

УДК 595.384.2(262.5)

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ РЕДКОЙ В ЧЕРНОМ МОРЕ КРЕВЕТКИ *LYSMATA* *SETICAUDATA* (DECAPODA, NATANTIA, HIPPOLYTIDAE)

О. А. Ковтун¹, Ю. Н. Макаров²

¹ Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,
Гидробиологическая станция, пер. Шампанский, 2, Одесса, 65015 Украина
E-mail: hydrobiostation@gmail.com, kovtun@mail.od.ua

² Институт биологии южных морей НАН Украины, Одесское отделение,
ул. Пушкинская, 64, Одесса, 65125 Украина
E-mail: yutak@ukr.net

Принято 11 июня 2007

Особенности биологии и морфологии редкой в Черном море креветки *Lysmata seticaudata* (Decapoda, Natantia, Hippolytidae). Ковтун О. А., Макаров Ю. Н. — В ходе исследований подводных пещер в районе мыса Тарханкут (Черное море, западная часть Крыма) обнаружена многочисленная популяция редкой ночной пещерной креветки *Lysmata seticaudata* (Risso, 1816), особенности экологии взрослых особей и личинок последних стадий которой ранее были неизвестны. На основании анализа фото- и видеоматериалов, натуральных наблюдений в 2004—2006 гг., а также исследования 6 взрослых особей и большого количества личинок уточнены особенности морфологии и биологии вида в Черном море: изучена плодовитость, численность, распределение и поведение креветки в природных условиях, обоснована необходимость охраны.

Ключевые слова: Черное море, креветка, *Lysmata seticaudata*, мыс Тарханкут, подводные пещеры.

Features of Biology and Morphology of a Rare in the Black Sea Shrimp *Lysmata seticaudata* (Decapoda, Natantia, Hippolytidae). Kovtun O. A., Makarov Yu. N. — When surveying underwater caves near Tarkhankut Cape (western Crimea, Black Sea) a habitat of a rare night cave shrimp *Lysmata seticaudata* (Risso, 1816) was discovered. Ecology of adult forms and last stages of larvae have not been known so far. Morphological and biological features of the species are described based on six adult specimens and large amount of larvae and analysis of photo and video materials of nature studies in 2004—2006. They include fertility, abundance, distribution and behavior of shrimps in nature. The need for conservation is evident.

Key words: the Black Sea, shrimp, *Lysmata seticaudata*, Tarkhankut Cape, underwater caves.

Материал и методы

В ходе ночных подводных исследований пещер с помощью легководолазного снаряжения в 2004—2006 гг. в районе мыса Тарханкут (Черное море, западная часть Крыма) обнаружено, что пещеры являются постоянным местообитанием редкой красной креветки *Lysmata seticaudata* (Risso, 1816), особенности экологии взрослых особей и личинок последних стадий которой в Черном море ранее были недостаточно изучены (Ковтун, 2006).

Личинок десятиногих раков, в том числе и *L. seticaudata*, в открытом море собирали с помощью трехъярусной сети горизонтального лова, захватывающей поверхностные слои воды (нейстон) 0—5, 5—25 и 25—45 см. После фиксации проводили лабораторную обработку по стандартной методике, принятой для исследования зоопланктона. Непосредственно в пещере личинок собирали с помощью небольшого сачка. Начиная с 1969 г., во время многочисленных экспедиций в Черное море материал был собран на 307 станциях, где было получено 1118 проб нейстона и зоопланктона, а также 117 траловых проб.

В июле и августе были проведены многочисленные наблюдения за поведением креветки в природных условиях и их видеосъемка цифровой камерой Sony. В ночное время с помощью сачка, в подводной пещере, находящейся в 500 м от мыса Атлеш (западная часть Крыма), отловлены 6 ос. (2 ♀ с яйцами длиной 38 мм и 4 ♂ по 30–32 мм, 06.08.06) взрослых креветок.

Пещера, в которой обнаружено наибольшее количество взрослых креветок, представляет собой естественное природное образование, вымытое в твердых известковых скалах коренного берега, со входом на глубине 6 м и общей протяженностью около 40 м. Пещера имеет сложную трехъярусную структуру с несколькими ответвлениями, одно из которых имеет второй выход в море на глубине 9 м, а также узкий подводный с ответвлениями изгиб с воздушным куполом. В период ветрового волнения под давлением волн в этом ответвлении создается достаточно сильная циркуляция и проточность воды.

В исследованном ответвлении пещеры постоянно обитает колония крупных (до 5 см) ярко-красного цвета актиний *Actinia equina*. Стены пещеры далее 5 м от входа практически не имеют зоообрастаний, но испещрены многочисленными глубокими полостями, углублениями и щелями, в которых взрослые креветки скрываются в дневное время. Там же можно встретить каменного (*Eriphia verrucosa*) и мраморного (*Pachygrapsus marmoratus*) крабов. Компактные скопления плавающих в толще воды личинок обнаружены в крупных боковых полостях ответвления основной пещеры. Соленость и температура воды в пещере не отличается от примыкающей ко входу в пещеру. Выходов подземных вод не обнаружено. Освещенность в местах скопления креветок полностью отсутствует.

Фиксированный материал хранится в коллекции гидробиологической станции ОНУ им. И. И. Мечникова.

Распространение и экология

Ареал *L. seticaudata* охватывает Атлантическое побережье Европы на юг от Нормандских о-вов, пролива Ламанш до северо-западной Африки, Средиземное и Черное моря. Известно, что вид встречается и на западном побережье Атлантического океана (Флорида).

Первые известные описания и рисунки *L. seticaudata* в определителях приводятся по E. Caroli (1918), O. Pesta (1918) и M. Vacescu (1967). В иностранной и отечественной литературе можно встретить следующую синонимику вида: *Melicerta seticaudata* Risso, 1816 (= *Melicerta Seti Caudata* Risso, 1816); *Aglaope streiata* Rafinesque, 1816; *Palaemon cognetii* Risso, 1816; *Miersia clavigera* Chun, 1888.

Из Черного моря впервые вид был описан в конце XVIII в. В. Чернявским (1884) как *L. aberrans* по молодому экземпляру длиной 7,2 мм, обнаруженному у г. Сухуми. З. А. Кобякова и М. А. Долгопольская (1969) указывают, что в Черном море креветка встречается у берегов Румынии и Кавказа.

В Севастопольской бухте (Черное море) личинок отмечали с конца июня до середины сентября (Долгопольская, 1948). При этом, как правило, в дневном планктоне ловили исключительно личинок первой и второй стадий, в ночных сборах у поверхности и на глубине 20–25 м изредка попадались личинки третьей и четвертой стадий. Таким образом, встречаемость личинок *L. seticaudata* в Черном море совпадает со встречаемостью таковых в Адриатике, где они являются обычным компонентом зоопланктона и максимум их в планктоне наблюдается в июле (Caroli, 1918; Kurian, 1956). У Турецкого побережья вид часто встречается в заливе Сарос (Эгейское море) и единично в районе Синопа (Belgin, Gonlugur, 2005). Максимальный указываемый для креветки размер — 67 мм, чаще до 45.

Экология креветки в природных условиях изучена слабо. Вид считают (Couturier-Bhaud, 1974) потенциальным спонтанным гермафродитом на некоторых стадиях своего развития: креветка сначала самец, потом самка, с короткой межполовой фазой. Время репродукции зависит от размера животных и начинается раньше у самок больших размеров. Момент полового перехода также зависит от размера, он начинается раньше (с апреля) у крупных самцов и продолжается до августа. Развитие самки, как считают, зависит от температуры прибрежных вод в период метаморфоза личинок. Предполагается, что большая

часть самцов превращается в самок, однако небольшое количество особей, вероятно, остается на стадии самца всю жизнь.

У креветки отмечена четкая физиологическая цветовая адаптация к темному субстрату, что обусловлено наличием двух типов красных пигментов, распределение и комбинация которых позволяет креветке быстро менять свою окраску (Couturier-Bhaud, 1974). Есть наблюдения, что в восточной части Средиземного моря (Болеары, Испания) *L. seticaudata* выступает в роли чистильщика мурен (Patzner, 1982), однако этот симбиоз не постоянен и поэтому основным источником питания креветки «чистка» не является. Отмечается, что обычно эти креветки встречаются без рыбы-хозяина. R. Calado, L. Naruso (2005) указывают, что в аквариумных условиях креветка часто питается паразитической актинией *Aiptasia pallida* (Actinaria, Aiptasidae), причем предпочитает особи с большим количеством симбиотических зооксантел.

Яркая окраска *L. seticaudata* и ее декоративность привлекли внимание аквариумистов. В последнее время сделаны удачные попытки искусственного разведения креветки. В специальной литературе (Couturier-Bhaud, 1974) приведены данные по питанию и срокам линек личинок *L. seticaudata* в искусственных условиях: личинки проходят 9 стадий линьки, однако для последней стадии метаморфоза характерна высокая смертность, что делает ее разведение очень сложным. Полный метаморфоз завершается в течение 27 суток.

Результаты

За несколько последних десятилетий данных о находке взрослых особей этого вида в северной части Черного моря не поступало, хотя, по нашим наблюдениям, личинки в планктоне встречаются на некоторых акваториях Черного моря иногда в больших количествах, что позволило сделать предположение о скрытом образе жизни постличиночных стадий *L. seticaudata* (Макаров, 2004).

Длительные подводные наблюдения в исследованных пещерах западной части Крыма позволили установить, что в условиях Черного моря креветка является строго ночным видом, обнаружить который даже в абсолютной темноте пещеры в дневное время практически невозможно. Взрослые особи выходят из своих укрытий в трещинах скал с закатом солнца и остаются активными до рассвета. Численность креветок в некоторых ответвлениях исследованной пещеры достигала 5–10 ос. на 1 м², а в самых дальних участках пещеры, на удалении от входа около 30 м (глубина 9 м) в толще воды были обнаружены ярко красные личинки на ранних стадиях развития. Вместе с личинками *L. seticaudata* в большом количестве обнаружены также красные мизиды двух видов: *Hemimysis lamornae pontica* Czerniavsky и *H. serrata* Vacescu. В отличие от других видов черноморских креветок, свет подводного фонаря приводит в сильное беспокойство взрослых особей, а также личинок. От яркого освещения животные стремительно прячутся в трещинах скал. Подобно ведут себя и мизиды. В ночное время окраска креветок красная, с ярко выраженными поперечными и продольными полосами. На спинной стороне выделяется 4–6, а с боков 2 ярких, светлых, вероятно фосфоресцирующих (или хорошо отражающих свет), пятна (рис. 1). Пойманные особи при дневном свете приобретают бледную, розовую окраску. Глаза у *L. seticaudata* крупные и в темноте хорошо отражают свет, выдавая местонахождение креветок в щелях скал рубиново-красными блестящими точками. Глаза других видов креветок (*Palaemon adspersus* и *P. elegans*), встречающихся в этих пещерах, таким свойством не обладают.

В месте обитания креветок из рыб, которые потенциально могут питаться креветкой, нам встречались: скорпена — *Scorpaena porcus*, морской налим —

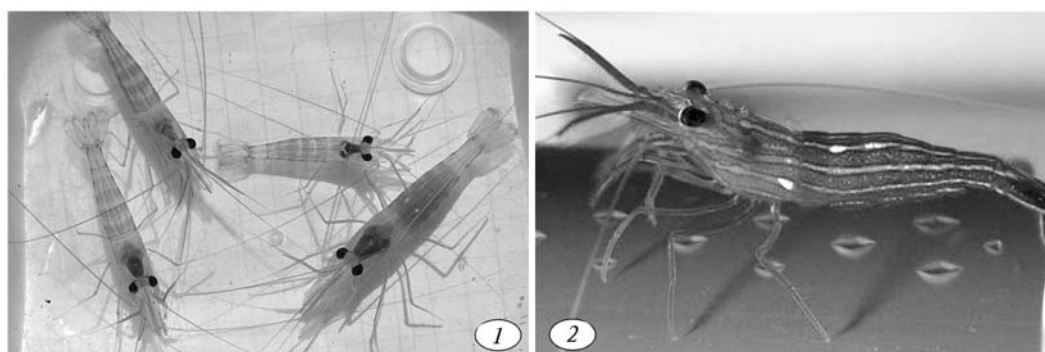


Рис. 1. *Lysmata seticaudata*: 1 – из подводной пещеры с мыса Тарханкут, Черное море (фото: Ковтун, 2006); 2 – из Средиземного моря (фото: Debelius, 1999).

Fig. 1. *Lysmata seticaudata*: 1 – from underwater cave at Tarhankut Cape, the Black Sea (photo: Kovtun, 2006); 2 – from the Mediterranean Sea (photo: Debelius, 1999).

Gaidropsarus mediterraneus, бычок Букчича – *Gobius bucchichi*, морская собачка ушастая – *Parablennius tentacularis*, морская собачка обыкновенная – *Parablennius sanguinolentus*, обыкновенная присоска – *Lepadogaster lepadogaster*, горбыль темный – *Sciaena umbra*, а также очень редкий для Черного моря губан гребенчатый – *Stenolabrus rupestris*, который также постоянно держится в глубине пещер. В период наблюдений зафиксирован факт, когда выловленная и посаженная в пластиковую емкость *L. seticaudata* была моментально съедена находящейся там рыбой – обыкновенной присоской *G. mediterraneus*.

Симбиотические взаимоотношения с местными видами рыб в природных условиях нами не наблюдались. Учитывая, что в Атлантике и Средиземном море симбиоз этого вида как чистильщика считается факультативным, однозначно утверждать об его полном отсутствии у наших берегов нельзя. Этот вопрос требует дальнейшего исследования, возможно, в условиях аквариумного содержания.

Обследование двух различных пещер в разное время суток показало, что креветки не встречаются в тех ее частях, куда через подводный вход проникает хоть какой-либо свет. Наибольшее их количество обнаружено в боковых ответвлениях пещер, где всегда темно и существует незначительная проточность воды. Обнаружение креветок в зарослях цистозиры днем (Вацеску, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969), вероятно, можно считать случайным, так как, судя по их скрытному ночному образу жизни, оказываться на освещенных участках они могут, только будучи вынесенными из пещер течением во время шторма.

Как минимум, половина самок пещерной популяции креветок несли под абдоменом яйца. Определенная нами рабочая плодовитость *L. seticaudata* составляет 500–600 яиц на самку, что в 2–3 раза меньше по сравнению с плодовитостью других видов креветок, обитающих в Черном море.

В результате исследований личинок в лабораторных условиях установлено, что они, прежде чем превратиться в молодую особь, линяют 9 раз, однако после 6-й линьки метаморфоза не наблюдали. Во время последних трех линек мизис увеличивается в размерах и при этом иногда происходит изменение в архитектуре карапакса.

Личинки характеризуются следующими морфологическими признаками: карапакс продолговатый, нижний край его зубчатый, верхний имеет 2 выступа в виде бугорков, расположенных у основания рострума и в задней части. На более поздних стадиях скульптура карапакса усложняется. Антеннальные шипы хорошо развиты, менее заметны птеригостомальные шипы. Рострум длинный, слегка наклонен вниз. У первых двух стадий имеется бугорок у основания рос-

трума, впереди которого у особей, начиная с третьей стадии, появляются шипы (один шип у особей второй–пятой стадий, два шипа у всех последующих). У личинок первой стадии глаза сидячие, у последующих они расположены на длинных глазных стебельках, которые лишь немного короче карапакса. Антенна с хорошо выраженной сегментацией уже на первой стадии. Мандибула со сформированной режущей и жующей частями. Все три пары максиллопод с очень длинными экзоподитами, плавательных щетинок от трех до девяти. Уже на второй личиночной стадии появляется характерная очень длинная 5-я пара переопод, снабженная ярко пигментированным и зазубренным по краям широким веслообразным отростком. Экзоподиты 1–5-й пар переопод вооружены хорошо развитыми перистыми щетинками.

Абдомен длинный, гладкий. Пятый абдоминальный сегмент имеет пару латеральных шипов. Тельсон на первой стадии несет 14 оперенных щетинок, на второй их уже 16. Уроподы появляются на третьей стадии; они имеют хорошо развитый экзоподит и зачаточный (без щетинок) эндоподит. Начиная с шестой стадии, как эндоподиты, так и экзоподиты, хорошо развиты.

Мизидная стадия имеет очень характерное строение. В 1918 г. E. Caroli ошибочно описал ее в качестве отдельного вида под названием *Miersia clavigera*. Карапакс у особей мизидной стадии значительно уменьшается в размерах, хотя глаза и пятая пара переопод все еще развиты. Экзоподиты 2–4-й пар с длинными мощными перистыми щетинками.

Окраска личинок разнообразна. Тело окрашено в красноватые, голубые и желтые тона. На глазных стебельках отмечаются большие красные хроматофоры. Размеры колеблются от 3,3 мм в начале развития до 6,8 мм в конце метаморфоза.

В результате многолетних сетных сборов почти по всей акватории Черного моря (исключая районы, примыкающие к Анатолийскому побережью) личинки в пробах попадались преимущественно единичные на всех стадиях метаморфоза. Лишь на некоторых станциях в пробах, выполненных преимущественно в ночное время суток, у поверхности воды отмечены значительные концентрации. В западной части Черного моря у берегов Румынии в конце июля личинки были обнаружены на двух станциях. На первой выловлено 68 ос./м³ на третьей и четвертой стадиях развития над глубиной 78 м, при температуре воды у поверхности 19,7°С и на другой – над глубиной 135 м, при температуре воды 22°С.

В прибрежных участках на акватории от Севастополя до Новороссийска личинки встречались почти постоянно с июня по сентябрь, но преимущественно в ночных сборах. Наибольшее их количество отмечено у Крымского побережья, в середине июля при температуре воды 22°С.

Наглядным примером может служить станция, выполненная 19 июля у мыса Ай-Тодор (Крым) при температуре воды 22°С (рис. 2), где в темное время суток личинки всех стадий развития находились в значительных концентрациях у поверхности воды, а с восходом солнца опускались в нижележащие горизонты. Пик концентрации личинок у поверхности отмечен в период с 23.00 до 2.00. При этом можно наблюдать своеобразные «пятна», которые перемещаются благодаря течению. Величина «пятен» зависит от размеров и географического положения участка, из которого выносятся личинки, а также от степени перемешивания водных масс (Макаров, Аблов, 1982).

Личинки мигрируют в планктоне до нахождения подходящего места для своего оседания. Изучение термических и солевых факторов одновременно со сбором материала и анализ t-, S-диаграмм дает основание полагать, что на ранних стадиях развития особи чувствительны к солевому режиму. У поверхности моря личинки были обнаружены в узком диапазоне солености – 15,8–17,9‰, тогда как колебания температуры были более значительны – 17,9–24,1°С. Воз-

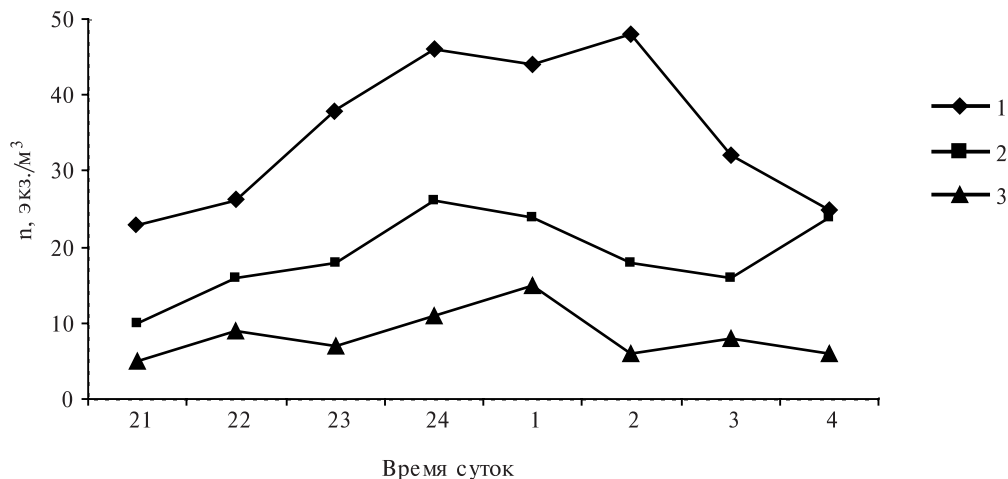


Рис. 2. Распределение личинок *L. seticaudata* в приповерхностном слое воды у мыса Ай-Тодор: 1 – микрогоризонт 0–5 см; 2 – микрогоризонт 5–25 см; 3 – микрогоризонт 25–45 см.

Fig. 2. Distribution of larvae *L. seticaudata* in the surface layer of water near Ai-Todor Cape (the Black Sea): 1 – microhorizon 0–5 cm; 2 – microhorizon 5–25 cm; 3 – microhorizon 25–45 cm.

можно, отсутствие этого вида в северо-западной части Черного моря можно объяснить значительным опреснением воды в прибрежных участках.

Приведенные ранее (Чернявский, 1884; Кобякова, Долгопольская, 1969) описания креветок из северной части Черного моря были сделаны по молодым неполовозрелым особям, что позволяет предположить следующее: после завершения последней стадии метаморфоза молодые особи расселяются в удобные близлежащие места обитания, причем происходит это преимущественно в ночное время. Часть личинок при определенных условиях уносит в море. Тот факт, что в дневное время на глубинах и вдали от берега взрослых креветок не обнаруживают, подтверждает наше предположение (Макаров, 2004) о специфическом оседлом и скрытом образе жизни креветок в прибрежных участках Черного моря.

Проведенные авторами исследования раскрыли неизвестные ранее особенности биологии *L. seticaudata*, а немногочисленность в Черном море удобных для ее обитания мест (глубоких подводных пещер), относительная редкость самой креветки и полученные новые данные ее экологии и распространения позволили рекомендовать креветку *L. seticaudata* для занесения в Красную книгу Украины.

Выводы

1. В северной части Черного моря *L. seticaudata* является постоянно обитающим и относительно многочисленным ночным видом, живущим в подводных пещерах.

2. Присутствие в пещерах личинок креветок позволяет считать, что иногда весь цикл развития вида может быть ограничен замкнутыми условиями пещеры, но для их успешного развития обязательны пелагические стадии в открытом море, где они находят объекты питания.

3. Размножение *L. seticaudata* происходит в июле–сентябре и растянуто во времени (одновременно встречаются и личинки разных стадий развития и взрослые самки с икрой).

4. Плодовитость составляет 500–600 яиц на самку, что в 2–3 раза меньше по сравнению с другими видами креветок, обитающими в Черном море.

5. Самой северной точкой встречаемости *L. seticaudata* в Средиземноморье, очевидно, является мыс Тарханкут, где образовалась особая популяция этой креветки, обитающей в пещерах.

- Долгопольская М. А.* Материалы по фенологии личиночных стадий Decapoda // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1948. — **6**. — С. 74–94.
- Ковтун О. А.* Новая находка в Черном море редкой креветки — *Lysmata seticaudata* (Decapoda, Natantia, Hippolytidae) // Вестн. зоологии. — 2006. — **40**, № 6. — С. 496.
- Кобякова З. И., Долгопольская М. А.* Отряд десятиногие // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1969. — С. 269–307.
- Макаров Ю. Н.* Высшие ракообразные (Decapoda). — Киев : Наук. думка, 2004. — 432 с. — (Фауна Украины; Т. 26, вып. 1–2).
- Макаров Ю. Н., Аблов О. А.* Формирование пространственной неоднородности в распределении личинок бентосных беспозвоночных Черного моря // II Всесоюз. съезд океанологов. — 1982. — Вып. 5. — С. 167–168.
- Чернявский В.* Прибрежные десятиногие ракообразные Понта // Тр. Харьков. об-ва естествоиспытателей. — 1884. — **13**. — 262 с.
- Băcescu M. C.* Fauna republicii socialiste Romania (Crustacea, Decapoda). — 1969. — **9**, V. 4. — 356 p.
- Belgin S., Gonlugur G.* The shrimps of the Sinop Coasts of the Black Sea (Turkey) // F. U. Fen ve Muhendislik Bilimleri Dergisi. — 2005. — **17** (1). — P. 143–150.
- Calado R., Naruso L.* Ability of Monaco shrimp *Lysmata seticaudata* (Decapoda: Hippolytidae) to control the pest glass anemone *Aiptasia pallida* (Actiniaria: Aiptasidae) // Helgoland Marine Research. — 2005. — **2**, V. 59. — P. 163–165.
- Caroli E.* *Miersia clavigera* Chun, stadio misidiformedi *Lysmata seticaudata* (Risso) // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. — 1918. — **2**. — P. 177–189.
- Couturier-Bhaud Y.* Cycle biologique de *Lysmata seticaudata* Risso (Crustace, Decapode). I. Cycle biologique des animaux adultes. II. Sexualite et reproduction. III. Etude du developpment larvaire // Vie et Milieu Serie A-Biologie Marine. — 1974. — **24**, N 3A. — P. 413–442.
- Couturier-Bhaud Y.* Analysis of chromatic phenomena in *Lismata setycaudata* (Crustacea, Decapoda) // Physiological chromatic adaption // Vie Milieu (A. Biol. Mar.). — 1975. — **2**, V. 25. — P. 251–260.
- Debelius H.* Crustacea Guide of the World. IKAN-Unterwasserarchiv. — Frankfurt-a.-M., 1999. — P. 1–321. — Foto: www.tmu.uit.no.
- Kurian C. V.* Larvae of Decapod crustacea from the Adriatic Sea // Split. Inst. za oceanograf. i ribalstvo. — 1956. — 107 p.
- Patzner R. A.* *Lismata seticaudata* (Decapoda, Crustacea) als Putzergarnele im Mittelmeer // Heldolander Wiss. Meeresuntersuchungen. — 1982. — **32**, N 2. — S. 277–230.
- Pesta O.* Die Decapoden fauna der Adria. — Leipzig : Franz Deuticke, 1918. — 500 p.