаемости детрита 92.2, кумовых раков 37.7, полихет 23.9%. Кроме

Таблица 3. Состав пищи креветки *S. serrtescapinata* из Карского моря, Моря Лаптевых и Хатангского залива

Объекты питания	Частота встречаемости, %			Доля в виртуальном пищевом комке, %			Индекс доминирования, %		
	Карское море	Море Лаптевых	Хатангский залив	Карское море	Море Лаптевых	Хатангский залив	Карское море	Море Лаптевых	Хатангский залив
Детрит	100	95.6	100	70	36.7	—	66.7	37.9	—
Cumacea	—	43.2	—	—	25.9	—	—	27.6	—
Polychaeta	16.2	25.5	—	30	21.9	—	33.3	20.7	—
Капли жира	—	5	—	—	—	—	—	—	—
Amphipoda	—	4.6	—	—	5.2	—	—	6.9	—
Ophiura	—	3.1	—	—	—	—	—	—	—
Foraminifera	—	2.8	—	—	—	—	—	—	—
Растительный остаток	—	0.9	—	—	—	—	—	—	—
Кладка гастропод	—	0.9	—	—	—	—	—	—	—
Pectinaria hyperborea	—	0.6	—	—	—	—	—	—	—
Bivalvia	—	0.6	—	—	—	—	—	—	—
Ostracoda	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Copepoda (Calanoida)	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Sertularia (Cnidaria)	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Nematoda	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Молюск	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Неопределенные остатки	2.7	5.9	—	—	—	—	—	—	—
Песок	5.4	56.2	22.2	—	5.5	—	—	3.5	—
Глинистый ил	—	1.5	—	—	4.8	—	—	3.3	—
Объем материала, экз.	37	322	9	3	31	—	—	—	—
Коэффициент Фроермана	1.2	1.86	1	—	—	—	—	—	—

того, частота встречаемости песка составила 50.3%. Это может говорить о том, что креветки обитают на илисто–песчаных грунтах, а песок у креветок семейства Crangonidae может служить частью желудочной мельницы, помогающей обработке пищи.

Исходя из вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

Продолжительность жизни самок *S. septemcarinata* составляет 3–4, а самцов – 2–3 года.

У креветки *S. septemcarinata* хорошо выражена онтогенетическая изменчивость, т.к. трижды в онтогенезе количество самцов и самок сравнивается между собой и дважды, напротив, отношение резко отклоняется от равновесного состояния.

Во время сбора материалов в августе–сентябре 2016 г. в западной части моря Лаптевых, Хатангском заливе и Карском море происходил нерест *S. septemcarinata*. В имеющейся у нас выборке креветок присутствуют самки на всех этапах репродуктивного цикла: от нагульных до отнерестившихся и готовящихся к следующему нересту. Это свидетельствует об очень растянутом нересте. Количество яиц на плеоподах – от 120 до 320 экз. Размеры яиц находятся в пределах от 1 до 1.9 мм.

Можно констатировать, что *S. septemcarinata* по способу питания совмещает в себе элементы нападающего хищника и детритофага. В море Лаптевых, Хатангском заливе и Карском море в летнеосенний период 2016 г. креветка питается преимущественно детритом, высшими раками (кумовыми и амфиподами), эррантными и живущими в трубках седентарными полихетами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность А.А. Гусеву, В.Л. Сёмину, М.И. Симакову и Г.Д. Колбасовой за помощь в сборе материала и информации для статьи. В особенности Р.Н. Буруковскому, читавшему рукопись и сделавшему ряд существенных замечаний. Также, пользуясь случаем, выражаю большую благодарность “Зоологическому журналу”, рецензентам и А.В. Чесунову.

Работа выполнена в рамках (1) инициативно-поисковых (фундаментальной и прикладной) научно-исследовательских работ кафедры Водные биоресурсы и аквакультуры по теме: “Эколого-фаунистическая характеристика гидробионтов из водоемов Калининградской области и некоторых районов Мирового океана” Рег.№ 13.13.036.2 и (2) инициативно-поисковых (фундаментальной и прикладной) научно-исследовательских работ Научно-образовательного центра им. профессора Н.С. Гаевской по теме: “Систематика, зоогеография и экология ракообразных Мирового океана” Рег. № 13.13.029.2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буруковский Р.Н., 1992. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: ВНИРО. С. 77–84.
- Буруковский Р.Н., 2009. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград: Издательство ФГОУ ВПО “КГТУ”. 408 с.
- Буруковский Р.Н., 2010. Зоология беспозвоночных. СПб.: Проспект науки. 960 с.
- Буруковский Р.Н., 2017. Креветки западноафриканских вод (географическое распространение, закономерности горизонтального и вертикального распределения, жизненные формы и экологическая структура таксонов). СПб.: Проспект науки. 512 с.
- Буруковский Р.Н., 2022. Креветки: состав пищи и пищевые взаимоотношения. СПб.: Проспект науки. 567 с.
- Буруковский Р.Н., Трунова А.В., 2007. О питании креветки *Crangon crangon* (Decapoda, Crangonidae) в Кандакшском заливе Белого моря в июле и сентябре 2004 года // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли (биология и промысел). К 70-летию со дня рождения Иванова Б.Г. Т. 147. С. 181–203.
- Гуков А.Ю., 2013. Экология донных биоценозов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского. Дис. ... докт. биол. наук. Якутск: Федеральное государственное бюджетное учреждение “Государственный природный заповедник “Усть-Ленский””. 417 с.
- Кузнецов В.В., 1964. Биология массовых видов ракообразных Баренцева и Белого морей. Акад. наук СССР. Зоол. ин-т. Москва; Ленинград: Наука. [Ленингр. отд-ние]. 242 с.
- Марин И.Н., 2013. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 145 с.
- Петелин В.П., 1967. Гранулометрический анализ морских донных осадков. М.: Наука. 128 с.
- Соколов В.И., 2001. Десятиногие ракообразные (Crustacea Decapoda) евразийских морей полярного бассейна. М.: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии ВНИРО. 344 с.
- Яинов В.А., 1948. Тип Arthropoda, отряд Ostracoda, Co-repoda. Cumacea, Isopoda, Amphipoda, Decapoda // Определитель фауны и флоры северных морей СССР / под ред. Н.С. Гаевской. М.: Советская наука. 737 с.
- Cartes J.E., Sarda F., 1989. Feeding ecology of the deep-water aristeid crustacean *Aristeus antennatus* // Marine Ecology Progress Series. V. 54. P. 229–238.
- Williams A.B., 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian institution press, Washington, D.C. 550 p.

**BIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND FOOD COMPOSITION
OF THE SHRIMP, *SABINEA SEPTEMCARINATA* (SABINE 1824)
(CRUSTACEA, CRANGONIDAE) FROM THE SHELF OF THE KARA
AND LAPTEV SEAS**

K. A. Kobiakov*

Kaliningrad Technical Institute, Kaliningrad, 236022 Russia

**e-mail: kir.321@mail.ru*

The size and sex structure, the dependence of the state of the gonads of females on the size of the individual, and the composition of the food of the shrimp, *Sabinea septemcarinata* (Sabine 1824) (Crustacea, Crangonidae) from the Laptev Sea, the Khatanga Bay and the Kara Sea are described (598 individuals: 230 of them had empty stomachs, 368 contained food in their stomachs, and 34 had them full). The shrimps were collected in August–September 2016. The total body length of the shrimps examined varied from 31 to 103 mm: 32–103 mm in females and 31–74 mm in males. The lifespan seems to last 3–4 years in females, vs 2–3 years in males. Based on the condition of the gonads of the females, the time of material collection coincided with spawning. Among the females there are individuals at all stages of the reproductive cycle: feeding, spawning and preparing for the next spawning. This indicates extended population spawning. *Sabinea septemcarinata* belongs to the life form of burrowing shrimp. According to the frequency of occurrence in the stomachs, detritus takes the first place (92.2%). The second and third places are taken up by cumin crayfish and sedentary polychaetes, which occur in almost every second and third stomach (frequency of occurrence 37.7 and 23.9%, respectively). Sand shows a frequency of occurrence of 50.3%. In the virtual food lump, a little more than a third of its volume is taken up by detritus (39.7%), followed by cumin crayfish and polychaetes that take second and third places (23.6 and 22.6%, respectively). Consequently, *S. septemcarinata* feed on infauna. Thus, *S. septemcarinata* are characterized by elements of an attacking predator and a detritophage.

Keywords: decapod crustaceans, reproductive biology, trophology, detritus, cumin crayfish, polychaetes, Arctic seas