

УДК 574

ПОЛОЖЕНИЕ ЧУЖЕРОДНОГО КРАБА *RHITHROpanopeus harrisii* (CRUSTACEA DECAPODA PANOPEIDAE) В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ТАМАНСКОГО ЗАЛИВА АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2017 г. А. К. Залота¹, Г. А. Колочкина¹, А. В. Тиунов², С. В. Бирюкова³, В. А. Спиридонов¹¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия³Азовский филиал Мурманского морского биологического института КНЦ РАН, Ростов-на-Дону, Россия

e-mail: azalota@gmail.com

Поступила в редакцию 02.03.2016 г.

В работе рассматривается положение чужеродного краба *Rhithropanopeus harrisii* и ряда других массовых видов водных беспозвоночных и рыб в трофической сети прибрежной экосистемы Таманского залива Азовского моря. Основу трофической сети залива составляют фитопланктон, макрофиты (водоросли и морские травы), а также тростник, использующий для фотосинтеза атмосферный углерод. С помощью анализа изотопного состава азота и углерода показано, что хотя в заливе доминируют морские травы, консументы низших трофических уровней (такие как *Cerastoderma glaucum*, *Porifera* gen. sp., *Gammarus aequicauda*, *Deshayesorchestia deshayesii* и *Idotea balthica*) только частично зависят от органического углерода высшей водной растительности, используя совокупность разнообразных источников первичной продукции. Выявлена преимущественная роль объектов животного происхождения в питании краба-вселенца. В Таманском заливе *R. harrisii* занимает тот же трофический уровень, что и хищники/падальщики: рыбы-бенитофаги (*Syngnathus nigrolineatus*, *Gobius* spp.), аборигенный краб *Pilumnus hirtellus* и креветка *Palaemon adspersus*.

DOI: 10.7868/S0030157417020216

ВВЕДЕНИЕ

Краб Харриса, *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841), был занесен в Европу с Атлантического побережья Америки в конце 19 века [29]. Впоследствии он широко распространился по побережью западной Европы, образовал популяции в Балтике и был найден в Средиземном море [19, 35, 55]. В водах СССР он впервые был найден в 1936 г. [12]. Затем краб распространился вдоль побережья северо-западной части Черного моря и по всему Азовскому морю, а также по мелководной части Каспийского моря [19]. В настоящее время *R. harrisii* может считаться полностью натурализовавшимся в Азовском море [11, 16, 55]. Одним из типичных местообитаний краба Харриса является Таманский залив Азовского моря.

Для понимания роли этого вида-вселенца в экосистемах необходимо определить его положение в трофической сети, основные источники питания и потенциальные виды-конкуренты местной биоты. Среди аборигенных видов декапод в качестве потенциального конкурента краба Харриса можно рассматривать краба *Brachynotus sexdentatus*, до вселения *R. harrisii* обитавшего в Азовском море повсеместно [2]. Однако, начиная с 2000-х гг., *B. sexdentatus* в Азовском море не отмечался [5, 9, 11, 22]. Работы, описывающие питание *R. harrisii* на основе

анализа содержимого желудков, в основном проводились в Балтийском море [7, 30, 38, 52]. Преобладание тех или иных видов в составе пищи крабов зависит от места обитания и доступной пищи [38, 42, 52]. Однако анализ содержимого желудков не всегда дает полное представление о положении того или иного вида в трофической сети, поскольку неизбежно ограниченные выборки отражают лишь узкий круг пищевых объектов, потребленных незадолго до сбора проб. Кроме того, интенсивная переработка пищи в желудках ракообразных затрудняет определение объектов [1].

Анализ изотопного состава азота и углерода (соотношения ¹³C/¹²C и ¹⁵N/¹⁴N) позволяет получить интегрированную во времени информацию о трофических связях организмов, и поэтому широко используется в изучении структуры трофических сетей в наземных и в водных сообществах [43, 47, 48]. Соотношение ¹²C и ¹³C в тканях консументов мало меняется с трофическим уровнем и может указать на источник органического углерода в пищевой цепи [36, 46, 49]. В свою очередь, содержание ¹⁵N увеличивается на 3–4‰ на каждом трофическом уровне [31, 44, 46, 48]. При помощи этого метода показано, что крупные особи *Rhithropanopeus harrisii* занимают высокий уровень в бентосной трофической сети Балтийского

моря, наравне с рыбами и другими консументами высших трофических уровней [24].

Основная цель исследования — определение положения краба Харриса в трофической сети Таманского залива. Для этого был проведен изотопный анализ азота и углерода в тканях ряда донных организмов, и выявлены основные источники органического углерода, составляющего основу локальной трофической сети. Основной проверяемой гипотезой было высказанное ранее [7, 38] предположение о значительной роли растительных остатков в питании краба Харриса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследований. Таманский залив Азовского моря примыкает с востока к Керченскому проливу и частично отделен от него двумя косами — Чушкой и Тузлой. Его площадь составляет около 350 км², глубины не превышают 6 м. Залив лишен источника постоянного пресного стока и поэтому несколько солонее Азовского моря (13–19‰) [3]. Гидрологический режим залива определяется преобладающей циркуляцией вод в Керченском проливе, существенно зависящей от поля ветра [17]. Для залива характерны обширные плотные заросли макрофитов, в которых доминируют морские травы, занимающие прибрежную зону большей части побережья залива и распространяющиеся до глубины около 3 м, и заросли тростника, приуроченные преимущественно к кутовым частям вторичных заливов и побережью косы Чушка [4, 23].

Описание донного сообщества в месте сборов крабов. Для общей характеристики донных сообществ на участке сбора краба-вселенца (мелководье у пос. Сенной, координаты точки сбора 45.27933° с.ш. 36.95785° в.д.), был проведен отбор макрозообентосных проб и описание проективного покрытия макрофитов. Три пробы макрозообентоса (площадь каждой 0.0095 м²) были собраны водолазами 3 июля 2013 г. на глубине 1.5 м. Пробы были промыты через сито с диаметром ячеек 0.5 мм и зафиксированы 4% формалином на морской воде. Идентификация животных проводилась с использованием бинокулярного микроскопа МБС с увеличением 10–40×, с использованием литературы по определению региональных фаун [8, 14]. Для каждого вида определяли сырую биомассу (при спиртовой фиксации) и численность в пересчете на 1 м².

Сбор материала для анализа стабильных изотопов. Крабы *Rhithropanopeus harrisi* были собраны на мелководье (глубина от 0 до 1 м), у поселка Сенной в августе 2012 года, вместе с *Cerastoderma glaucum*, а так же в июле 2013 вместе с *Pilumnus hirtellus*, *Gobius* spp., *Syngnathus nigrolineatus*, *Idotea balthica*, *Mytilus galloprovincialis* и *Deshayesorchestia*

deshayesii и растительностью, которая присутствует только летом (*Charophyceae* spp. и *Zostera noltei*). Кроме того, растения и представители донной фауны для изотопного анализа были собраны в марте 2013 г. на других участках внутренней части Таманского залива. Макрофиты *Zostera marina* и *Cystoseira* sp. были собраны в районе поселка Гаркуши (глубина около 1.5–2 м), вместе с животными: *Mytilus galloprovincialis*, *Idotea balthica*, *Porifera* gen. sp., *Gammarus aequicauda*, *Palaemon adspersus*. В это же время были взяты пробы *Phragmites australis* и штормовые выбросы морской травы (в основном *Zostera* sp.) в Динском заливе вместе с *Cerastoderma glaucum* и *Deshayesorchestia deshayesii* (таблица, рис. 1).

Для изотопного анализа листья и стебли растительного материала были очищены скальпелем и промыты в морской воде. Макрофиты из штормовых выбросов были использованы для анализа целиком без промывания. У животных, по возможности, были отобраны мышцы (у всех крабов, рыб, креветок и двустворок). Наиболее мелкие организмы, (амфиподы и изоподы) использовались целиком.

Весь материал был заморожен (–20°C) в пластиковые пробирках и перевезен в лабораторию. Перед анализом образцы были высушены до постоянного веса в течение 5–7 дней при 80°C, перетерты в порошок в ступке и упакованы в оловянную фольгу (по 200–500 животных и около 1500 мкг растительных тканей).

Изотопный анализ был проведен с помощью изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus и элементного анализатора Thermo Flash 1112 в Центре коллективного пользования при Институте проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН.

Соотношение стабильных изотопов представлено в промилле (‰), согласно формуле:

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{проба}}/R_{\text{эталон}}) - 1] \times 1000,$$

где R = отношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ для углерода и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ для азота в пробе и эталоне (VPDB для $\delta^{13}\text{C}$ и атмосферный N_2 для $\delta^{15}\text{N}$). Аналитическая погрешность определения изотопного состава (SD при анализе лабораторного стандарта, $n = 6-8$) не превышала 0.2‰.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Донное сообщество на участке сборов крабов. Основными средообразующими организмами в прибрежных мелководьях Таманского залива являлись морские травы. В районе отбора проб у пос. Сенной в июле проективное покрытие zostеры и рдестов достигало 90%. Бурые водоросли, обычные для Черноморского побережья Кавказа, *Cystoseira* spp., были здесь крайне редки, их присутствие было приурочено к отдельно встречаю-

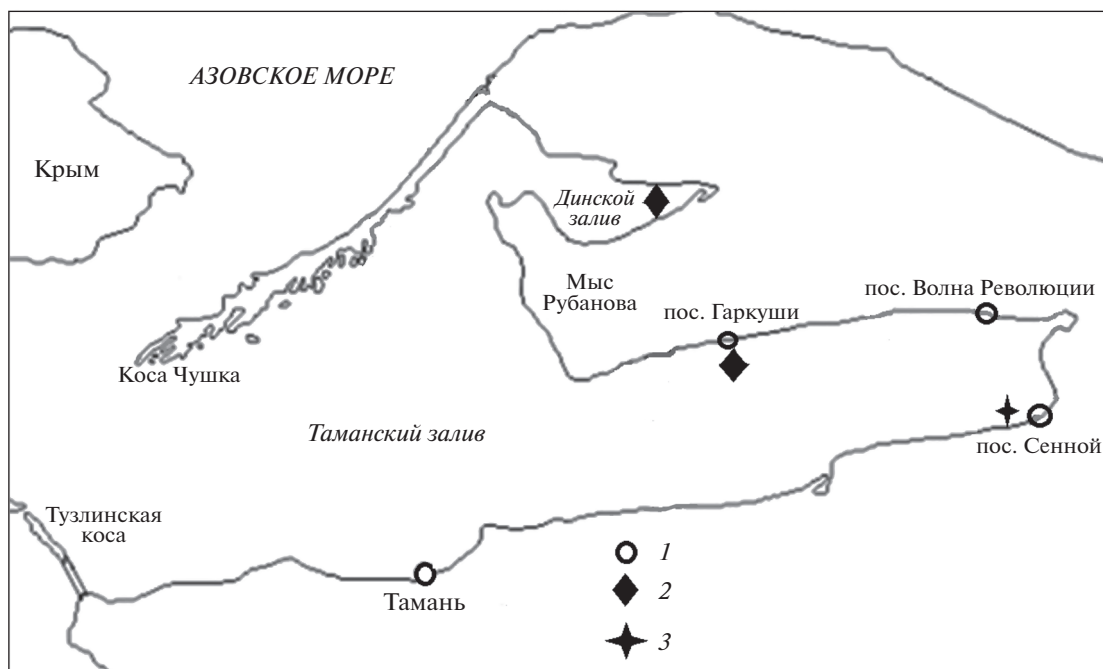


Рис. 1. Схема сбора организмов для изотопного анализа в Таманском заливе. 1 – Название населенных пунктов; 2 – сборы организмов в марте 2013 г., 3 – летние сборы 2012–2013 гг.

щимся твердым предметам (камням, антропогенным объектам). Значительную роль играли зеленые нитчатые и харовые водоросли.

В Динском заливе были отмечены заросли тростника (*Phragmites australis*), располагающиеся прерывисто вдоль береговой линии и имеющие разную ширину и покрытие. В точке отбора проб у пос. Сенной, тростник произрастал узкой полосой вдоль берега и полностью смывался во время зимних штормов и заново отрастал летом (личные наблюдения авторов). В районе пос. Гаркуши были отмечены как прерывистые заросли тростника, так и обширные штормовые выбросы морской травы зостеры.

В составе донных сообществ на участке сбора краба-вселенца было идентифицировано 35 видов макрозообентосных животных, включая краба Харриса. Самые многочисленны таксоны – Polychaeta и Arthropoda (по 10 видов), за ними следовали Gastropoda (5 видов), Bivalvia (3 вида) и одним видом были представлены Nemertini, Olygochaeta, Platyhelminthes, Anthozoa (*Sagartiidae* sp.), Phoronida, Insecta (*Chironomidae* spp.). Численность макрозообентоса на данной станции составляла 26703 экз/м². Наиболее многочисленными организмами были многощетинковые черви из семейства Spionidae и Capitellidae, доминировал по численности *Heteromastus filiformis* (Capitellidae). Наибольший вклад в биомассу вносили двусторчатые моллюски – *Loripes lucinalis* и *Mytilus galloprovincialis*. Благодаря этим видам биомасса достигала 542.3 г/м². В одной из проб был отмечен

один краб *Rhithropanopeus harrisi*, он не был включен в расчёт численности и биомассы, т.к. является активно перемешающимся. Биомасса экземпляра составляла 47 г.

Результаты изотопного анализа. Величины $\delta^{13}\text{C}$ первичных продуцентов варьировали от -26.0‰ до -7.7‰ (таблица). Были выделены 3 основные группы растительности: растущий на берегу и относимый нами к наземной растительности тростник с величиной $\delta^{13}\text{C}$ около -26.0‰ ; водоросли-макрофиты с величиной $\delta^{13}\text{C}$ около -19‰ и высшие водные растения (морские травы), а также харовые водоросли с величиной $\delta^{13}\text{C} > -13\text{‰}$. Величина $\delta^{15}\text{N}$ первичных продуцентов также варьировала, но в существенно меньшем диапазоне, от 3.5 до 8.9‰. В наших сборах отсутствовали узко специализированные растительноядные животные, и выделить организмы второго трофического уровня (т.е. первичных консументов) оказалось сложно. Согласно величине $\delta^{15}\text{N}$ (на 3–5‰ выше, чем у большинства растений), трофическую позицию, сходную с позицией первичных консументов или детритофагов, могли занимать *Mytilus galloprovincialis*, *Cerastoderma glaucum*, *Porifera* gen. sp., *Gammarus aequicauda*, *Deshayesorchestia deshayesii*, из весенних сборов и молодые (летние) особи *Idotea balthica*. Большой диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ этих видов, в свою очередь, предполагает использование разных источников органического углерода.

В отличие от первичных консументов и детритофагов, основные хищники или падальщики

Результаты Изотопного анализа организмов собранных в Таманском заливе в 2012–2013 гг.

Срок	Вид	Сокр.	$\delta^{13}\text{C}$, ‰		$\delta^{15}\text{N}$, ‰		n
			средн.	ст. откл.	средн.	ст. откл.	
Животные							
авг. 12	<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	Rhar	–14.9	0.5	13.0	0.9	12
авг. 12	<i>Cerastoderma glaucum</i>	Cergla	–16.7	0.4	10.7	0.2	3
июл. 13	<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	Rhar	–15.4	0.5	12.0	0.8	4
июл. 13	<i>Pilumnus hirtellus</i>	Pilum	–14.3	0.4	12.9	0.4	3
июл. 13	<i>Gobius</i> spp.	Goby	–14.7	<u>0.4</u>	12.2	<u>1.9</u>	2
июл. 13	<i>Syngnathus nigrolineatus</i>	Syng	–14.0	0.4	13.8	1.1	3
июл. 13	<i>Idotea balthica</i>	Idot	–8.6	2.0	9.8	0.4	5
июл. 13	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Mytgal	–19.2	0.4	10.6	0.1	3
июл. 13	<i>Deshayesorchestia deshayesii</i>	Talit	–15.6	1.1	15.0	1.0	3
мар. 13	<i>Palaemon adspersus</i>	Palad	–14.6	0.5	13.0	1.1	4
мар. 13	<i>Idotea balthica</i>	Idot	–15.1	0.7	12.0	0.2	3
мар. 13	<i>Gammarus aequicauda</i>	Gamm	–15.4		10.2		1
мар. 13	<i>Cerastoderma glaucum</i>	Cergla	–20.9	<u>0.8</u>	6.0	<u>0.1</u>	2
мар. 13	Porifera gen.sp.	Porif	–17.1		10.1		1
мар. 13	<i>Deshayesorchestia deshayesii</i>	Talit	–16.4	0.4	9.4	0.4	7
мар. 13	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Mytgal	–19.9	0.6	10.7	0.3	6
Растения							
июл. 13	<i>Zostera noltei</i>	Znol	–9.1	0.8	5.1	2.6	3
июл. 13	<i>Charophyceae</i> sp.	Charo	–7.7	0.6	3.5	0.5	6
июл. 13	Нитчатка	Filam	–19.3	0.3	8.6	0.1	3
мар. 13	<i>Zostera marina</i>	Zmar	–12.1		8.9		1
мар. 13	<i>Cystoseira</i> sp.	Cyst	–17.7		7.1		1
мар. 13	Выбросы травы	Pwash	–11.0		4.5		1
мар. 13	<i>Phragmites australis</i>	Pharg	–26.0	<u>2.2</u>	5.1	<u>0.9</u>	2

Примечание. Сокр – сокращенное название организмов, используемое на рисунках; Срок – время сбора проб; Средн. – средние величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$; Ст. Откл. – стандартным отклонением этих величин; n – количество проанализированных особей. При n = 2 вместо стандартного отклонения приведена разница между двумя измерениями (подчеркнуто).

(*Syngnathus nigrolineatus*, *Gobius* spp., *Pilumnus hirtellus*, *Palaemon adspersus*) имели довольно узкий диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ (от –15.4 до –14‰) и $\delta^{15}\text{N}$ (от 11.8 до 13.8‰) (рис. 2). *Rhithropanopeus harrisi*, вне зависимости от времени сбора, также попадал в группу хищников/падальщиков. К этой же группе примыкали крупные особи *Idotea balthica* из мартовских сборов ($\delta^{15}\text{N} = 12.0$). Максимальная величина $\delta^{15}\text{N}$ (15.0‰) отмечена у морских блох *Deshayesorchestia deshayesii* из летних сборов. Причины аномально высокого содержания ^{15}N у этого детритофага не ясны, но могут быть связаны со спецификой его местообитаний (выбросы растительности на урзе воды).

ОБСУЖДЕНИЕ

Первичные продуценты. В Таманском заливе основными продуцентами являются фитопланктон, высшие водные растения, водоросли-макрофиты, и тростник, растущий по берегам залива. Другие значительные источники органического углерода в Таманском заливе маловероятны, так как сток пресных вод практически отсутствует, и на берегах нет лесов, которые могли бы вносить в водоем органическое вещество в виде листового опада.

В нашем исследовании были получены данные об изотопном составе тростника, водорослей-макрофитов и морских трав, но анализ образцов фитопланктона был невозможен по техническим причинам. Как видовой состав, так и изотопный состав фитопланктона может существенно меняться в течение года [48]. Кроме того, возникают серьезные технические проблемы разделения фитопланктона и мертвой органической взвеси, которая может иметь иное, не связанное с фитопланктоном происхождение. Для аккуратного вычисления среднего изотопного состава планктонной составляющей в трофической сети необходимо собирать и анализировать данные несколько раз в течение года, и иметь хорошее представление о долговременной динамике фитопланктонной популяции в районе исследования. Эти условия трудно соблюсти, поэтому для оценки примерного изотопного состава фитопланктона было предложено использовать анализ тканей моллюсков-фильтраторов, например мидий (*Mytilidae*) [48]. При использовании наших данных по мидиям (таблица) и средней величины “трофического фракционирования” [$\delta^{13}\text{C} -0.4‰$ и $\delta^{15}\text{N} -3.4‰$, Post, 2002] были получены следующие

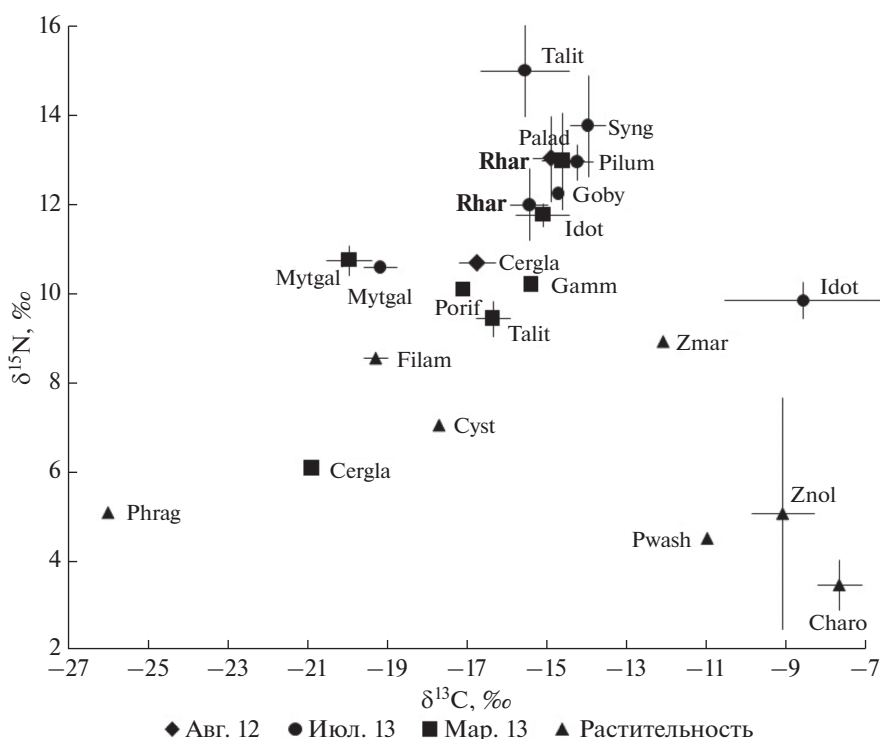


Рис. 2. Изотопный состав углерода и азота (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) бентосных беспозвоночных и первичных продуцентов. Средние и стандартное отклонение при $n > 2$. Сокращения подписей приведены в таблице. Обозначения животных разделены по срокам сбора; растительность обозначена одним значком вне зависимости от времени сбора.

шие ориентировочные значения для фитопланктона: $\delta^{13}\text{C} = -20.3 \pm 1.2$ и $\delta^{15}\text{N} = 7.3 \pm 0.8$. Эти данные необходимо использовать с долей осторожности, так как, несмотря на выборочное питание мидии, фитопланктон не является единственным источником ее пищи. Так, в Кильском заливе зоостера и фукус добавляют от 0.5 до 6.5% в состав питания мидий [53]. Кроме того, мидии питаются как фитопланктоном, так и микрозоопланктоном [54], который занимает второй уровень в трофической сети и сдвигает изотопный состав мидий в сторону большего содержания тяжелого азота. Несмотря на возможные неточности и ошибки, полученная нами оценка близка к оценке изотопного состава фитопланктона в разных морях [32, 37].

Консументы низших трофических уровней. В наших сборах отсутствуют животные, специализирующиеся на использовании какого-либо одного источника первичной продукции, возможно за исключением мидий (см. выше). Наиболее низкое содержание тяжелого изотопа азота отмечено у сердцевидки *Cerastoderma glaucum*, собранных в Динском заливе в марте 2013 г. Эти образцы по изотопному составу $\delta^{13}\text{C}$ были близки к тростнику. Скорее всего, значительная часть органической взвеси, которую с помощью фильтрации усваивает сердцевидка в этом районе, имеет тростниковое происхождение. Августовская *C. glaucum*, собранная в районе с малым количе-

ством тростника, по изотопному составу была близка к мидии, но несколько обогащена тяжелым углеродом, что указывает на ее питание, как фитопланктоном, так и сестоном макрофитного происхождения.

Морские блохи как ранней весной, так и летом были собраны в макрофитных (в основном *Zostera* spp.) выбросах. *Deshayesorchestia deshayesii*, собранные в марте, имели изотопный состав, схожий с бокоплавом, который питается обрастаниями, детритом и водорослями [40]. Однако *D. deshayesii* из летних сборов имели весьма высокое содержание тяжелого изотопа азота. В летнее время выбросы создают благоприятный субстрат для большого количества разнообразных животных, таких как личинки насекомых и олигохеты (наши наблюдения) и, возможно, нематоды (для обнаружения которых требуется микроскопическое исследование, которое мы не проводили). Эти животные могут служить питанием для морских блох и, таким образом, приводить к более высокой величине $\delta^{15}\text{N}$ в их тканях. В летнее время величины $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ морских блох имеют больший разброс, чем зимой, что, в свою очередь, может отражать большее разнообразие в составе пищи.

Существенные различия между зимним (которое отражается в весенних сборах) и летним питанием также наблюдаются у *Idotea balthica*. Этот вид часто рассматривается как растительный

[27, 28, 33]. Однако, *I. balthica* в зимнее время более крупные и имеет довольно высокий уровень $\delta^{15}\text{N}$ (12.0‰) а так же $\delta^{13}\text{C}$ (–15.1‰) близкие к показателям крабов и рыб, что может указывать на некрофагию, т.е. поедание пищи животного происхождения. Мы в свою очередь наблюдали, как *I. balthica* поедает мертвых рыб и крабов. В июле *I. balthica* поедает более мелкие и, скорее всего, питается обрастаниями или непосредственно макрофитами. Летом идотеи существенно отличаются по изотопному составу от всех остальных животных, рассмотренных в этой статье. Величина $\delta^{13}\text{C}$ предполагает прямую зависимость от углерода высших водных растений и харовых водорослей.

Краб Харриса и другие консументы высоких уровней. Наше исследование показало, что краб *Rhithropanopeus harrisia* занимает достаточно высокий трофический уровень в прибрежной экосистеме Таманского залива, попадая в группу хищников/падальщиков. В эту группу входят также рыбы *Syngnathus nigrolineatus*, *Gobius* spp., десятиногие ракообразные (*Pilumnus hirtellus*, *Palaemon adspersus*), в зимний период также и крупные идотеи (*Idothea balthica*). Эти животные образуют на диаграмме (рис. 2) плотную группировку с близкими показателями $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Они находятся выше первичных потребителей по $\delta^{15}\text{N}$ оси и в центре оси $\delta^{13}\text{C}$. Величины $\delta^{13}\text{C}$ хищников/падальщиков предполагают, что они замыкают пищевые цепи, идущие от разных источников первичной продукции: фитопланктона, водорослей и высшей водной растительности.

Различия изотопного состава представителей высшего трофического уровня невелики (стандартные ошибки перекрываются), поэтому судить о возможных различиях в характере их питания сложно. Судя по данным изотопного анализа, бычки, рыба-игла, креветки и крабы могут быть пищевыми конкурентами.

По результатам исследований содержимого желудков известно, что бычки в Азовском море питаются преимущественно моллюсками, в частности сердцевиной, однако также было показано, что молодь бычка кругляка и Сирмана имеет широкий спектр питания животной пищей с преобладанием ракообразных [10, 20, 21].

Питание *Palaemon adspersus* в Таманском заливе и Азовском море ранее не изучалось. В других районах для этого вида, как и для других креветок-палемонид, характерно потребление небольших бентосных организмов, в основном полихет и ракообразных. Кроме того, в составе пищевого комка отмечается существенная доля детрита растительного происхождения [1].

Питание краба *Rhithropanopeus harrisia* изучалось методом исследования содержимого желудков несколькими авторами. Туробовски [52] и Сзударски [51] указывают в качестве основных

источников пищи краба в Мертвой Висле *Nereis diversicolor*, *Mytilus edulis*, *Dreissena polymorpha*, *Cordylophora crispina*, мертвую органику животного происхождения, а также растения *Cladophora* sp. и *Enteromorpha* sp. Туробовски [52] указывает на возможность канибализма у крабов Харриса, не приводя, однако, подробных данных. В своей статье он так же ссылается на Кинне и Ротаува [41], которые утверждают, что в Кильском канале крабы питаются гастроподами и *Gammarus* sp., а так же водорослями *Enteromorpha* sp. и *Ulva* sp. Питание крабов в Вислинском Заливе рассматривалось несколькими авторами. По данным Мурина и Резниченко [15], пища крабов состоит в основном из *Neomysis vulgaris* и *Nereis diversicolor* и личинок Chironomidae; Куджава [42] упоминает *Dreissena polymorpha* в качестве основной пищи. В более ранних работах, проведенных в Черноморско-Азовском бассейне, было показано, что краб питается как растительной, так и животной пищей, но не нападает на живую добычу [13, 18]. Напротив, Форстрем с соавторами [34] на основе экспериментов показали, что краб Харриса способен активно добывать как подвижную, так и неподвижную добычу. Более поздние работы указывают на высокую частоту встречаемости и высокую долю растительных остатков в пищевом комке ([38] – в Вислинском и Гданьском заливах, [30] – в эстуарии реки Одра). Колесниченко [6], в свою очередь, утверждает, что пища растительного происхождения преобладает как в Вислинском, так и в Таманском заливе. Во время наших исследований мы наблюдали как *R. harrisia* поедает бычков и рыба-иглу, хотя и не видели процесса поимки.

В большинстве указанных работ, особенно в более поздних, указывается, что значительную долю в пищевом комке составляет “детрит”, при этом не вполне ясно, что именно авторы имеют в виду. Происхождение детрита сложно определить в желудке крабов, так как пища сильно размолота. Хегеле-Дрива и Нормант [38] в своей работе различают “переработанную пищу” и “детрит”, не указывая способа различить между этими категориями. В совокупности переработанная пища и детрит может быть как растительного, так и животного происхождения и составлять большую часть рациона. В целом, анализ содержимого желудков сам по себе не дает полной и точной картины питания вида. Состав желудков отражает пищевые предпочтения, и возможности добычи пищи конкретными особями в данный момент и в данном месте.

Представления о потреблении креветками и крабами значительного количества растительной пищи расходятся с нашими данными по изотопному составу, который у этих крабов оказался сходным с рыбами-бентофагами, очевидно не потребляющими в заметном количестве объекты растительного происхождения. Другими авторами, также с помощью изотопного анализа, было

показано, что краб Харриса занимает достаточно высокий трофический уровень, рядом с креветками и рыбами бентофагами, как в природном ареале [45], так и в районе недавнего вселения в Балтийском море [24]. При этом Аарнио с соавторами [24] утверждают, что мелкие крабы (с шириной карапакса менее 12 мм) находятся на втором трофическом уровне, и растительная пища преобладает в их рационе. Это расходится с результатами, представленными Хегеле-Дрива и Нормант [38], где на основе анализа содержимого желудков было показано, что состав пищи не отличается у крабов разного размера, хотя размер самих жертв увеличивается с размером краба.

Расхождение результатов исследования с применением изотопного анализа с данными исследования содержимого желудков, возможно, объясняется различием в скорости переработки растительной и животной пищи в пищеварительной системе крабов и креветок. По всей видимости, скорость переработки растительной пищи у этих организмов превышает скорость переработки пищи животной, а усвояемость растительных остатков сравнительно ниже [25, 26, 39]. В этом случае растительные остатки будут накапливаться в желудке крабов и креветок и давать смещенную картину характера питания. Возможно также, что круг потребляемых крабами и креветками организмов (растения, моллюски, полихеты, ракообразные, мертвая рыба) охватывает организмы большего числа трофических уровней, чем у рыб (преимущественно моллюски у бычков и ракообразные у рыбы-иглы). Таким образом, “усредненный” трофический уровень декапод оказывается примерно таким же, как у рыб, хотя в реальности они питаются на двух или даже трех трофических уровнях.

В Таманском заливе до вселения *R. harrisi* уже присутствовало два вида краба: *Pilumnus hirtellus* и *Brachynotus sexdentatus*. Данные по питанию волосатого краба *P. hirtellus* в литературе отсутствуют. По нашим данным, этот краб занимает в Таманском заливе сходные с *R. harrisi* местообитания [55]. Их близкие изотопные показатели (рис. 2) позволяют говорить о том, что круг пищевых объектов этих видов в значительной степени перекрывается. Однако *P. hirtellus* может достигать больших размеров, чем *R. harrisi* (максимальная ширина карапакса обнаруженных нами особей 36 мм у первого и 24 мм у второго вида) и имеет более мощные клешни с выраженной асимметрией. Большая клешня *P. hirtellus* приспособлена для разрушения твердых объектов, таких как раковины моллюсков [50]. Возможно, что волосатый краб и краб Харриса в Таманском заливе различаются по характеру питания, и первый (аборигенный) вид в большей степени потребляет моллюсков, а второй (чужеродный) — ракообразных и полихет, широко представленных, как показывают наши данные количественной обработки бентоса, в составе донных

сообществ Таманского залива. Ранее в Таманском заливе встречался еще один местный вид крабов *B. sexdentatus*, который в наших исследованиях в 2008–2014 гг. обнаружен не был [55]. Не находят этот вид в настоящее время (2000-е гг.) и в Азовском море, где он был когда-то многочислен [2], и где теперь распространен краб Харриса [5, 11]. Будучи сходным по размерам с *R. harrisi*, *B. sexdentatus* мог в большей степени быть пищевым конкурентом для этого вида, занимая сходные с ним биотопы. Это обстоятельство могло сыграть свою роль в исчезновении брахинотуса из Таманского залива.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основываясь на полученных результатах можно обрисовать общие характеристики трофической сети мелководья Таманского залива и положения в ней чужеродного вида — краба *Rhithropanopeus harrisi*. Первичные продуценты (фитопланктон, морские травы, водоросли-макрофиты и тростник) значительно варьируют по величине $\delta^{13}\text{C}$, и имеют более низкое содержание тяжелого изотопа азота по сравнению с последующими трофическими уровнями. Некоторые массовые консументы, близкие ко второму трофическому уровню, используют преимущественно один источник первичной продукции (потребление фитопланктона мидиями), но для большинства исследованных животных характерно участие в пищевых цепях, идущих от нескольких источников. Донные хищники представлены на мелководье Таманского залива крабами *R. harrisi* и *P. hirtellus*, креветками *P. adspersus*, бычками и рыбой-иглой. Судя по изотопному составу, все хищники сходны по трофическому уровню. Наши данные, таким образом, не подтверждают гипотезу о преимущественной роли объектов растительного происхождения в питании чужеродного краба Харриса. Являясь хищником-полифагом, этот вид при его высокой численности и повсеместном распространении в Азовском море может оказывать существенное влияние на структуру и функционирование донных сообществ.

Мы выражаем глубокую благодарность У.В. Сиماковой за предоставления данных по водной растительности и помощь в полевых исследованиях. Мы также признательны участникам совместной экспедиции с Институтом Аридных зон Южного научного центра РАН, 2012 г. по Краснодарскому побережью Черного и Азовского морей, Морскому отряду Фанагорийской археологической экспедиции под руководством С.В. Ольховского и А.А. Ковалевскому за поддержку во время полевых работ.

Экспедиционные работы проведены за счет 23-й программы Президиума РАН. Данное исследование поддержано РФФИ (проекты № 13-04-01127 и № 15-04-01870).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буруковский Р.Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград: Изд-во КГТУ, 2009. 408 с.
2. Воробьев В.П. Бентос Азовского моря // Тр. АзЧерНИРО. 1949. Вып. 13. 195 с.
3. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. V. Азовское море. СПб.: Гидрометеиздат, 1991. 237 с.
4. Громов В.В., Шевченко В.Н., Афанасьев Д.Ф. Фитобентос Таманского залива и Керченского пролива // Основные проблемы рыбного хозяйства и охрана рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сб. научн. тр. М.: Нац. рыбные ресурсы, 2002. С. 170–176.
5. Иванов Д.А., Синегуб И.А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Karana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Sinearca cornea* // Проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна. Материалы III Международной конференции, 10–11.11.2007 г. Керчь: ЮгНИРО, 2008. С. 45–51.
6. Колесниченко А.И., Сравнительная характеристика питания краба *Rhithropanopeus harrisi* в Вислинском заливе Балтийского и Таманском заливе Черного морей // Магистерская дис. Калининград: Калининградский государственный технический университет, 2014.
7. Колесниченко А.И., Буруковский Р.Н., Марин И.Н. Состав пищи краба-вселенца *Rhithropanopeus harrisi* (Raporoidea, Brachyura, Decapoda) в Вислинском заливе Балтийского моря // Поволжский экологический журнал. 2014. № 4. С. 508–515.
8. Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. Москва: Товарищество науч. изд. КМК, 2005. 627 с.
9. Литвиненко Н.М., Евченко О.В. Изменение качественного и количественного состава зообентоса Азовского моря после зарегулирования реки Дон. // II международная конференция “Проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна”. Керчь: ЮгНИРО, 2006. С. 36–41.
10. Лус В.Я. Питание бычков (сем. Gobiidae) Азовского моря // Тр. Ин-та океанологии. 1963. № 62. С. 96–127.
11. Макаревич П.Р., Любин П.А., Ларионов В.В. Основные тенденции динамики структуры фитопланктонных и бентосных сообществ в Азовском море // Экология. 2000. № 6. С. 444–448.
12. Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Докл. АН СССР, 1939. Т. 23. № 8. С. 25–26.
13. Мордохай-Болтовской Ф.Д. О вселении нового вида краба в бассейн Дона // Природа. 1952. № 1. С. 113.
14. Мордохай-Болтовской Ф.Д., Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1968 Т. I–III. 1311 с.
15. Мурина В.В., Резниченко О.Г. Об аутоаклиматизации краба *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* (Maitland) в Вислинском заливе // Тр. Всес. гидробиол. общ. 1960. № 10. С. 255–264.
16. Набоженко М.В., Шохин И.В., Булышева Н.И. Зообентос // Чужеродные виды в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Черного море / Ред. Матишов Г.Г. и Болтачев А.Р. Ростов на Дону: Южный научный центр РАН, 2010. С. 17–27.
17. Овсиенко С.Н., Фашук Д.Г., Зацепя С.Н. и др. Шторм 11 ноября 2007 г. Хроника событий, математическое моделирование и географо-экологический анализ // Тр. ГОИН. Т. 211. 2008. С. 308–340.
18. Резниченко О.Г. Питание некоторых донных ракообразных Азовского моря. Аннотации к работам, выполненным ВНИРО в 1956. Сборник первый. 1958. С. 48–52.
19. Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоаклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*: Crustacea, Brachyura) // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1967. № 85. С. 136–177.
20. Рейх Е.М. Питание молоди бычка-кругляка в Обиточном заливе Азовского моря, Проблемы промысловой гидробиологии // Тр. ВНИРО. М.: Изд-во Пищевая промышленность, 1969а. Т. 65. С. 310–316.
21. Рейх Е.М. Питание молоди бычка-сирмана Азовского моря, Проблемы промысловой гидробиологии // Тр. ВНИРО. М.: Изд-во Пищевая промышленность, 1969б. Т. 65. С. 317–325.
22. Сергеева Н.Г., Буркатский О.Н. Макробентос восточной части Азовского моря осенью 2000 г. // Экология моря. 2002. Т. 61. С. 29–35.
23. Спиридонов В.А., Колючкина Г.А., Беляев Н.А. и др. Современное состояние макрзообентоса ультрамелководной зоны Таманского залива Азовского моря // Океанология, 2016. Т. 56. № 2. С. 266–277.
24. Aarnio K., Törnroos A., Björklund C., Bonsdorff E. Food web positioning of a recent coloniser: the North American Harris mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in the northern Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2015. V. 10. № 4. P. 399–413.
25. Al-Mohanna S. Y., Nott J. A. R-cells and the digestive cycle in *Penaes semisulcatus* (Crustacea: Decapoda) // Mar. Biol. 1987. V. 95. P. 129–137.
26. Barker P. L., Gibson R. Observations on the feeding mechanism, structure of the gut, and digestive physiology of the European lobster *Homarus gammarus* (L.) (Decapoda: Nephropidae) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1977. V. 26. P. 297–324.
27. Bell T. M., Sotka E. E. Local adaptation in adult feeding preference and juvenile performance in the generalist herbivore *Idotea balthica* // Oecologia. 2012. V. 170. P. 383–393.
28. Boström C., Mattila J. Effects of isopod grazing: an experimental comparison in temperate (*Idotea balthica*, Baltic Sea, Finland) and subtropical (*Erichsonella tenuata*, Gulf of Mexico, U.S.A.) ecosystems // Crustaceana. 2005. V. 78. № 2. P. 185–200.
29. Buitendijk A. M., Holthuis L. B. Note on the Zuiderzee crab, *Rithropanopeus harrisi* (Gould) subspecies *tridentatus* (Maitland) // Ministerie van Onderwijs, Kunsten en Wetenschappen Zoologische Mededelingen Uitgegeven Door Het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden Deel. 1949. XXX. № 7. P. 95–106.
30. Czerniejewski P., Rybczyk A. Body Weight, Morphometry, and Diet of the Mud Crab, *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* (Maitland, 1874) in the Odra Estuary, Poland // Crustaceana. 2008. V. 81. № 11. P. 1289–1299.
31. DeNiro M. J., Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // Geochim. Cosmochim. Acta, 1978. V. 42. P. 495–506.

32. Deudero S., Cabanellas M., Blanco A., Tejada S. Stable isotope fractionation in the digestive gland, muscle and gills tissues of the marine mussel *Mytilus galloprovincialis* // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2009. V. 368. P. 181–188.
33. Douglass J.G., Duffy J.E. Food Web Structure in a Chesapeake Bay Eelgrass Bed as Determined through Gut Contents and ^{13}C and ^{15}N Isotope Analysis // Estuaries and Coasts. 2011. V. 34. P. 701–711.
34. Forsström T., Fowler A.E., Manninen I., Vesakoski O. An introduced species meets the local fauna: predatory behavior of the crab *Rhithropanopeus harrisi* in the Northern Baltic Sea // Biol Invasions. 2015. V. 17. P. 2729–2741.
35. Fowler A.E., Forsström T., von Numers M., Vesakoski O. The North American mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in newly colonized Northern Baltic Sea: distribution and ecology // Aquatic Invasions. 2013. V. 8. № 1. P. 89–96.
36. France R.L., Peters R.H. Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1997. V. 54. P. 1255–1258.
37. Fredriksen S. Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis // Mar. Ecol. Prog Ser. 2003. V. 260. P. 71–81.
38. Hegele-Drywa J., Normant M. Feeding ecology of the American crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Decapoda) in the coastal waters of the Baltic Sea // Oceanologia. 2009. V. 51. № 3. P. 361–375.
39. Hopkin S.P., Nott J.A. Studies on the digestive cycle of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) with special reference to the B-cells in the hepatopancreas // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1980. V. 60. P. 891–907.
40. Kevrekidis H., Koukouras Ath. Seasonal variation of abundance of *Gammarus aequicauda* (Crustacea: Amphipoda) in the Evros Delta (NE Greece) // Israel Journal of Zoology. 1989. V. 36. P. 113–123.
41. Kinne O., Rothhauwe It.W. Biologische Beobachtungen und Untersuchungen fiber die Blutkonzentration an *Iteeropanope tridentatus* Maitland (Dekapoda) // Kieler Meeresforsch. 1952. V. 8. P. 212–217.
42. Kujawa S. Biologia i hodowla kraba z Zalewu Wislano *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) subsp. *tridentata* (Maitland) // Wszzechwiat. 1957. V. 2. P. 57–59.
43. Layman C.A., Araujo M.S., Boucek R. et al. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools // Biol. Rev. 2012. V. 87. P. 545–562.
44. Minagawa M., Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between ^{15}N and animal age // Geochimica et Cosmochimica Acta. 1984. V. 48. P. 1135–1140.
45. Olsen Y.S., Fox S.E., Teichberg M., et al. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ reveal differences in carbon flow through estuarine benthic food webs in response to the relative availability of macroalgae and eelgrass // Marine Ecology Progress Series. 2011. V. 421. P. 83–96.
46. Peterson B.J., Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1987. V. 18. P. 293–320.
47. Peterson B.J. Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review // Acta Oecologica. 1999. V. 20. P. 479–487.
48. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // Ecology. 2002. V. 83. P. 703–718.
49. Rounick, J.S., Winterbourn M.J. Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems. 1986. V. 36. P. 171–177.
50. Schäfer W. Form und Funktion der Brachyurenschere // Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. 1954. V. 489. P. 1–66.
51. Szudarski M., Distribution of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) subsp. *tridentatus* (Maitland) in Poland // ICES, Baltic-Belt Seas Comm. 1963. № 73.
52. Turoboyski K. Biology and Ecology of the Crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. *tridentatus* // Marine Biology. 1973. V. 23. P. 303–313.
53. Wiedemeyer W.L., Schwamborn R. Detritus derived from eelgrass and macroalgae as potential carbon source for *Mytilus edulis* in Kiel Fjord, Germany: a preliminary carbon isotopic study // HelgolhnderMeeresunters, 1996. V. 50. P. 409–413.
54. Wong W.H., Levinton J.S. The trophic linkage between zooplankton and benthic suspension feeders: direct evidence from analyses of bivalve faecal pellets // Mar. Biol. 2006. V. 148. P. 799–805.
55. Zalota A.K., Spiridonov V.A., Kolyuchkina G.A. New method of in situ observations and census of invasive mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea Decapoda Panopeidae) applied in the Black and Azov seas // Arthropoda Selecta. 2016. V. 25. (in press).

The Trophic Position of an Alien Crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea Decapoda Panopeidae), in the Taman Bay, Sea of Azov Community

A. K. Zalota, G. A. Kolyuchkina, A. V. Tiunov, S. V. Biriukova, V. A. Spiridonov

This work is concerned with trophic web positioning of alien crab *Rhithropanopeus harrisi* and other common marine invertebrate species and fishes in benthic ecosystem of Taman Bay, Sea of Azov, shallows. The base of trophic web in this system is composed of phytoplankton, macrophytes (algae and marine grasses) as well as reed that uses atmospheric carbon for its photosynthesis. Analysis of isotopic composition of nitrogen and carbon has shown that although marine grasses are dominating primary producers in the shallows of the bay, primary consumers (such as *Cerastoderma glaucum*, Porifera gen. sp., *Gammarus aequicauda*, *Deshayesorchestia deshayesii* и *Idotea balthica*) only partially use this organic source, but rather a combination of different sources of primary production. It has been shown that the food source of the alien crab is primarily of animal origin. In the Taman Bay *R. harrisi* is on the same trophic level as other carnivores/scavengers: benthic fishes *Syngnathus nigrolineatus*, *Gobius* spp. and native crab *Pilumnus hirtellus* and shrimp *Palaemon adspersus*.