

Состав пищи у креветки *Alpheus lobidens* (Decapoda: Crustacea: Alpheidae) с литорали Оманского моря

Р.Н. Буруковский¹, З. Ансари², А. Махсудлю³

¹ Калининградский государственный технический университет, Калининград 236022, Россия. E-mail: burukovsky@klgtu.ru

² Young Researchers and Elite Club, Lahijan Branch, Islamic Azad University, Lahijan, Iran. E-mail: zeinab6228@gmail.com

³ Iranian National Institute for Oceanography and Atmospheric Science, No.3, Etemad Zadeh St., Fatemi Ave., Tehran, IR. Iran. E-mail: Wahab@inio.ac.ir

РЕЗЮМЕ: *Alpheus lobidens* De Naan, 1849 пантропический индо-востпацифический вид, проникший в Средиземное море (Лессепсовский мигрант). Креветки собраны в Оманском море во время отлива на илисто-песчаной литорали с гравием и мелкими валунами, под которыми они скрывались. Исследованы 872 особи с общей длиной тела 11–59 мм. У 861 креветки в желудках была пища, а 602 желудка были полными. Креветки преимущественно питались детритом (28,1–54,9%), гифами грибов (23,7–47,3%), высшими растениями (1,9–20,0%), и мертвыми высшими ракообразными (4,5–11,0% от объема пищевого комка). В желудках регулярно встречались от одного до восьми яиц седентарных полихет. С увеличением размеров тела доля детрита уменьшалась, доля высших растений увеличивалась и в 5 раз возрастала частота встречаемости яиц полихет. По всем параметрам, характеризующим питание, *A. lobidens* является облигатным детритофагом, микромикофагом и растительноядным. В качестве попутной пищи может использовать трупы животных и яйца седентарной полихеты. По предпочтению основные объекты питания можно расположить по убывающей: высшие растения, гифы грибов и детрит. Талломы водорослей, остатки высших ракообразных, представители типа Cnidaria, вероятней всего спорадически доступные для креветки источники пищи. *Alpheus lobidens* может выступать в роли санитара литорали.

Как цитировать эту статью: Burukovsky R.N., Ansari Z., Maghsoodlou A. 2018. The food composition of the shrimp *Alpheus lobidens* (Decapoda: Crustacea: Alpheidae) (Oman Sea) // Invert. Zool. Vol.15. No.4. P.383–401. doi: 10.15298/invertzool.15.4.07

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: *Alpheus lobidens*, Оманское море, состав пищи, частота встречаемости, детрит, гифы грибов, яйца полихет.

The food composition of the shrimp *Alpheus lobidens* (Decapoda: Crustacea: Alpheidae) (Oman Sea)

R.N. Burukovsky¹, Z. Ansari², A. Maghsoodlou³

¹ Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad 236022, Russia. E-mail: burukovsky@klgtu.ru

² Young Researchers and Elite Club, Lahijan Branch, Islamic Azad University, Lahijan, Iran. E-mail: zeinab6228@gmail.com

³ Iranian National Institute for Oceanography and Atmospheric Science, No.3, Etemad Zadeh St., Fatemi Ave., Tehran, IR. Iran. E-mail: Wahab@inio.ac.ir

ABSTRACT: *Alpheus lobidens* De Haan, 1849 is a pantropical Indo–West Pacific shrimp species, which invaded into the Mediterranean Sea as Lessepsian migrant. The shrimps (a total of 872 specimens 11–59 mm long) were collected in the Oman Sea during the low tide. The stomachs of 861 shrimps contained food, 602 of stomachs were full. Shrimps feed mainly on detritus (28.1–54.9%), fungi (23.7–47.3%), plants (1.9–20.0%), and dead crustaceans (4.5–11.0% of the stomach content). Eggs of polychaetes were also common in the stomachs. Larger shrimps had lesser share of detritus in the stomachs, while the proportion of plants and polychaete eggs increased. The data show that *A. lobidens* is an obligatory detritofagous, micromycetofagous and herbivorous species. Dead animals and polychaete eggs may be an additional source of food. Algae, dead crustaceans and cnidarians most likely are available for shrimp only sporadically. *A. lobidens* may thus be considered as a sanitary species of the littoral zone.

How to cite this paper: Burukovsky R.N., Ansari Z., Maghsoodlou A. 2018. The food composition of the shrimp *Alpheus lobidens* (Decapoda: Crustacea: Alpheidae) (Oman Sea) // Invert. Zool. Vol.15. No.4. P.383–401. doi: 10.15298/invertzool.15.4.07

KEY WORDS: *Alpheus lobidens*, the Sea of Oman, food composition, frequency of occurrence, detritus, hyphae of fungi, eggs of polychaetes.

Введение

Семейство Alpheidae Rafinesque, 1815 по количеству видов занимает второе место среди креветок. Не менее разнообразны креветки этой группы экологически. Род *Alpheus* Fabricius, 1798 в этом семействе — самый богатый (около 300 видов). Он делит среди креветок первое и второе места с родом *Caridina* H.Milne-Edwards, 1837 (Atyidae) (Anker, Dworschak, 2007; De Grave, Fransen, 2011). В водах Ирана в настоящее время известны девять видов этого семейства, пять из которых — из рода *Alpheus* Fabricius, 1798 (Naderloo *et al.*, 2015). *Alpheus lobidens* De Haan, 1849, объект нашего исследования, один из широко распространенных видов рода. Для него характерен типичный индо-восточно-тихоокеанский ареал. Он встречается от берегов Восточной Африки до Японии, Филиппин, Тайваня, восточной Австралии, овов Лорд-Хау и Норфолк. Вид входит в число Лессепсовских мигрантов, так как был обнаружен в конце пятидесятых годов прошлого века в Средиземном море в южном Тунисе. Сегодня он известен и в Эгейском море, а также у побережий Турции, Сирии и у берегов Израйля. Широко распространен в

Персидском заливе и на литорали Оманского моря (Barnard, 1950; Banner, Banner, 1974, 1981, 1982, 1983; Chace, 1988; Jeng, Chang, 1988; Corfield, Alexander, 1995; Nomura *et al.*, 1996; Anker, 2001; Galil, 2007; Hasan *et al.*, 2008; Scheibani, 2008; Hosseini, 2009; Naderloo, Türkay, 2012; Bakir *et al.*, 2015)

Alpheus lobidens — типичный обитатель литорали. В водах Ирана (провинции Хормозган, Бушер и Хузестан: Персидский залив и Оманское море) он встречается на илистых и каменисто-гравийных литоральных, а также в эстуариях рек и манграх (Naderloo, Türkay, 2012; Jahanpanah, Savari, 2013, наши данные).

Общая слабая изученность биологии *Alpheus lobidens* выглядит контрастно на фоне его широкого распространения. И действительно: до нашей работы состав пищи данного вида был описан по результатам исследования всего 30 желудков, среди которых далеко не все были полными, с литорали северо-восточной Австралии (Corfield, Alexander, 1995).

Цель нашей работы — описание у *Alpheus lobidens* с литорали Оманского моря (Иран) не только состава пищи, но и его сезонной и онтогенетической динамик.

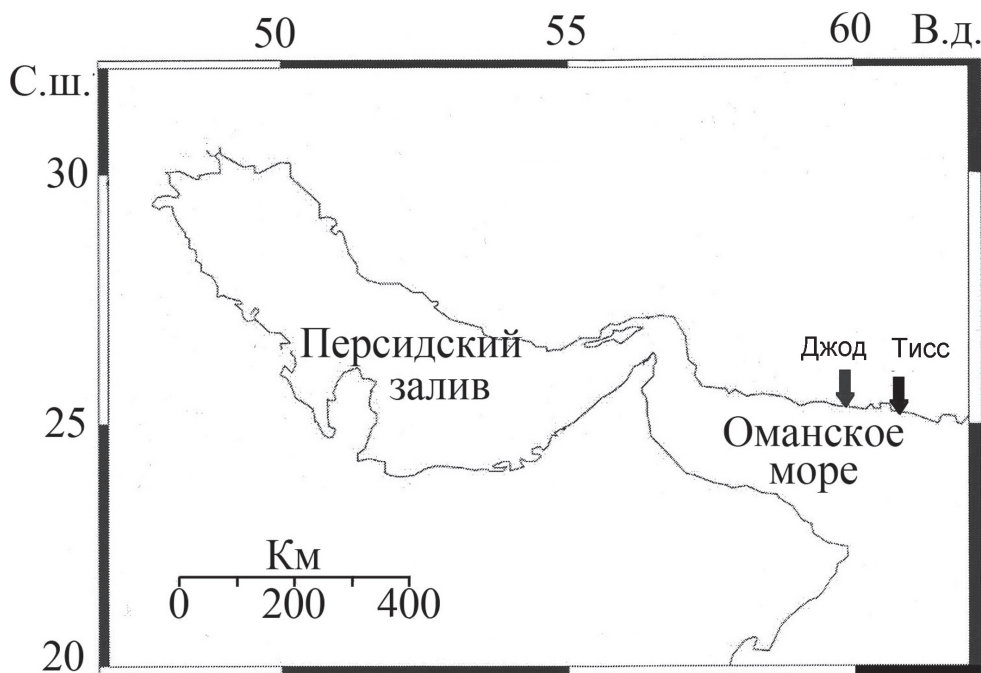


Рис. 1. Места сбора креветок (отмечены стрелками).

Fig. 1. Sampling sites (marked by arrows).

Материал и методы

Сбор материала проводился в 2014–2016 гг. в приливно-отливной зоне Оманского моря вблизи города Чехбахар (Иран), материал собирали на двух станциях: Джод (Djod) ($25^{\circ}26'58''$ с.ш., $59^{\circ}30'28''$ в.д) и Тисс (Tiss) ($25^{\circ}21'10''$ с.ш., $60^{\circ}36'08''$ в.д.). Расстояние между станциями 110 км (рис. 1).

Общий объем собранного материала — 872 креветки. Из них на станции Джод 26.08.2014 года были собраны 311 креветок, а на станции Тисс 28.08.2014 г. — 209 креветок. Кроме того, в 2015 г. здесь же с апреля по сентябрь и в ноябре были проведены ежемесячные (в промежутке 27–29 числа каждого месяца) сборы креветок. Наибольшее число креветок было собрано в апреле (71 экз.), наименьшее (из-за шторма) — в ноябре (34 экз.). В остальные месяцы число собираемых креветок варьировало от 45 до 52 экз. Всего в 2015 г. было собрано 352

особи. Из общего числа собранных креветок пища была обнаружена в 861 желудке, а 602 желудка были полными.

Креветки были собраны во время максимума низкой воды на каменистой литорали среди валунов и гальки. Для отлова креветок раскапывали лопатой и руками грунт песчано-илистых и илисто-песчаных островков галечно-валунного поля литорали, или же вручную удаляли крупные валуны и гальку, освобождая участок с мелкими фракциями субстрата. Яма заполнялась водой, и в ней, вручную, отлавливали креветок, которых затем фиксировали в 4%-ном нейтральном растворе формалина.

Биологический анализ креветок производили в лабораторных условиях. За размеры тела принята общая длина тела, измеренная от конца рострума до заднего края тельсона вдоль спинной стороны. Креветок измеряли с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10 с точностью до 0,1 мм.

При исследовании содержимого желудков была использована методика Буруковского (2009) [Burukovsky, 2009] с дополнениями, обусловленными особенностями объекта исследования. В частности, для определения наполнения желудка была использована не четырехбальная, а трехбальная шкала:

0 — пища в желудке отсутствует.

1 — пища заполняет менее половины объема желудка;

3 — желудок заполнен на половину его объема и более.

Извлеченный из головогруды желудок помещали в чашку Петри и вскрывали препаровальными иглами. Прежде, чем исследовать состав пищи, определяли степень наполнения желудка пищей. После этого содержимое помещали в каплю воды и равномерно распределяли его препаровальными иглами. В неполных желудках определялся лишь состав съеденного. В полных желудках (благодаря этому минимизировалось влияние на соотношение пищевых объектов степени их переваривания), кроме этого, визуально оценивали долю основных объектов пищевого комка с точностью до 10%.

Весовой метод для определения соотношения пищевых объектов в полных желудках для креветок, тем более, таких малых размеров, как *A. lobidens*, неприменим. Масса тела у самых крупных особей этого вида не достигает 2 г. Кроме того, для всех креветок характерно сильное измельчение пищи околоротовыми придатками, из-за чего сортировка фрагментов отдельных пищевых объектов практически невыполнима.

Пищевые и не пищевые объекты во всех желудках с пищей, а также те из них, что в полных желудках составляли менее 10% от объема пищевого комка, просто перечислялись. По результатам этого подсчитывали частоту встречаемости (процент встреч данного компонента пищи от общего числа исследованных желудков с пищей) и рассчитывали коэффициент Фроермана (среднее количество пищевых объектов в желудке без учета песка и других несъедобных компонентов пищевого комка: Буруковский,

2009 [Burukovsky, 2009], Для этого суммировали все частоты встречаемости пищевых объектов и затем делили полученную сумму на 100.

По данным, полученным при анализе полных желудков, рассчитывали реконструированный усредненный (виртуальный) пищевой комок. Это означает, что мы определяли среднюю долю каждого компонента пищевого комка в его объеме, выраженного в процентах: Буруковский, 2009 [Burukovsky, 2009]) и частоту доминирования или Индекс Тарвердиевой (Тарвердиева, 1979 [Tarverdieva, 1979]). Последний показатель представляет собой частоту встречаемости полных желудков, в которых одна из жертв занимает 60% и более от объема пищевого комка. Все компоненты пищевого комка, поддающиеся подсчету и измерению, перечислялись и измерялись.

Под названием «компоненты пищевого комка» мы подразумеваем несъедобные объекты (песок, спикулы губок и т.п.), встречающиеся в желудках, в отличие от «пищевых объектов», т.е. остатков съеденных живыми и неживыми объектами, которые используются креветкой непосредственно в качестве пищи.

Идентификация таксономической принадлежности жертв по их остаткам, обычно производилась с точностью до класса или отряда (напр., Gastropoda или Harpacticoida), а иногда и до типа (напр., Cnidaria). Мы стремились определить таксономическую принадлежность жертвы как можно точнее, но это, как правило, было невозможно из-за чрезвычайно сильного измельчения пищи. К тому же для наших целей важнее выяснить принадлежность жертвы к определенной жизненной форме (пелагическая, донная, сидячая, зарывающаяся и т.п.). Размеры жертвы измеряли с помощью линейки окуляр-микрометра бинокулярной лупы. Поскольку измерить жертву целиком удается редко, мы использовали для этого те части тела (прежде всего скелетные элементы), которые поддаются измерению, и позволяют затем реконструировать размеры жертвы.

Характеристику содержимого желудков проводили в три этапа. (1) Описание самих остатков для оценки способа потребления пищи и ее состояния. (2) Характеристика частоты встречаемости пищевых объектов. (3) Характеристика объемных соотношений пищевых компонентов в полных желудках и реконструкция виртуального пищевого комка. Эти три группы данных дополняют друг друга.

Результаты

Интенсивность питания

Всего у 14 особей (1,3%) желудки были совершенно пусты. У креветок обоих полов абсолютно преобладают особи с полными желудками. И в 2014, и в 2015 гг. их доля практически совпадает (65,1 и 66,2%, соответственно (рис. 2). В 2015 г. на станции Тисс, где материал собирали ежемесячно с апреля по ноябрь, наполнение желудков заметно менялось от месяца к месяцу. Однако креветки с пустыми желудками встречались единично. Доля креветок с полными желудками варьировала от 90,5% в июле до 37,3% в августе, в остальные месяцы составляя 73,8–80,4%.

Общая характеристика состава пищи

Все встреченные в желудках *A. lobidens* компоненты пищевого комка, независимо от места и времени сбора, мы разбили на следующие группы: песчинки, детрит, остатки не животного происхождения, неопределимые остатки и фрагменты животных, чей таксономический статус можно определить хотя бы до класса (напр., Hydrozoa, Polychaeta) или отряда (напр., Nauphacitoida).

Под «песчинками» в данной работе мы понимаем любые неорганические остатки. Их можно разделить на две группы: кварцевые и карбонатные. И те, и другие имеют

преобладающие размеры 0,1–0,35 мм, то есть могут быть отнесены к мелким и средним пескам (Петелин, 1967 [Petelin, 1967]). Но среди них изредка попадались экземпляры крупнее чуть ли не в десять раз, приближаясь к категории мелкого гравия (Петелин, 1967 [Petelin, 1967]). В таких обломках карбонатного состава можно было опознать остатки мадрепоровых кораллов, но один раз попались характерные обломки коралла из семейства Tubiporidae. И те, и другие песчинки вместе встречались практически в каждом желудке, но кварцевые в два раза чаще карбонатных. Обычно песчинки попадались в ничтожных количествах, но порой занимали 10–20% (карбонатные) или 10–40% (кварцевые) от объема пищевого комка. Единично встречались желудки, в которых песчинки занимали 80–100% его объема. Оба типа песчинок вместе могли достигать почти четверти объема виртуального пищевого комка. Это свидетельствует о том, что они играют существенную роль в процессах питания или выполняют функцию желудочной мельницы, как, например, у креветки *Crangon crangon* (L., 1758) (Factor, 1989; Буруковский, Трунова, 2007 [Burukovsky, Trunova, 2007]). В дальнейшем мы не будем различать эти разновидности песчинок.

Детрит — сложный комплекс из мертвого органического вещества, взвешенного в толще воды или отлагающегося на дно водоема в виде частиц различного размера, и живущих на нем микроорганизмов (Буруковский, 2009 [Burukovsky, 2009]), представляет собой рыхлую бесструктурную массу, в падающем свете имеющую светло-серую окраску. Он очень хорошо визуальным образом различим в тех желудках, где доминирует. Это позволяет его идентифицировать и в других желудках, где он присутствует в небольших количествах, а он попадает почти в каждом.

Фораминиферы, встреченные в желудках (диаметр 0,25–1,75 мм), относились к донным формам и иногда были явно ожелезнены. Вероятно, это были раковины умер-

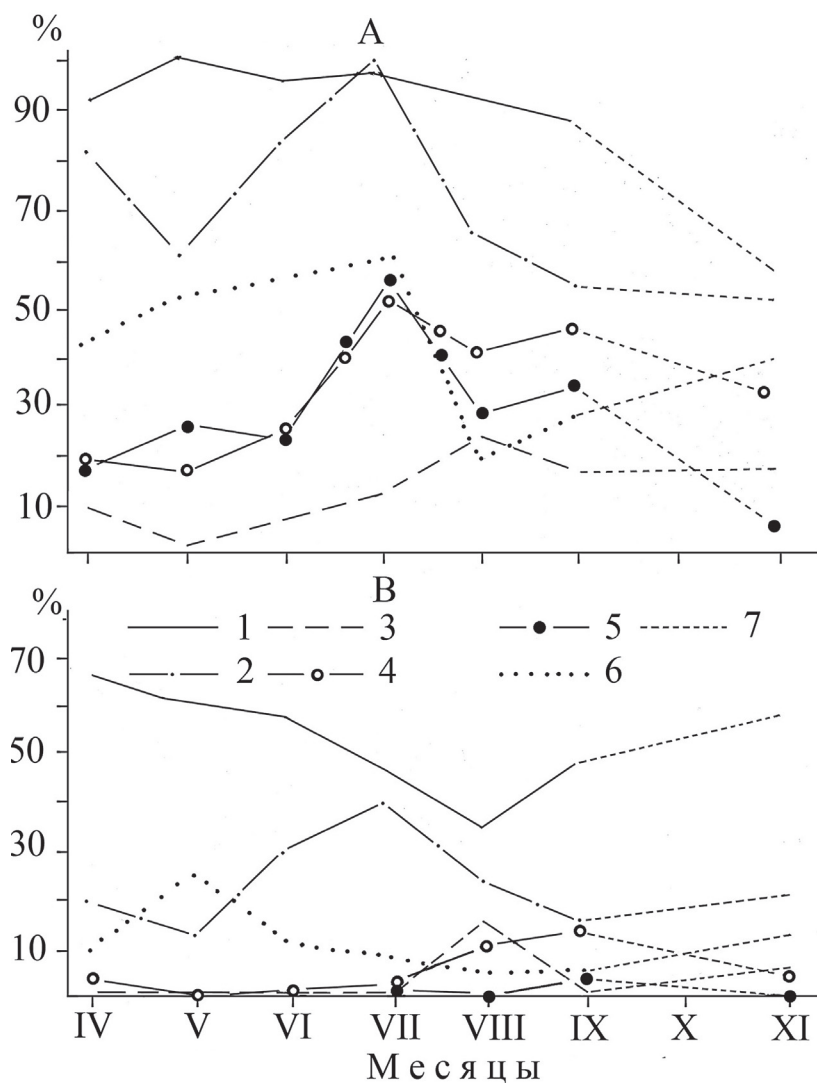


Рис. 2. Сезонная изменчивость состава пищи *Alpheus lobidens* на литорали Оманского моря. А — частота встречаемости; В — доля в объеме виртуального пищевого комка. 1 — детрит; 2 — высшие растения; 3 — гифы грибов; 4 — остатки высших ракообразных; 5 — яйца седентарных полихет; 6 — песчинки; 7 — экстраполяция через ноябрь, во время которого не было сбора данных.

Fig. 2. Seasonal variability of food composition of *Alpheus lobidens* in the littoral zone of the Oman Sea. A — frequency of occurrence; B — share in the virtual food lump. 1 — detritus; 2 — higher plants; 3 — hyphae of fungi; 4 — remains of higher crustaceans; 5 — eggs of sedentary polychaetes; 6 — sand; 7 — extrapolation via November when there are not collected data.

ших особей. Их можно считать частью песка.

Растительные остатки в желудках *A. lobidens* довольно разнообразны. Единственный раз попались мелкие обрывки каких-то

красных или бурых водорослей. Время от времени в желудках встречались нити явно растительного происхождения, сначала отнесенные нами к неопределимым остаткам. Но в некоторых желудках попадались не

отдельные нити, а их клубки, которые наполняли его почти целиком или полностью. Нам бросилось в глаза сходство этих клубков с отмершими талломами водоросли анфельция из Белого моря. Поскольку эта группа красных водорослей имеет всесветное распространение, мы отнесли эти клубки нитей явно растительного происхождения к отмершим талломами каких-то подобных водорослей. Не часто, но регулярно встречались обрывки нитчатых водорослей.

Наиболее обычны среди растительных остатков были высшие растения. Они хорошо идентифицируемы по характерному клеточному рисунку. Это были бесформенные обрывки длиной от 0,5 до 1–1,5 мм. Возможно, это обрывки листовых пластинок псидонии или близких ей форм.

Наконец, из других пищевых объектов не животного происхождения, в желудках *A. lobidens* встречались гифы грибов. Как правило, попадались обрывочки длиной до 0,5 мм, но встречались и фрагменты характерных ветвящихся комплексов. Они принадлежали к гифам одноклеточных грибов. Многоклеточные формы встречались очень редко.

Неопределенные остатки можно подразделить на две группы. К первой мы отнесли в принципе неопределимые для нас структуры и организмы. Например, студенистые шарообразные формы, полые внутри, диаметром 0,5–1 мм, вероятно, тоже растительного происхождения. Они встречались в желудках *A. lobidens* на станции Джод по 2–3 экземпляра, один раз — 7, заняв 70% объема пищевого комка. Дважды на станции Тисс в желудках у *A. lobidens* попадались бесформенные обрывки непонятного происхождения, битком набитые белыми в падающем свете мельчайшими частицами сферической формы. К прочим неопределенным остаткам мы отнесли обрывки тканей, не поддающихся идентификации. Как правило, они встречались в малых количествах (не более 10% объема пищевого комка).

К ним же сначала мы отнесли регулярно попадавшиеся обрывки хитина и щетинки,

явно принадлежавшие каким-то ракообразным. Однако вместе с ними время от времени встречались сидячие, а не стебельчатые, фасеточные глаза (возможно, амфипод), головогрудные конечности амфипод и креветок, но чаще всего дактилусы головогрудных ног, среди которых попадались «когти» переопод 4–5 длиной 1,5–3,5 мм. Их принадлежность к конкретным высшим ракам установить практически невозможно. Но параллельно, хотя и реже, встречались дактилусы клешнеобразных конечностей. Они принадлежали креветкам, крабам и ракам-кротам (*Upogebia* spp.?). Поэтому вся совокупность этих остатков (обрывки хитина, щетинки и определяемые скелетные остатки) нами объединена под общим условным названием «высшие ракообразные». Несколько раз попадались яйца креветок, которые явно принадлежали представителям рода *Alpheus*. Во всяком случае, они ничем не отличались от яиц на плеоподах исследуемых нами самок *A. lobidens*. Вероятно, это разновидность так называемого «тралового питания» (Нигматуллин, Топорова, 1982 [Nigmatullin, Торогова, 1982]; Буруковский, 2009 [Burukovsky, 2009]). В то же время среди многочисленных бесформенных обрывков хитина нами был обнаружен участок карапакса креветки с типичным фронтальным шипом, характерным для креветок-альфеид. Его длина была заметно меньше, чем у взрослых особей. Все это вместе взятое заставило нас предположить, что и этот фрагмент, и щетинки, и обрывки хитина, и более точно идентифицируемые остатки высших раков принадлежали мертвым особям, которые и были съедены. Косвенно это подтверждается единственными находками в желудке *A. lobidens* остатков насекомого, и очень характерной мандибулы ювенильной особи глубоководной креветки *Acanthephyra* sp., которая только в мертвом виде могла попасть в приливную зону в период усиления апвеллинга, а отсюда — в желудок альфеуса.

Из других групп ракообразных очень редко встречались отдельные сегменты метасомы веслоногих раков из отряда Harpacticoida.

Единственный раз попался целый рачок длиной 0,5 мм.

Двустворчатые и брюхоногие моллюски встречались редко и, как правило, осколками раковин. Единственный раз в желудке креветки со станции Джод попался оперкулум гастроподы из семейства Trochidae, и со станции Тисс — целая раковинка брюхоногого моллюска из семейства Marginellidae. Размеры и тех, и других составляли 1,5–2 мм так же, как и обрывков кремнеугольных губок. Из Cnidaria были встречены лишь гидроидные полипы из сем. Sertulariidae, и — однажды, очень мелкие бесскелетные полипы (1,5–2 мм). Вероятно, это была молодь только что осевших актиний. Из других беспозвоночных, наконец, по одному разу были встречены личинка червя из типа Sipunculida длиной 1,5 мм, нематода примерно таких же размеров и фрагмент панциря морского ежа. Однажды у особи со станции Джод была найдена эмбриональная раковинка головоногого моллюска *Spirula spirula* (L., 1758) (отряд Spirulida) диаметром 2 мм.

Кроме всех перечисленных выше, в желудках регулярно попадались яйца (чаще всего по одному, реже по два, максимум восемь) длиной 1 и диаметром 0,5–0,7 мм. Они имели характерную, словно слегка вздутую ножку длиной около 1 мм, служащую для прикрепления к субстрату. Подобные яйца на ножке имеются, например, у седентарной полихеты *Arenicola marina* (L., 1758). Эмбрион, извлеченный из оболочки яйца, напоминает зародышей седентарных полихет из семейств Terebellidae или Sabellidae (напр., Vybee et al., 2006). Поэтому мы идентифицировали яйца из желудков *A. lobidens* как принадлежащие каким-то полихетам.

Можно заключить, что *A. lobidens* не только не хищник, поскольку мы относим к хищникам тех, кто питается живыми организмами, вне зависимости от их таксономического положения и размеров (Буруковский, 2009 [Burukovsky, 2009]). Скорее этих креветок можно считать типичными собирателями (классификация — по: Буруковский, 2016 [Burukovsky, 2016]), питающимися детри-

том, растениями, грибами (то есть *A. lobidens* детрито-, фито- и микромикофаг) и, в последнюю очередь, — мертвыми или сидячими формами некоторых беспозвоночных, доступных им по размерам.

Состав пищи у *Alpheus lobidens*

На станции Джод 26 августа 2014 г.

В этом районе креветок собирали только в 2014 г. Общая длина тела исследованных креветок варьировала от 12 до 55 мм. Половой диморфизм размерного состава почти отсутствует. Самцы имеют длину 12–51 мм, а самки — 12–55 мм.

По частоте встречаемости все компоненты пищевого комка образуют 4 неравноценные группы. В первую входит детрит с заключенными в него песчинками, фактически встречающимися в каждом желудке (87,9%: табл. 1). По частоте встречаемости детрит безусловно абсолютный доминирующий пищевой объект.

Пищевые объекты не животного происхождения: гифы грибов (48,0%), высшие растения (37,2%), и сопутствующие им нитчатые водоросли (14,6%) образуют группу, занимающую второе место по частоте встречаемости.

Третья группа состоит из пищевых объектов животного происхождения. Среди них чаще всего встречаются (30,7%) остатки мертвых животных, в первую очередь, высших ракообразных. Но это не только ракообразные. Сюда относятся и насекомое, и моллюски, и кишечнополостные, и обрывки губок. Нам кажется, что они тоже были добыты креветками уже мертвыми.

Отдельно необходимо рассматривать яйца полихет, за которыми креветки охотятся вполне целенаправленно, о чем говорит их регулярная встречаемость в желудках *A. lobidens*. По частоте встречаемости их вполне можно считать относящимися к третьей группе.

Все остальные пищевые объекты мы относим к случайным и спорадическим. Часть, вероятно, была съедена вместе с доминирующими объектами питания.

Таблица 1. Сравнительная характеристика состава пищи у креветки *Alpheus lobidens* на станциях Джод и Тисс; Оманское море, август 2014 г.
Table 1. Food composition of the shrimp *Alpheus lobidens* at the stations Djod and Tiss in the Oman Seain August 2014.

Объекты питания	Спектр питания					
	Частота встречаемости, %		Виртуальный пищевой комок, %		Частота доминирования, %	
	Djod 26.08	Tiss 28.08	Djod 26.08	Tiss 28.08	Djod 26.08	Tiss 28.08
Детрит	87,9	73,0	40,2	28,1	30,9	34,2
Гифы грибов	48,0	82,3	8,3	47,3	2,7	63,6
Высшие растения	37,2	18,6	20,0	2,3	15,4	2,3
Высшие ракообразные	30,7	35,3	5,6	7,6	1,8	3,5
Яйца <i>Polychaeta Sedentaria</i>	14,8	18,6	0,2	0,2	–	–
Нитчатые водоросли	14,6	33,3	–	1,7	–	–
Двустворчатый моллюск	7,0	0,5	–	–	–	–
Брюхоногий моллюск	3,3	1,5	–	–	–	–
Cnidaria	2,4	1,0	–	–	–	–
Copepoda Harpacticoida	2,0	2,9	–	–	–	–
Фораминиферы	1,7	7,3	–	–	–	–
Отмершие талломы (?)	1,1	3,4	0,9	3,7	0,9	4,2
Иглокожие	–	0,5	–	–	–	–
Личинки креветок	–	0,5	–	–	–	–
Нематода	–	0,5	–	–	–	–
Sipunculida	0,3	–	–	–	–	–
Insecta	0,3	–	–	–	–	–
Неопределенные остатки	8,7	2,9	1,5	–	–	–
Песчинки	82,0	60,3	22,2	8,3	8,7	1,4
Всего желудков	306	204	239	143	169	104
Коэффициент Фроермана	2,60	2,84				
Индекс Тарвердиевой					72,7	67,7

В виртуальном пищевом комке (табл. 1) полностью доминирует детрит, составляя 40,2% от его объема. На втором месте оказываются высшие растения, составляющие 20,0% объема пищевого комка. Почти в полтора раза чаще встречающиеся гифы грибов в два с половиной раза уступают им по величине их доли в объеме пищевого комка. Следовательно, реже питаясь высшими растениями, креветка всегда поедает их в большем количестве, чем гифы грибов. Эти три объекта питания занимают почти 75% объема виртуального пищевого комка. Если учесть, что песок занимает 22,2% его объема, то на все остальные объекты питания, вместе взя-

тые, остается чуть больше 10%, и большая часть их приходится на остатки высших ракообразных и яйца седентарных полихет.

Еще более четко это выражено в частоте доминирования. В каждом третьем полном желудке 60% и более занимает детрит, за ним следуют высшие растения (9,7%).

Коэффициент Фроермана равен 2,60 (табл. 1).

На станции Тисс 28 августа 2014 г.

По частоте встречаемости в желудках абсолютно и примерно одинаково доминируют гифы грибов и детрит, встречающиеся практически в каждом желудке (82,3 и 73,0%,

соответственно). Остальные компоненты пищевого комка встречаются реже почти в два раза (песок: 50,9%), и более. Среди остальных пищевых объектов третье-четвертое места занимают высшие ракообразные, нитчатые водоросли, высшие растения и яйца седентарных полихет, но они встречаются в два-пять раз реже (35,3, 33,3% и последние два по 18,6%, соответственно: табл. 1). Прочие объекты питания спорадически встречающиеся или редкие. Коэффициент Фроермана равен 2,84.

Характеристика пространственных вариаций состава пищи у *Alpheus lobidens*

Креветки были собраны на литорали двух участков Оманского моря, удаленных друг от друга на 110 км с разрывом в два дня, практически в одно время суток. Это гарантировало от влияния на состав пищи суточной ритмики активности объектов питания. Поэтому обнаруженная высокая степень сходства состава пищи у креветок, вероятно, прежде всего следствие их трофического поведения. Различия, если исключить редкие и спорадические объекты питания, сводятся лишь к уровню потребления креветками гифов грибов и высших растений. На станции Тисс первые встречаются почти в два раза чаще, а вторые, напротив, точно в два раза реже, чем на станции Джод (табл. 1).

Это подчеркивается и составом виртуального пищевого комка, более 75% объема которого занято лишь гифами грибов и детритом, с преобладанием первых почти в полтора раза (47,3 и 28,1%, соответственно). Частота доминирования вполне совпадает с этим. По этому показателю тоже абсолютно преобладают гифы грибов, составляющие 60% и более в 63,6% полных желудков, а детрит — в 34,2%. Интересно также, что частота встречаемости высших растений на станции Тисс в два раза меньше, чем на станции Джод, а доля в объеме виртуального пищевого комка — почти в 6 раз. Складывается впечатление, что когда повышается доступность высших растений для креветок, они начинают предпочитать их гифам грибов. Это признак некоторой элективности

креветок по отношению к высшим растениям по сравнению с гифами грибов.

Величина коэффициента Фроермана, обнаруженная у *A. lobidens* (2,60 на станции Джод и 2,84 — на станции Тисс; табл. 1) характерна для хищников-собираателей (Буруковский, 2009 [Burukovsky, 2009]), но *A. lobidens* лишь отчасти плотоядный вид, а не хищный, тогда как коэффициент Фроермана был разработан и апробирован исключительно на плотоядных креветках (Буруковский, 2009 [Burukovsky, 2009]).

Индекс доминирования показывает, что гифы грибов на станции Джод не только встречаются реже, но креветка их потребляет значительно меньшими порциями, чем на станции Тисс. Кроме того, что встречаются они примерно в два раза реже, доля в объеме пищевого комка в 6 раз меньше, они в 30 раз реже доминируют в полных желудках, то есть занимая в них не меньше 60% от их объема.

Обратная картина характерна для высших растений: на станции Джод они встречаются в два раза чаще, занимают в 9 раз больше места в виртуальном пищевом комке, и желудки, в которых они составляют 60% и больше, встречаются в семь раз чаще.

Это подтверждает наше предположение, что описанные выше вариации состава пищи и колебания значимости основных компонентов виртуального пищевого комка у *A. lobidens* определяются не только их доступностью, но и предпочтительностью тех или иных объектов питания.

Межгодовые и сезонные вариации состава пищи

Межгодовые вариации состава пищи представлены в табл. 2 и 3. Материалы по питанию на станции Тисс были собраны так, что позволяют рассмотреть их в разных аспектах.

Состав пищи в желудках в августе (28.08.2014 и 29.08.2015 г.) (табл. 2)

У креветок, собранных в 2015 г., отсутствуют в пищевых комках случайные и

Таблица 2. Сравнительная характеристика состава пищи у креветки *Alpheus lobidens* в районе станции Тисс (Оманское море) в августе 2014 и августе 2015 гг.
Table 2. Food composition of the shrimp *Alpheus lobidens* at the station Tiss in the Oman Seain August 2014 and August 2015.

Объекты питания	Спектр питания					
	Частота встречаемости, %		Виртуальный пищевой комок, %		Частота доминирования, %	
	28.08. 2014	29.08. 2015	28.08. 2014	29.08. 2015	28.08. 2014	29.08. 2015
Гифы грибов	82,3	62,5	47,3	24,0	41,9	20,0
Детрит	73,0	75,0	28,1	34,6	34,2	40,0
Высшие ракообразные	35,3	39,6	7,6	11,0	3,5	10,0
Нитчатые водоросли	33,3	2,1	1,7	—	1,4	—
Яйца <i>Polychaeta Sedentaria</i>	18,6	29,2	0,2	—	—	—
Высшие растения	18,6	22,9	2,3	15,0	1,4	15,0
Фораминиферы	7,3	2,1	—	—	—	—
Отмершие талломы (?)	3,4	8,3	3,7	10,0	4,2	10,0
Копепода	2,9	—	—	—	—	—
Полихета	2,4	—	0,9	—	—	—
Гастропода	1,5	—	—	—	—	—
Гидроидный полип	1,0	—	—	—	—	—
Двустворчатый моллюск	0,5	—	—	—	—	—
Личинки креветок	0,5	—	—	—	—	—
Нематода	0,5	—	—	—	—	—
Иглокожие	0,5	—	—	—	—	—
Неопределенные остатки	2,9	2,1	—	—	—	—
Песчинки	60,3	18,7	8,3	6,0	1,4	5,0
Всего желудков	204	48	143	20	104	19
Коэффициент Фроермана	2,84	2,44				
Индекс Тарвердиевой					72,7	95,0

спорадически встречающиеся объекты, встречавшиеся в них в 2014 г. Это брюхоногие и двустворчатые моллюски, иглокожие, гидродные полипы, нематоды, копеподы и пр. Их отсутствие можно было бы объяснить меньшим объемом материала, собранным в 2015 г. по сравнению с таковым, собранным в 2014 г. (см. табл. 2). Но наряду с этим частота встречаемости нитчатых водорослей уменьшается в 15 раз и, напротив, она возрастает у высших растений и яиц седентарных полихет. Это, безусловно, объекты питания, встречающиеся в пище время от времени. К ним же можно отнести «нити», клубки которых мы определили, как талломы отмерших красных водорослей, близких

к анфельции. В 2014 г. они были отнесены к разряду случайных, в 2015 г. их частота встречаемости возросла в два с лишним раза (3,4 и 8,3% соответственно), а в некоторых желудках клубки нитей полностью доминируют. Следовательно, эти вариации частоты встречаемости могут объясняться изменением доступности данных пищевых объектов.

Стабильную основу питания, как и в 2014 г., составляют детрит и гифы грибов, встречающиеся практически в каждом желудке. Они меняются местами по частоте встречаемости, но совершенно незначительно. Можно считать эту разницу несущественной. Остатки высших ракообразных сохранили свое положение на третьем месте, и расхож-

Таблица 3. Межгодовые вариации обобщенного состава пищи у креветки *Alpheus lobidens* в районе станции Тисс; Оманское море).
Table 3. Interannual variations of the total food composition of the shrimp *Alpheus lobidens* at the station Tiss in the Oman Sea.

Объекты питания	Спектр питания					
	Частота встречаемости, %		Виртуальный пищевой комок, %		Частота доминирования, %	
	2014	2015	2014	2015	2014	2015
Гифы грибов	82,3	73,6	47,3	23,7	63,6	13,4
Детрит	73,0	87,7	28,1	54,9	34,2	44,2
Высшие ракообразные	35,3	32,1	7,6	4,5	3,5	2,3
Нитчатые водоросли	33,3	6,3	1,7	0,1	—	—
Высшие растения	18,6	12,9	2,3	1,9	2,3	1,4
Яйца <i>Polychaeta Sedentaria</i>	18,6	14,7	0,2	0,4	—	—
Фораминиферы	7,3	2,4	—	—	—	—
Отмершие талломы (?)	3,4	2,7	3,7	2,8	4,2	2,7
<i>Copepoda Harpacticoida</i>	2,9	—	—	—	—	—
Брюхоногий моллюск	1,5	—	—	—	—	—
<i>Cnidaria</i>	1,0	—	—	—	—	—
Двустворчатый моллюск	0,5	0,6	—	—	—	—
Иглокожие	0,5	—	—	—	—	—
Личинки креветок	0,5	—	—	—	—	—
Нематода	0,5	—	—	—	—	—
Неопределенные остатки	2,9	3,3	—	—	—	—
Песчинки	60,3	44,7	8,3	11,5	1,4	3,7
Всего желудков	204	333	143	217	104	147
Коэффициент Фроермана	2,84	2,36				
Индекс Тарвердиевой					72,7	67,7

дение по частоте встречаемости тоже несущественное (35,3% — в 2014 г., и 39,6% — в 2015 г.). Зато более, чем в 3 раза реже, встретились песчинки.

Заметно изменилось соотношение этих пищевых объектов в объеме виртуального пищевого комка, и, значит, значение в питании креветки. Если в 2014 г. гифы грибов занимали почти половину объема виртуального пищевого комка, то в 2015 г. их доля упала в 2 раза при относительно небольшом возрастании доли детрита и остатков высших ракообразных. А место гифов грибов заняли остатки высших растений, доля которых возросла в 7 раз — до 15%. Такое соотношение получило свое отражение и в изменении частоты доминирования. В 10 раз чаще

стали встречаться креветки, у которых высшие растения занимали в полных желудках 60% и более от их объема.

Это может служить еще одним признаком селективности питания. При отсутствии такой относительно легко усвояемой пищи, как высшие растения и яйца седентарных полихет, креветки вынуждены были довольствоваться гифами грибов. Но при наличии доступности креветкам высших растений и яиц они предпочитали именно их.

Состав пищи у креветок со станции Тисс в 2014 и 2015 гг.

В 2015 г. на станции Тисс креветок собирали ежемесячно, в последние дни каждого месяца с апреля по сентябрь, и в ноябре.

Суммированные данные по составу пищи креветок за все эти месяцы, при некоторых отличиях от наблюдавшихся в конце августа двух смежных лет, как ни странно, сохраняют особенности августа 2015 г. (табл. 3). Не совпадают конкретные частоты встречаемости, но тенденции сохраняются. Чаще всего в пище встречаются гифы грибов и детрит (практически в каждом желудке). В виртуальном пищевом комке доминирует детрит, занимая 54,9% его объема, но доля гифов грибов уступает детриту не в три, а в два раза. И это понятно: в течение времени наблюдений упала доля высших ракообразных, высших растений и отмерших талломов каких-то водорослей (вероятно, красных). Это в очередной раз подтверждает элективность креветки по отношению к некоторым пищевым объектам.

Сезонные изменения состава пищи креветок на станции Тисс (рис. 2)

Материалы, послужившие основой данного раздела, были собраны в течение конца предмуссонного (апрель), муссонного (май–сентябрь) и начала постмуссонного (ноябрь) сезонов 2015 г. Их собирали в течение одного из дней последней пятинедельки каждого из перечисленных выше месяцев (26–29 числа) и примерно в одно время суток (за час до начала прилива). Это должно было нивелировать, в дополнение к возможным суточным вариациям, внутримесячную динамику состава пищи, если таковая имеется.

По частоте встречаемости в желудках креветок все время наблюдений доминировал детрит (рис. 2А). Он встречался практически в каждом желудке, варьируя между 100 и 70%. Частота его встречаемости, хоть и незначительно, но постепенно снижалась. Ему в общих чертах сопутствовали гифы грибов, в апреле и июле практически совпадая с детритом по частоте встречаемости. Однако в мае и сентябре наблюдалось ее резкое снижение у гифов грибов. В какой-то степени эти колебания совпадают с появлением в желудках остатков высших растений и возрастанием их частоты встречаемости.

Сильно изменяется частота встречаемости песка в желудках. С мая по июль она возрастает по сравнению с другими месяцами. В виртуальном пищевом комке его доля достигает максимума в мае, когда падает доля гифов грибов. Можно предположить, что это следствие перемещений креветок на более или менее заиленные участки литорали по сравнению с предыдущими.

Все признаки сезонного хода частоты встречаемости демонстрируют яйца седентарных полихет и остатки высших ракообразных, частота встречаемости которых резко возрастает в июле. Однако роль их в питании в течение летнего сезона меняется мало, и они играют относительно небольшую роль в питании креветок. С апреля к июлю частота встречаемости яиц в желудках возрастает почти в 3 раза, затем резко уменьшается в августе, сохраняя и далее тенденцию к уменьшению, хоть и менее выраженную. Аналогичные изменения наблюдаются и у второго объекта питания. Его частота встречаемости достигает максимума тоже в июле, повторяя далее изменения частоты встречаемости яиц.

Сезонный ход изменчивости доли различных пищевых объектов в объеме виртуального пищевого комка по-настоящему заметны лишь для детрита и гифов грибов, которые составляют основу питания креветки (рис. 2 В). В отличие от частоты встречаемости их в желудках, которая, хоть и с отклонениями, у детрита и гифов грибов следуют друг другу, указывая на их связь между собой, в виртуальном пищевом комке изменение их доли демонстрируют подобие классических «ножниц»: возрастание доли гифов в желудках сопровождается падением доли детрита, и наоборот. Это, вероятно, тоже может свидетельствовать о существовании элективности, но теперь уже гифов грибов по отношению к детриту. При одинаковой доступности детрита и гифов (судя по их частоте встречаемости), креветки все-таки предпочитают последние, о чем можно судить по существованию вышеупомянутых «ножниц».

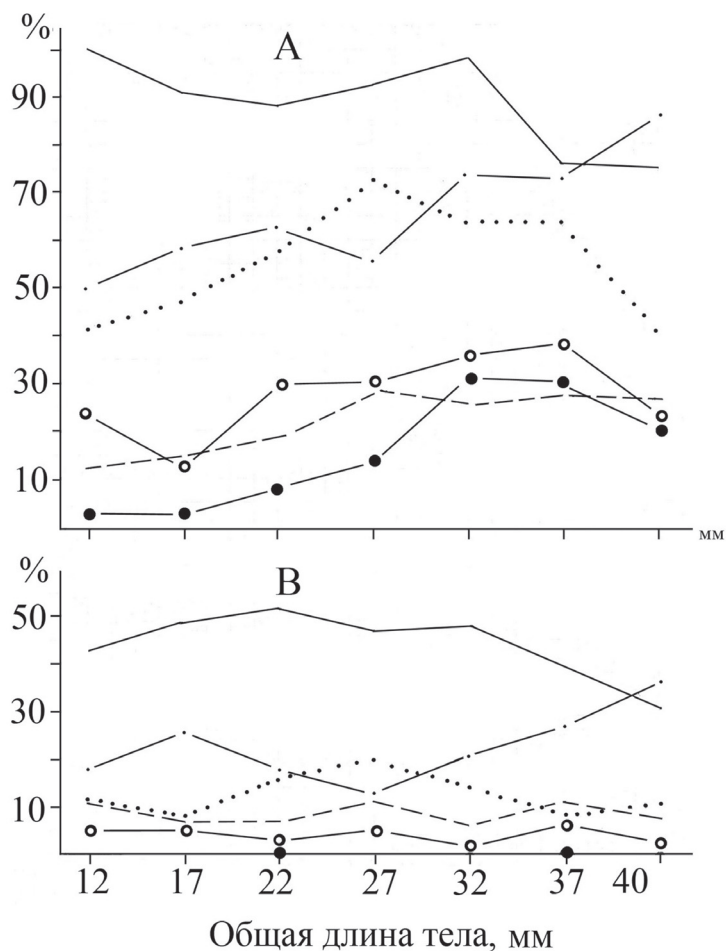


Рис. 3. Онтогенетическая изменчивость состава пищи у *Alpheus lobidens* литорали Оманского моря. А — частота встречаемости; В — доля в объеме виртуального пищевого комка. 1 — детрит; 2 — высшие растения; 3 — гифы грибов; 4 — остатки высших ракообразных; 5 — яйца седентарных полихет; 6 — песчинки; 7 — экстраполяция через ноябрь, во время которого не было сбора данных. Fig. 3. Ontogenetic variability of food composition of *Alpheus lobidens* in the littoral zone of the Oman Sea. А — frequency of occurrence; В — share in the virtual food lump. 1 — detritus; 2 — higher plants; 3 — hyphae of fungi; 4 — remains of higher crustaceans; 5 — eggs of sedentary polychaetes; 6 — sand; 7 — extrapolation via November when there are not collected data.

Онтогенетическая изменчивость состава пищи

Для выявления тенденций онтогенетических изменений состава пищи у *A. lobidens* мы разделили креветок по общей длине тела на семь групп с классовым промежутком 5 мм и рассматривали частоту встречаемости и значение в виртуальном пищевом комке

лишь основных пищевых объектов (детрит, гифы грибов, высшие растения, яйца полихет и остатки высших ракообразных) и песка, как косвенного индикатора перемещений креветок с субстрата на субстрат (рис. 3).

У представителей всех размерных групп по частоте встречаемости полностью доминируют детрит, который попадает почти в каждом желудке в течение всей жизни кре-

веток (рис. 3 А). Правда, у молоди с общей длиной тела до 32 мм его частота встречаемости не опускается ниже 90%, у более крупных особей снижаясь почти до 70%. Частота встречаемости песка от 40% у мелких креветок с длиной тела 27 мм достигает почти 70%, затем начиная встречаться реже, и у самых крупных особей частота встречаемости детрита возвращается до уровня таковой у самых мелких. Возможно, это свидетельствует об онтогенетических миграциях креветок из мест с менее, в места с более заиленными грунтами.

Изменения частоты встречаемости гифов грибов образуют по отношению к детриту классические «ножницы»: у креветок с длиной тела до 27 мм гифы встречаются в каждом втором желудке (частота встречаемости 50–60%), затем начиная возрастать до максимума (почти 90%) у самых крупных особей.

Прочие пищевые объекты встречаются как минимум в два раза реже, но все они в той или иной степени демонстрируют почти параллельное гифам грибов увеличение частоты встречаемости у средних и крупных креветок по сравнению с мелкими. Особенно сильно меняется частота встречаемости яиц седентарных полихет, которая у мелко- и среднеразмерных креветок составляет 3–5%, а у крупных возрастает почти в шесть раз (рис. 3 А). У самых крупных креветок происходит некоторое уменьшение частоты встречаемости яиц и остатков ракообразных.

Еще лучше онтогенетические изменения значения главных пищевых объектов выражены при анализе состава виртуального пищевого комка (рис. 3 В). Доля детрита, от особей с длиной тела 22 мм, т.е. у достигших половозрелости, с увеличением размеров тела креветок уменьшается от половины объема реконструированного пищевого комка до трети, то есть в полтора раза. Зато доля высших растений возрастает в два раза. Доля гифов грибов до длины 27 мм меняется в противофазе с долей высших растений, но затем увеличивается почти до 40% от объема виртуального пищевого комка. И, несмотря ни на что, именно детрит и гифы

грибов постоянно составляют 60–75% от объема виртуального пищевого комка. Высшие растения вместе с высшими ракообразными и прочими спорадическими пищевыми объектами вроде талломов водорослей, полихет и т.п., у всех размерных групп креветок на уровне примерно 5–7,5% объема виртуального пищевого комка, остальную часть пищевого комка оставляя для песка.

Частота встречаемости разного количества яиц полихет в желудках выражается кривой, напоминающей гиперболу (рис. 4), что говорит о стохастичности взаимоотношений между креветками и яйцами полихет (Пианка, 1981) [Pianca, 1981], но онтогенетические изменения количества яиц в одном желудке выглядят неоднозначно (рис. 5) и, вероятно, отражают изменения доступности яиц для креветок разной длины. Многим креветкам с общей длиной тела 11–44 мм вполне доступно съесть одно яйцо. Но два яйца в желудке у креветки появляются только по достижении ими длины тела 22 мм, у креветок с длиной тела 43 мм никогда не попадают яйца поодиночке, а в большем количестве — только у единичных особей. Три яйца креветки могут съесть при достижении 27 мм, 4 и больше — 30–35 мм. Больше 6 яиц в желудке были найдены лишь у шести особей длиной 30–49 мм.

Обсуждение

Итак, по всем параметрам, характеризующим питание *A. lobidens*, это бентофаг, облигатный детритофаг, микромикофаг и растительноядный вид. В качестве попутной пищи может использовать трупы животных и яйца какой-то седентарной полихеты (подобные яйца на стебельках имеют, например, полихеты-пескожилы из семейства Arenicolidae (собственные наблюдения) и семейства Sabellidae (Bybee *et al.*, 2006). Имеются признаки элективности питания. Наиболее доступны для креветки детрит и гифы грибов. Но по предпочтениям основные объекты питания можно расположить по убывающей следующим образом: выс-

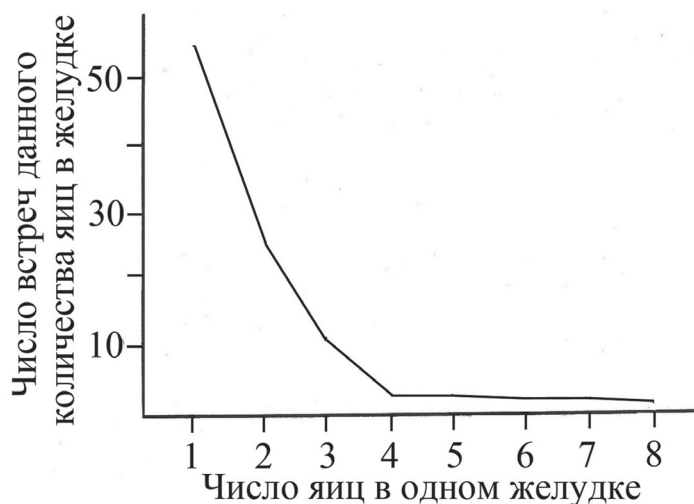


Рис. 4. Частота встречаемости разного числа яиц полихет в желудках *Alpheus lobidens*.
 Fig. 4. Abundances of of polychaete eggs in the stomachs of *Alpheus lobidens*.

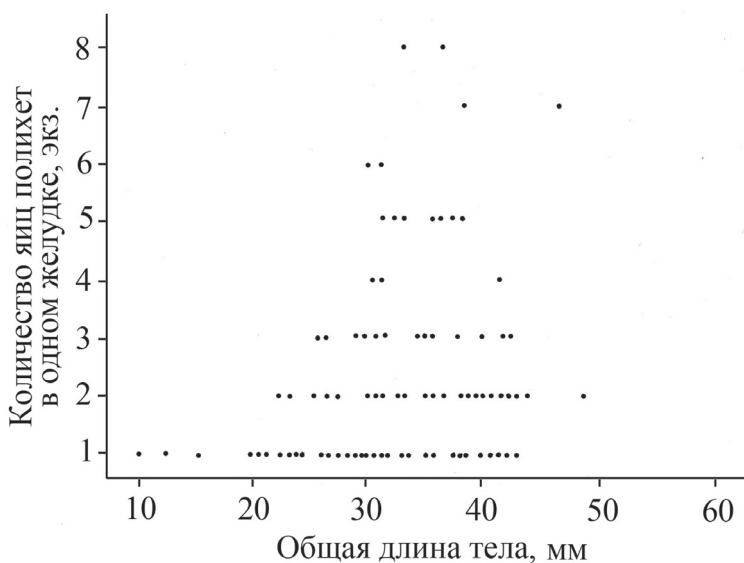


Рис. 5. Онтогенетическая изменчивость доступности для *Alpheus lobidens* яиц полихет.
 Fig. 5. Ontogenetic variability of polychaete eggs accessibility for *Alpheus lobidens*.

шие растения, гифы грибов и детрит. Яйца седентарных полихет явно служат сезонным и, возможно, локальным объектом питания, как и высшие растения. Такие пищевые объекты, как талломы водорослей, остатки высших ракообразных, представители типа

Cnidaria, вероятней всего спорадически доступные для креветки источники пищи.

Еще одна особенность трофики *A. lobidens* — абсолютное преобладание креветок с полными желудками в разных местах их обитания и в разное время года. Одной из

причин этого может быть приуроченность сбора материала к сизигии и самой полной воде. В результате все креветки оказались в одном положении относительно суточного трофического цикла.

С другой стороны, у хищных креветок количество полных желудков всегда незначительно. Например, у таких нападающих хищников, как креветки из семейства Pasi-phaeidae, полные желудки составляют 10–20% от общего числа исследованных. А у *Glyphus marsupialis* Filhol, 1884 из примерно 1000 исследованных желудков пища была обнаружена лишь в 29, а полных из них было лишь 10 (3 и 1% соответственно) (Буруковский, 2009 [Burukovsky, 2009]). Напротив, у креветок-детритофагов из рода *Nematocarcinus* Smith, 1894 (Nematocarcinidae) полные желудки имели 40–60% исследованных особей (Буруковский, 2012 [Burukovsky, 2012]). Этим, вероятно тоже можно объяснить большое количество желудков с пищей вообще, и доминирование среди них полных желудков у *A. lobidens*.

Информация о составе пищи этого вида в других частях его ареала имеется лишь в работе Corfield, Alexander (1995), изучавших *A. lobidens* с литорали залива Роуэс-Бей (Таунсвилль, Квинсленд, Австралия). Ими было исследовано содержимое всего 30 желудков. Правда, такой объем материала, по Карте и Сарда (Cartes, Sarda, 1989), соответствует минимальному критерию достаточности, то есть в данном числе желудков должно быть представлено не менее 80% пищевых объектов, обнаруживаемых в питании исследуемого вида.

Корфильд и Александер (Corfield, Alexander, 1995) использовали объемный метод оценки относительного количества пищевых объектов в желудках, в корне отличный от нашего. Они вымывали содержимое желудков, в результате чего оно гомогенизировалось в капле воды. Затем шприцем эту взвесь переносили под микроскоп. Степень наполнения желудка исследователями не принималась во внимание, хотя они и упоминали, что часть желудков были почти пу-

стыми. Исходя из нашего опыта, можем заключить, что из-за отсутствия информации о степени наполнения желудков и гомогенизации их содержимого, объемные соотношения пищевых остатков разного происхождения были нарушены, их истинная роль в питании обезличена, а роль скелетных остатков, напротив, завышена. Попутно утрачены возможности оценки действительной роли детрита и поведенческих аспектов питания креветки.

Несмотря на это, авторами (Corfield, Alexander, 1995) получены результаты, в самых общих чертах сравнимые с нашими. Однако они почему-то считают, что *A. lobidens* всеяден (omnivorous), хотя у него в желудках присутствуют всего лишь водоросли (например, *Sphacelaria* sp.), «спикулы» (“spicules”), высшие растения, диатомовые, ракообразные (амфиподы), фораминиферы и неопределимые остатки (детрит?). Правда, у австралийских креветок отсутствуют гифы грибов, но они замещены бурыми водорослями (частота встречаемости почти 90%). На втором месте по частоте встречаемости находится детрит (около 80%), а на третьем месте — щетинки (около 70%), предположительно, полихетные. Однако у креветок из Оманского моря щетинки принадлежали ракообразным, и лишь очень редко — полихетам. Частота встречаемости остатков ракообразных составляет около 50%. Высшие растения и фораминиферы встречаются примерно одинаково редко (около 10%). Что касается диатомовых водорослей, которые у креветок из Оманского моря не были встречены ни разу, то они вполне могут оказаться транзитной пищей. По второму показателю — доле в единице объема (названной авторами “frequency of dominance” — частотой доминирования, которая никак не соответствует «индексу Тарвердиевой» Буруковского (2009 [Burukovsky, 2009])), в желудках чаще всего доминируют бурые водоросли и детрит. Это тоже сближает австралийских и иранских креветок. Только у вторых доминируют гифы грибов.

Отсюда следует, что *A. lobidens* все-таки не всеядный вид, как утверждают Corfield, Alexander (1995), а прежде всего растительноядный и детритофаг. Благодаря этому, он, как и в Оманском море, так и в Восточной Австралии, фактически представляет собой санитаралиторали, так как использует в пищу полуразложившуюся органику растительного и животного происхождения. Этим он напоминает амфиподу *Talitrus saltator* Montagu, 1817, которая в умеренных климатических зонах служит санитаром песчаных побережий (Дитрих, Джабраилова, 2007 [Ditrich, Djabrailova, 2007]) и косвенным показателем уровня рекреационной нагрузки на них.

Благодарности

В трудоемком процессе сбора материалов на литорали Оманского моря вместе с З. Ансари принимали участия ее друзья П. Заре, В. Сепакханд и Мр. Барани. А. Анкер (A. Anker, Museu Zoologia Universidade de Sgo Paulo, Brazil) консультировал нас относительно систематики Alpheidae. В.В. Лаптиховский (V. Laptikhovskiy, CEFAS, Lowestoft; Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science, England), Ч.М. Нигматуллин (АтлантНИРО, Калининград), Е.А. Пахомов (E. Pakhomov, Department of Earth, Ocean & Atmospheric Sciences, Institute for the Oceans and Fisheries, University of British Columbia, Vancouver, Canada), Тин-Ям Чан (Dr. Chan T.-Y., Institute of Marine Biology, National Taiwan Ocean University, Keelung, Taiwan), А.Б. Цетлин (МГУ, кафедра зоологии беспозвоночных) консультировали нас по поводу идентификации некоторых пищевых объектов, встреченных в желудках креветок, а также помогли в поиске отсутствующей у нас литературы. З. Дуриш (Zdenek Puril, University of Ostrava, Czech Republic), А.А. Лунина (ИО РАН) и Ч.М. Нигматуллин (АтлантНИРО) читали рукопись и сделали ряд существенных замечаний.

Всем перечисленным выше друзьям и коллегам мы выражаем нашу искреннюю признательность за помощь в работе.

Список литературы

- Anker A. 2001. Taxonomie et évolution des Alpheidae (Crustacea: Decapoda). Thèse pour l'obtention du grade de Docteur. Fasc. II. Paris. 365 p.
- Anker A., Dworschak P.C. 2007. *Jengalpheops rufus* gen. nov., sp. nov., a new commensal alpheid shrimp from the Philippines (Crustacea: Decapoda) // *Zoology Study*. Vol.46. P.290–302.
- Bakir K., Ilkyaz A.T., Aydin C., Türkmen G. 2015. The presence of *Alpheus lobidens* De Haan, 1849 (Decapoda, Alpheidae) on the Turkish Aegean Sea coast // *Crustaceana*. Vol.88. P.651–656.
- Banner A.H., Banner D.M. 1974. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean. Part XVII. Additional notes on the Hawaiian alpheids: new species, subspecies, and some nomenclatorial changes // *Pacific Sciences*. Vol.28. P.1–4.
- Banner A.H., Banner D.M. 1983. An annotated checklist of the alpheid shrimps from the Western Indian ocean // *Travaux et documents de l'ORSTOM*. No.158. P. 1–41.
- Banner D.M., Banner A.H. 1981. Annotated checklist of the Alpheid shrimp of the Red Sea and Gulf of Aden // *Zoologische Verhandelingen*. Vol.190. P.1–99.
- Banner D.M., Banner A.I. 1982. The alpheid shrimp of Australia. Part III. The remaining alpheids, principally the genus *Alpheus*, and the family Ogyrididae // *Records of the Australian Museum*. Vol.34. No.1. P.1–357.
- Barnard K.H. 1950. Descriptive Catalogue of South African Decapoda Crustacea // *Annals of the South African Museum*. Vol.38. P.1–837.
- Burukovsky R.N. 2009. [Feeding and Trophic Interactions of Shrimps]. Kaliningrad: Kaliningrad Technological State University Publ. Office. 409 p. [In Russian]
- Burukovsky R.N. 2012. [Deep sea shrimps of the family Nematocarcinidae: history of study, systematics, distribution, and biology]. Saint-Petersburg: "Prospekt Nauki" Publ. House. 288 p. [In Russian]
- Burukovsky R.N., Trunova A.V. 2007. [On feeding of the shrimp Crangon crangon in Kandalaksha Gulf (White Sea) in July and September 2004] // *Trudi Vserossiyskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Ribnogo Khozyaistva i Okeanographii*. Vol.147. S.181–203 [in Russian].
- Bybee D.R., Bailey-Brock J.H., Tamaru C.S. 2006. Larval development of *Sabellastarte spectabilis* (Grube, 1878) (Polychaeta: Sabellidae) in Hawaiian waters // R. Sardá, G. San Martín, E. López, D. Martín, D. George (eds.). *Scientific Advances in Polychaete Research*. Scientia Marina. Vol.70S3. P.279–286.
- Cartes J.E., Sardá F., 1989. Feeding ecology of the deep-water aristeid crustacean *Aristeus antennatus* // *Marine Ecology Progress Series*. Vol.54. P.229–238.
- Chace F.A., Jr. 1988. The Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910. Part 5: Family Alpheidae // *Smithsonian Contributions to Zoology*. No.466. P.1–99.

- Corfield J.L., Alexander C.G. 1995. The distribution of two species of alpheid shrimps, *Alpheus edwardsii* and *A. lobidens*, on a tropical beach // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol.75. P.675–687.
- De Grave S., Fransen C.H.J.M. 2011. Carideorum catalogus the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) // Zool. Meded. Vol.85. No.9. P.195–588.
- Dietrich A.N., Djabrailova G.M. 2007. [Ecology of sand hopper (*Talitrus saltator* Montagu, 1808) at the coast line of the south-eastern Baltic]. Kaliningrad: Kaliningrad Technological State University Publ. Office. 176 p. [In Russian]
- Factor J.R. 1989. Development of the feeding apparatus in decapod crustaceans // F.R. Schram. Crustacea Issues. Vol.6. Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea. Rotterdam: Balkema. P.185–203.
- Galil B.S. 2007. Seeing Red: Alien species along the Mediterranean coast of Israel // Aquatic Invasions. Vol.2. Issue 4. P.281–312.
- Hasan H., Zeini A., Noël P.Y. 2008. The marine decapod crustacea of the area of Lattakia, Syria // Crustaceana. Vol.81. P.513–536.
- Hosseini S.H. 2009. The intertidal Decapods of Bushehr, northern part of the Persian Gulf // Iranian Journal of Fisheries Sciences. Vol.8. No.1. P.37–46.
- Jahanpanah M., Savari A. 2013. Investigation of species diversity and dominant of Decapoda in the intertidal zone of Bushehr rocky shores // International Journal Environment Research. Vol.7. No.3. P.785–794.
- Jeng M.-S., Chang K.-H. 1988. Study on the habitat preference of the snapping shrimp *Alpheus edwardsii* (Audouin, 1826) // Bull. Inst. Zool., Acad. Sin. Vol.27. P.91–103.
- Naderloo R., Ebrahimnezhad S., Sari A. 2015. Annotated checklist of the decapod crustaceans of the Gulf of Oman, northwestern Indian Ocean // Zootaxa. Vol.4028. P.397–412.
- Naderloo R., Türkay M. 2012. Decapod crustaceans of the littoral and shallow sublittoral Iranian coast of the Persian Gulf: Faunistics, Biodiversity and Zoogeography // Zootaxa. Vol.3374. P.1–67.
- Nigmatullin Ch.M., Toporova N.M. 1982. [Feeding spectrum of squid *Stenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855) in the epipelagia of the tropical Atlantic] // V.I. Malyshev (ed.). Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya ryb i bespozvonochnykh Altanticheskogo okeana. Trudy AtlantNIRO. Kaliningrad. P.3–8 [in Russian].
- Nomura K., Nagai S., Asakura A., Komai T. 1996. A preliminary list of shallow water decapod Crustacea in the Kerama Group, the Ryukyu Archipelago // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. Vol.51. P.7–21.
- Petelin V.P. 1967. [Granulometric analysis of the sea ground sediments]. Moscow: Nauka Publ. 11 p. [In Russian]
- Pianka E. 1981. [Evolutionary ecology]. Moscow: Mir Publ. 399 p. [In Russian]
- Sheibani R. 2007. Zoogeography and taxonomy of littoral Caridean shrimps of the Persian Gulf and Gulf of Oman. PhD Thesis. Tehran: Shahid Beheshti University. Faculty of Biological Sciences. 144 p.
- Tarverdieva M.I., 1979. [Feeding of the blue crab, *Paralithodes platypus*, in the Bering Sea] // Biologia morya. Vol.1. P.53–57 [in Russian].

Ответственный редактор В.Н. Иваненко