

**КРЕВЕТКИ-ФУНХАЛИИ
(DECAPODA, NATANTIA, PENAEIDAE):
СИСТЕМАТИКА, РАСПРОСТРАНЕНИЕ
И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ**

Р. Н. Буруковский, Л. Л. Роменский

Креветки-фунхалии (*Funchalia* s. lato) — маленькая группа пенеидных креветок из пяти видов, широко распространенных в Мировом океане. Информация о них ограничена фаунистическими данными, рассеянными по отдельным работам. Наличие онтогенетической изменчивости таксономических признаков (печеночный шип, редуцирующийся у взрослых особей некоторых видов фунхалий, изменение жаберной формулы) привело к тому, что существуют описания неверно идентифицированных ювенильных особей (Ramadan, 1938; Paulinose, 1974) и даже ошибочно описанных новых видов (Fujino, 1975). Точное определение большинства видов фунхалий пока возможно лишь по особям со сформированными гениталиями.

Долгое время оставалось неопределенным само положение *Funchalia* s. lato в системе пенеидных креветок. Их то сближали с подсемейством Solenocerinae (Bouvier, 1908), то выделяли в отдельную серию Funchaliae (Balss, 1925), а позднее включили в группу Penaeae из подсемейства Penaeinae (Balss, 1925; Burkenroad, 1936) из-за сходства жаберных формул. В настоящее время фунхалии, подразделенные на два рода (*Pelagopenaeus* Faxon, 1893 и *Funchalia* Johnson, 1867), остаются в подсемействе Penaeinae (Grippe, 1987). Однако они резко отличаются от всех других пенеидных креветок строением мандибул, переднего отдела желудка, яичников и редукцией борозд на карапаксе. На наш взгляд, это дает основание для их выделения в отдельное подсемейство. Отсюда цель нашей работы — уточнение систематического положения группы, создание ее определителя и краткой сводки данных по распространению и некоторым вопросам биологии наиболее массовых видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 1974—1988 гг. в различных районах Атлантического (Северо-Атлантическая конвергенция — НИС «Профессор Седлецкий», Тропическая Восточная Атлантика — НИС «Флюент»; Юго-Восточная Атлантика — рейсы 9 поисковых и исследовательских судов), Индийского (НИС «Академик Курчатов» и «Профессор Водяницкий») и Тихого (СРТМ 8081) океанов. Количество и места сбора проб приводятся ниже при характеристике отдельных видов.

Фунхалий измеряли от основания глазного стебелька до конца тельсона (общая длина — ОД) с точностью до 1 мм. Состояние репродуктивной системы у двух наиболее изученных видов оценивали по шкале стадий зрелости, в основу которой положены изменения цвета и относительных размеров гонады у свежеспойманных самок и сперматофорных ампул — у самцов.

Самки.

I стадия. Гонада тоненькая, почти прозрачная. Лежит в задней части головогруды. Плохо отличима от других органов.

II стадия. Гонада полупрозрачная, медово- или янтарно-желтая, покрытая красными звездочками хроматофоров — у *F. villosa*, мутновато-белая или серая у *F. woodwardi*. Лежит в задней части головогруды, обнимая передними рогами желудок с боков.

III стадия. Гонада с боков прикрывает передними рогами почти весь желудок, средние рога прикрывают его заднюю треть. Цвет гонады лиловато-розовый у *F. villosa*, серо-голубой у *F. woodwardi*.

IV стадия. Гонада закрывает почти весь желудок с боков и сверху. Передняя его часть видна. Цвет гонады у *F. villosa* лиловато-коричневый или коричневый, а у *F. woodwardi* — синий или сине-фиолетовый.

V стадия. Передние рога полностью закрывают желудок сверху и с боков. В abdomen задние рога не заходят. Цвет гонады у *F. villosa* — темно-коричневый до вишневого, а у *F. woodwardi* — черно-фиолетовый.

Самцы (разработана на примере *F. villosa*).

I стадия. Петазма не сросшаяся, сперматофорные ампулы в основаниях 5 переопод не различимы.

II стадия. Петазма сросшаяся. Ампулы не видны или еле просвечивают сквозь покровы.

III стадия. Петазма сросшаяся. Ампулы в виде розовой вертикальной черточки, просвечивающей сквозь покровы.

IV стадия. Ампулы в виде вытянутых красновато-розовых пятен; из половых отверстий могут торчать сперматофоры.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Подсемейство *Funchaliinae subfam. nova*

Рострум сжат с боков, короткий, не достигающий дистальных концов скафоцеритов, вооружен сверху и снизу или только сверху. Тело опушенное или неопушенное. Мандибулы с полностью редуцированным жевательным отростком. Режущий отросток в виде острого шипа, который у большинства видов вытянут в серповидно-изогнутое острие. Мандибулярные пальпы двучленистые. На вторых максиллах три эндита. Переоподы укороченные; вытянутые вперед, не заходят за дистальный край карпоцерита. Базисы и искнумы двух первых переопод вооружены шипами.

На карапаксе полностью отсутствуют цервикальная, печеночная и адростральные борозды и соответствующие им кили, но имеются более или менее выраженные разветвляющиеся продольные латеральные кили, закругленные сверху. Они тянутся от печеночной области карапакса до его заднего края.

Плевры 1-го абдоминального сегмента расширены назад и прикрывают переднюю часть плевры 2-го сегмента. На 6-м сегменте абдомена — латеральные кили. Тельсон заканчивается острием, вооружен тремя парами подвижных субдистальных шипов.

Теликум у самок в виде углубления, прикрытого с боков, а у некоторых и сверху более или менее развитыми клапанами. Петазма симметричная или асимметричная.

Передний отдел желудка, в отличие от всех остальных пенеидных креветок, представляет собою тонкостенный мешок, заполненный жидкостью у только что пойманных креветок. Задние рога яичника недоразвиты, не заходят в abdomen, или, если заходят, то лишь в переднюю часть 1-го сегмента. Передние и боковые рога чрезвычайно вариабельны по строению.

Типовой род *Funchalia* Johnson, 1867.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Тело не опушенное. На роструме имеются вентральные зубцы. Антеннальный шип отсутствует. Дистальный членик мандибулярных пальп симметричный. Режущий отросток мандибул короткий. Экзоподит уropод с диэрезисом. Петазма симметричная, теликум с большими клапанами, прикрывающими углубление семеприемника сверху.

Pelagopenaeus Burkenroad, 1934. Единственный вид *P. balboae* (Faxon, 1893).

— Тело опушенное. Рострум вооружен только сверху. Антеннальный шип имеется, дистальный членик мандибулярных пальцев асимметричный. Режущий отросток мандибул длинный. Экзоподит уropод без дизрезиса. Петазма асимметричная, боковые клапаны теликума не прикрывают сверху углубление семеприемника.

Funchalia Johnson, 1867.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *FUNCHALIA*

1. У взрослых особей имеется печеночный шип; более 10 ростральных зубцов 2

— У взрослых особей печеночный шип отсутствует; менее 10 ростральных зубцов 3

2. 6-й сегмент абдомена с коротким килем, расположенным ниже и параллельно длинному среднелатеральному килю; теликум открытый; дистальная часть длинной ветви петазмы не раздвоена, ложковидная.

F. woodwardi Johnson, 1867.

— 6-й сегмент абдомена лишь с длинным среднелатеральным килем; теликум полуприкрыт боковыми стенками, образующими нечто вроде клапанов; дистальная часть длинной ветви петазмы раздвоена.

F. danae Burkenroad, 1940.

3. Петазма с маленьким треугольным выступом на вентральной поверхности свободной дистальной части длинной ветви петазмы; теликум с маленьким срединным гребнем позади семеприемника.

F. villosa (Bouvier, 1905).

— Петазма без выступа на вентральной поверхности свободной дистальной части более длинной ветви петазмы; теликум с большим зубообразным выступом позади семеприемника.

F. taaningi Burkenroad, 1940.

Характеристика видов

Pelagopenaeus balboae (Faxon, 1893) (рис. 1, А)

Атлантический океан: 21.09.82, 23.50, 30°25' с. ш., 28°18' з. д. (банка Метеор), 1 ♀; 7.10.82, 22.30, 6°37' с. ш., 21°53' з. д. (возвышенность Сьерра-Леоне), 1 ♀ (лов на поверхности воды накидной сетью); 0°13' ю. ш., 18°13' з. д., лов ночью на поверхности: 1 ♂ ОД 81 мм, 1 ♀ ОД 94 мм, со сперматофором; 27.10.81, 5.35—7.40, 7°56' ю. ш., 0°54' в. д., глубина места 580 м, горизонт лова 580—540 м, 1 ♂ ОД 86 мм.

Индийский океан: 24.07.78, 19.20—19.50, 7°07' с. ш., 89°29' в. д., поверхностный лов, 1 ♂ ОД 95 мм; 22.07.78, 7°09' с. ш., 87°11' в. д., глубина места 3680 м, трал Айзекса—Кидда, горизонт 80 м, 1 ♂ ОД 102 мм.

Тихий океан: Целебесское море у о. Минданао, 2 ♀, поверхностный лов ночью; 27.05.81, 10°23' ю. ш., 82°24' з. д., над глубиной 4100 м, горизонт 30—6 м, 1 ♀ (преднерестовая) ОД 116 мм.

Географическое распространение. Атлантический океан: у Бермудских, Антильских и Канарских о-вов, Конго, а также 30°21' ю. ш., 14°02' з. д.; Индийский океан: Аравийское море, Тихий — Панамский залив и у о. Кокос. Ловится ночью у поверхности над глубинами более 1500 м (Burkenroad, 1936; Ramadan, 1938; Crosnier, Fo-

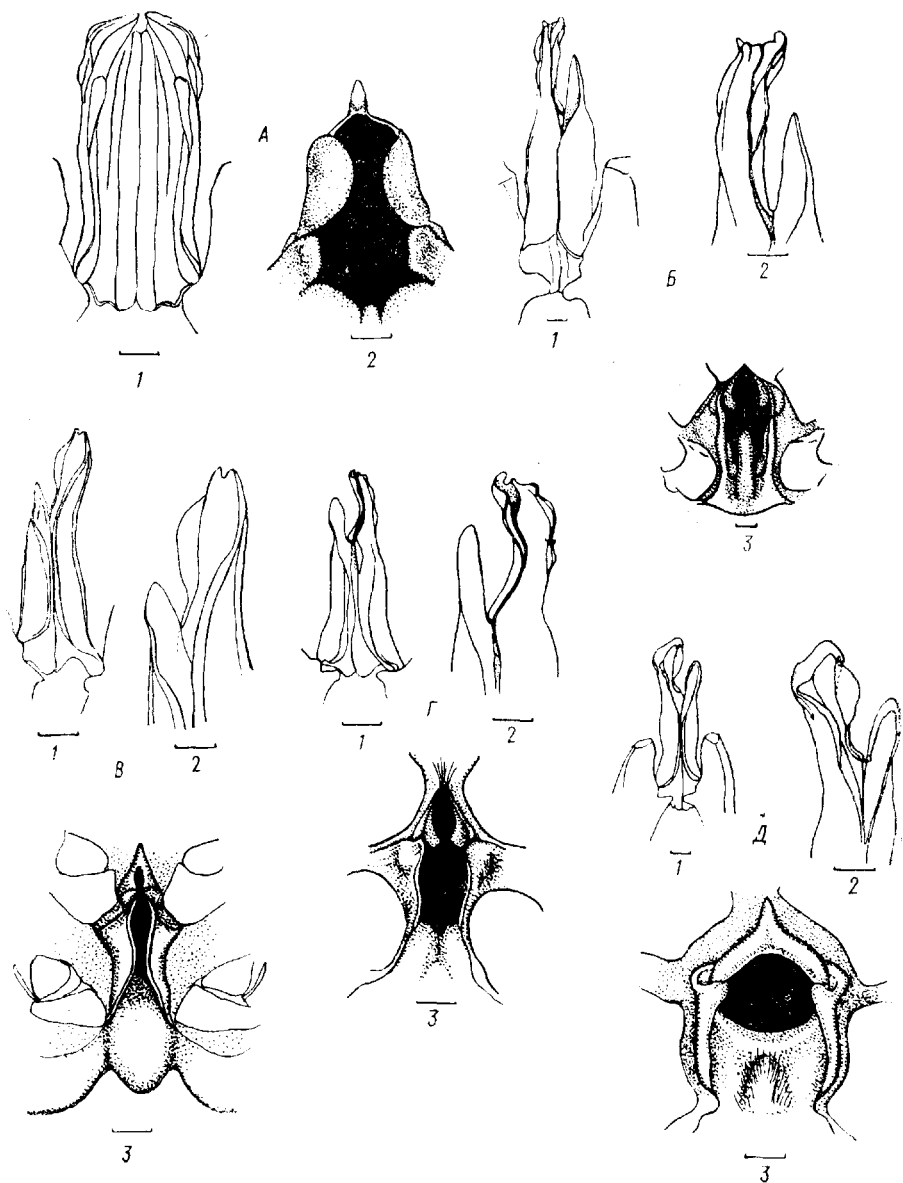


Рис. 1. Сокоупительные органы креветок подсемейства Funchaliinae: А — *Pelagopenaeus balboae* (1 — петазма, 2 — теликум); Б — *Funchalia taaningi*, В — *F. danae*, Г — *F. villosa*, Д — *F. woodwardi* (1 — петазма, общий вид, 2 — дистальная часть петазмы, 3 — теликум). Масштаб: А — 1 и 2, В — 1 и 3, Г — 1 и 3, Д — 1, 2 и 3 — 1 мм, прочие — 0,5 мм

rest, 1973). Наши материалы в основном подтверждают циркумтропическое распространение этого вида, в Атлантике достигающего субтропиков и на севере, и на юге (30°20' с. и ю. ш.).

Биологическая характеристика. Все исследованные нами особи пойманы только в ночное время на поверхности воды. Самки находились в нагульном состоянии, за исключением наиболее крупной, зрелой. В желудках двух особей найдены крупная полупереварен-

ная нематода, крючья кальмара из сем. Euplotheuthidae, остатки рыбы (диаметр хрусталика глаза 0,5 мм) и 4 копеподы длиной 1 мм.

Funchalia taaningi Burkenroad, 1940 (рис. 1, Б)

Индийский океан: 23.06.78, 00—01, 01°00' с. ш., 55°00' в. д., горизонт 80—30 м, трал Айзекса — Кидда, 1 ♂ ОД 33 мм.

Географическое распространение. Индийский океан: Мадагаскар (22°07' с. ш., 43°05' в. д.), несколько севернее экватора (1°06'—1°00' с. ш., 55—62°05' в. д.); Тихий океан: в западной части — хребет Кюсю-Палау, в центральной части от 33°16' с. ш., до 0°14' ю. ш. и от 99°35' в. д. до 139°39' з. д.), наиболее многочислен в уловах чуть северней экватора (0°04—0°21' с. ш., 139°39'—142°28' з. д.) (Burkenroad, 1940; Crosnier, 1985; Baba et al., 1986; Wasmer, 1989).

Вертикальное распределение. Известен в основном из косых ловов незакрывающимися орудиями лова. Так, в Тихом океане из 19 ловов, где был встречен этот вид, 12 выполнены ночью с глубин 300—100 м, известна одна поимка с глубины 85 м. Днем обнаружен в уловах с глубин 2600—440 м (в основном 730—440 м) (Wasmer, 1989). По данным Т. Kikuchi, М. Omori (1985), в северо-западной части Тихого океана ночью встречен на глубинах 240—594 м, днем — 483—678 м.

Найден в желудке *Beryx splendens*, пойманного на глубине 355 м (Baba et al., 1986).

F. taaningi можно считать активным мигрантом, перемещающимся от нижней эпипелагиали ночью до нижней мезопелагиали днем.

Funchalia danae Burkenroad, 1940 (рис. 1, В)

Атлантический океан: 25.02.76, 10°44' ю. ш., 13°05' в. д., 1200—1160 м, донный трал, 1 ♀ (преднерестовая); 3.11.76, 3°28' ю. ш., 5°47' в. д., из желудка *Thunnus obesus*, 1 ♂ и 1 ♀; 11.06.78, 11°28' ю. ш., 01°14' в. д., 600—800 м, 2 ♀ ОД 76 и 64 мм; 11.05.80, 20.40—21.10, 8°00' ю. ш., 1°07' в. д., 490—510 м, 1 ♂ ОД 65 мм; 22.01.81, 23.30—24.00, 04°47' с. ш., 9°38' з. д., 798—785 м, 1 экз.; 15.07.87, 05°31' ю. ш., 01°11' в. д., 1 экз.; 27.01.81, 00—00.30, 4°26,8' с. ш., 9°13,8' з. д., 807—835 м, 2 ♂ 78 и 74 мм.

Географическое распространение. В Атлантическом океане известна в треугольнике: Азорские о-ва — о. Св. Елены — Конго (Crosnier, Forest, 1973). Наши материалы собраны в том же треугольнике, в основном, над материковым склоном или подводными возвышенностями в ночное время. Креветки пойманы в косых или горизонтальных ловах незакрывающимися орудиями, но ни разу непосредственно на поверхности. Видимо, среднеглубинный (эпи-мезопелагический) вид, так как кроме *Th. obesus* им питается также *Alepisaurus ferrox* (наши данные), т. е. рыбы, обитающие преимущественно в нижней эпи- и верхней мезопелагиали. Вид известен также из Индийского океана: Аравийское море и 16°08' ю. ш., 97°14' в. д. (Crosnier, Forest, 1973).

Funchalia villosa (Bouvier, 1905) (рис. 1, Г)

Атлантический океан: 31.01.74, 38°19' с. ш., 31°01' з. д., косой лов с глубины 1200 м, 10 ♂, 4 ♀; 2.08.81, 21.00—22.15, 40°33' ю. ш., 10°50' в. д., глубина 5200 м, горизонт лова 0—88 м, 4 экз.; 29.07—25.09.84, ночные ловы 43°58'—37°53' с. ш., 14—18° з. д., над глубинами 1500—3000 м, по горизонтам 35—110 м, 278 ♂ и 207 ♀; 26.10—05.11.84, дневные и ночные ловы, 36—31° с. ш., 29°—37°02' з. д., над глубинами 2500—4100 м, косые ловы с 500—800 м, 29 экз.

Географическое распространение. Вид известен из Северо-Восточной Атлантики (Burkenroad, 1936), Карибского моря и

Мексиканского залива (Grippa, 1987), из района Тристан-да-Кунья (Crosnier, Forest, 1973; Grippa, 1987) и банки Вальдивия ($24^{\circ}09'—26^{\circ}18'$ ю. ш., $06^{\circ}25'—07^{\circ}$ в. д.: Macpherson, 1984), Средиземного моря (Grippa, 1987); Индийского океана ($29^{\circ}52'$ ю. ш., $34^{\circ}32'$ в. д.: Crosnier, 1985; $20^{\circ}02'$ ю. ш., $99^{\circ}41'$ в. д.: Wasmer, 1989); Тихого океана юго-западнее о. Лорд-Хау (Dall, 1957; Kensley et al., 1987) и Тасманова моря (Wasmer, 1989).

В августе—сентябре 1984 г. (НИС «Профессор Седлецкий») севернее Азорских о-вов *F. villosa* встречалась к югу от линии 46° с. ш., 29° з. д. — 38° с. ш., 14° з. д. с частотой, близкой к 100%, и была приурочена к зоне субтропической конвергенции. Все другие находки вида в Северной Атлантике также тяготеют к этому району. Кроме того, в наших материалах имеются особи из зоны южно-атлантической субтропической конвергенции ($40^{\circ}33'$ ю. ш., $10^{\circ}50'$ в. д.). По-видимому, *F. villosa* — североцентральный вид в Атлантике и южно-периферический в трех океанах.

Вертикальное распределение. Р. Foxton (1970) установил, что днем вид держится на глубинах 350—700 м, в основном на 450 м, ночью поднимается в приповерхностный 50-метровый слой, иногда почти до поверхности. По М. Onogi (1974), *F. villosa* — нижне-мезопелагический вид.

Наши материалы были собраны из 103 ночных ловов с глубины от поверхности до 1200 м. В поверхностных ловах *F. villosa* не встречена. На глубинах 35—50 м она составляет более 80% уловов и по численности, и по биомассе всех креветок. Доля ее несколько падает в диапазоне 50—100 м и очень сильно уменьшается на больших глубинах. Можно полагать, что пойки в тралах с глубины более 100 м объясняются попаданием вида в трал при выборке. Следовательно, это скорее никто-эпипелагический, но не поднимающийся на поверхность вид.

Биологическая характеристика. Размеры креветок 35—73 мм. Самцы (35—70 мм) несколько меньше самок (44—73 мм). Модальные размеры обоих полов совпадают (57 мм). У самок есть второй пик численности: мода 66 мм (рис. 2, А).

В исследованный период времени основная часть креветок — впервые созревающие особи; большинство — в нагульном состоянии (II стадия зрелости гонады). Даже самцы (около 30%), имеющие сформированные ампулы, не несут сперматофоров. Были встречены лишь две самки с преднерестовыми гонадами. Самки с продвинутыми гонадами (III—IV стадии) составляют второй, меньший пик размерного состава (рис. 2, Г—Е).

Если допустить, что *F. villosa* проводит нагульную часть жизни в водах северо-атлантического антициклонического субтропического круговорота, то нерест ее должен происходить поздней осенью в более южных районах: доля самцов и самок с продвинутыми в развитии репродуктивными системами возрастает с северо-запада на юго-восток.

Изучение содержимого около 150 желудков (103 из них было с пищей, а 22 — полных), особенно у только что выловленных особей, наводит на мысль, что процесс пищеварения у этого вида своеобразен. У всех креветок желудок раздут, напоминая полупрозрачную ягоду. Он заполнен прозрачной, желтоватого цвета жидкостью, но не жиром, как это часто бывает у Pasiphaeidae (Буруковский, 1986). По консистенции она напоминает глицерин или очень жидкое желе. В ней взвешены отдельные косточки рыб, часто размягченные, жабры и (или) глаза эвфаузинд, черные кусочки, напоминающие по цвету и консистенции ткани миктофид или гоностомовых, щетинки сагитт, крючья эноплотевтидных

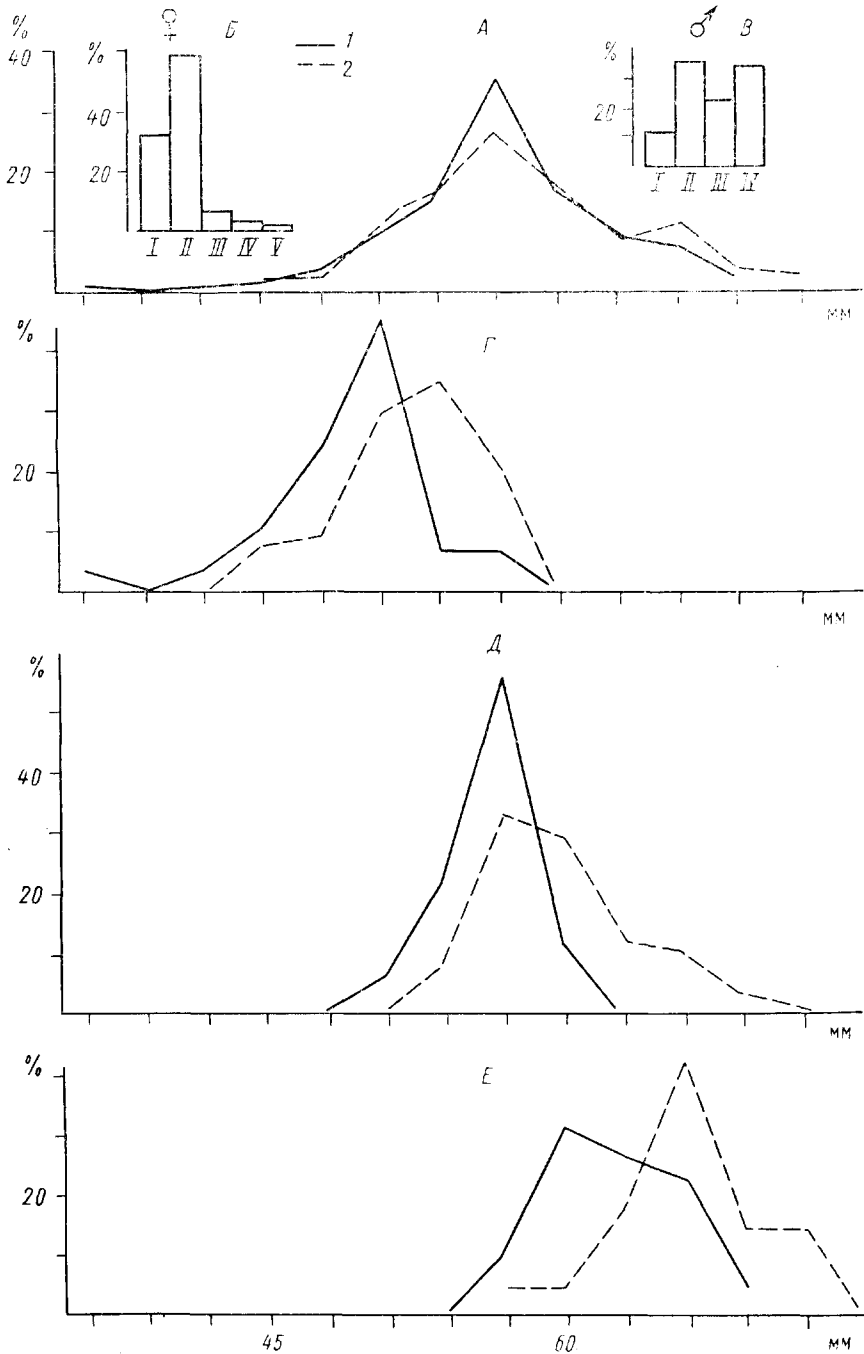


Рис. 2. Биологическая характеристика *F. villosa*: А — суммарный график размерного состава, В — стадии зрелости гонад у самок, С — стадии зрелости самцов, Д — размерный состав самцов и самок I стадии зрелости, Е — размерный состав самцов II—III и самок II стадии зрелости, Е — размерный состав самцов IV и самок III—V стадии зрелости, 1 — самцы, 2 — самки

кальмаров. Складывается впечатление, что это полупереваренные, разжиженные (в состоянии лизиса) ткани жертв. Видимо, для фунхалии характерно пищеварение в полости первого отдела желудка. Часто содержимое желудка представляло собою один или несколько кусков густого желе янтарного цвета. Иногда вместе с этим желе встречались более или менее оформленные части других жертв (рыбы, эвфаузииды). Нами исследованы собранные из этих же уловов различные кишечнополостные (медузы, сифонофоры), сальпы и пелагические моллюски (*Carinaria* sp.). Мы полагаем, что желе — это остатки сальп (из-за сходства консистенции и цвета с их внутренними органами) и *Carinaria* (из-за найденной в желудке характерной радулы).

Способ питания фунхалии не позволяет оценить размеры жертв, но в одном случае были найдены остатки рыбы длиной как минимум 40—50 мм, почти 70% длины тела креветки. Среди эвфаузиид обнаружены остатки хищной *Nyctiphanes* sp. Чаше всего в желудках попадались эвфаузииды, гетероподы и рыба. Все остальные объекты питания (табл. 1) встречаются значительно реже. По доле в питании аб-

Таблица 1

Состав пищи *F. villosa*

Содержимое желудков	Частота встречаемости, %	Значение в пище, %	Содержимое желудков	Частота встречаемости, %	Значение в пище, %
Эвфаузииды	36,9	9,2	Диатомовые	1,9	—
<i>Carinaria</i> sp. и сальпы	32,1	59,1	Остракоды	1,9	—
Рыба	30,1	14,1	Мизиды	1,0	—
Фораминиферы	9,7	—	Кишечнополостные	1,0	—
Копеподы	6,8	—	Тинтиниды	1,0	—
Икра	6,8	4,5	Полихеты	1,0	4,5
Головоногие	3,9	—	Изоподы-боиириды	2,9	—
Микропланктон	2,9	4,5	Жидкий жир	16,5	4,1
Радиолярии	2,9	—	Всего желудков	103	22

солютно преобладают *Carinaria* и сальпы (разделить их невозможно), составляющие почти 60% среднего объема пищевого комка. На втором месте находятся рыбы, на третьем — эвфаузииды. Остальные компоненты пищевого комка принадлежат, видимо, случайным жертвам.

Можно предполагать, что *F. villosa* — нападающий хищник, специализированный преимущественно на питании мягкотелыми пелагическими животными. Сама *F. villosa* служит объектом питания относительно крупным мезопелагическим хищником. Мы находили ее в желудках *Beryx splendens* и кальмара *Ommastrephes bartrami*.

Funchalia woodwardi Johnson, 1867 (рис. 1, Д)

Атлантический океан: 29.07—19.09.84, 21.35—13.50, 43°52'—36°59' с. ш., 26°59'—14° з. д., над глубинами 1500—3000 м, ловы на горизонтах 40—1050 м, 6 ♂ 74—142 мм, 8 ♀ I—III, 70—142 мм; октябрь—декабрь 1975 г., июль и сентябрь 1981 г., октябрь 1984 г., 17—35° ю. ш., над глубинами 400—2500 м, горизонтальные ловы пелагическими и донными тралами, 4749 экз.; 31.05.69, 08°29' ю. ш., 12°54' в. д., горизонт 280 м, 1 ♂; 24.10.85, 08° ю. ш., 00°56' в. д., 1 ♂ 92 мм; 1.10.88, 40°28' ю. ш., 53°02' з. д., косой лов 125—75 м над глубиной более 3000 м, 1 ♀ 74 мм.

Тихий океан: 02.01.83, 40°28' ю. ш., 163°47' з. д., 4 ♂, 5 ♀; ночной лов в поверхностном слое над абиссальными глубинами.

Географическое распространение. В Атлантическом океане вид имеет бипериферическое распространение. Северная часть ареала — от Гебридских (Gordon, Ingle, 1956) до Азорских о-вов и Мадейры (Bouvier, 1908) и в западной части Средиземного моря (Relini-Orsi, Costa, 1975; Grippa, 1987). Южная часть ареала — самая северная находка — 8° ю. ш. над хребтом Вавилова и в районе Пуэнт-Нуара (Конго), но в основном от Намибии (20° ю. ш.) до южной оконечности Африки, а также вокруг южной и юго-восточной частей континента (Kensley, 1977).

Наши находки из нотальной зоны Юго-Западной Атлантики и Тихого океана (см. также: Буруковский, Полежаев, 1985) и находки из района о. Лорд-Хау (35°36'—35°39' ю. ш., 150°55'—150°56' в. д.: Kensley et al., 1987) заставляют предполагать, что южная часть ареала вида может быть охарактеризована как циркум-южносубтропическо-нотальная. Судя по встречаемости в водах Южной Африки (Буруковский, Роменский, 1985) и по биомассе отдельных агрегаций, достигающей почти 1500 т (Miller et al., 1983), это очень массовый вид здесь.

Вертикальное распределение. Встречается мористее изобаты 400 м. В ночное время поднимается к поверхности, днем облавливается у дна на глубинах 400—500 м и в толще воды. В верхней части материкового склона на глубинах 400—500 м встречается с частотой 15,4%, составляя по массе 85% от улова креветок. С глубиной частота встречаемости растет, достигая в уловах с глубин 800—1300 м 62,5%, но биомасса очень мала — лишь 0,1% улова (Буруковский, Роменский, 1985). Видимо, активный мигрант, в верхней части материкового склона днем опускающийся на глубины 400—500 м.

Биологическая характеристика. Хотя материалы накапливались в течение многих лет, они, к сожалению, носят разрозненный характер. Их анализ позволяет констатировать следующее.

Размеры креветок колеблются от 60 до 142 мм, при этом самцы не превышают 130 мм. По материалам массовых промеров можно судить, что в пелагиали вод Намибии наиболее мелкие креветки встречаются в феврале (мода 70—80 мм). В течение года размеры увеличиваются, достигая максимума в ноябре (мода 117 мм, рис. 3, А—З). В это же время над банками Китового хребта обнаружены креветки с модалными размерами 70 мм (рис. 3, И—К).

Размеры первого созревания у самок заметно варьируют: от 64 (район Китового хребта) до 89 мм. Креветки с банок Китового хребта с преднерестовыми гонадами имеют размеры 62—75 мм, а из пелагиали южноафриканских вод — 110—135 мм.

Вероятно, нерест приурочен к весенне-летнему периоду, однако неясно, принадлежат ли креветки с банок Китового хребта и из приконтинентальной пелагиали к одной популяции, будучи разновозрастными особями, или это представители самостоятельных популяций.

У 11 самок с гонадами в V стадии зрелости (размер 72—122 мм) подсчитана абсолютная индивидуальная плодовитость: 3000—32000 икринок. Это значительно ниже, чем у других пенеидных креветок сравнимых размеров.

У только что пойманной креветки передний отдел желудка раздут, как пузырь, и заполнен жидкостью коричневато-янтарного цвета с прожилками черной слизи, отдельными косточками и чешуйками рыб, а также верхними мандибулами (0,5 мм) двух пелагических осьминогов, вероятно, *Ocythoe tuberculata* (определение М. Лининьского и К. Н. Нссиса). Подавляющее большинство креветок из донных уловов (встречаемость 91%) имело в желудках обрывки типично донных

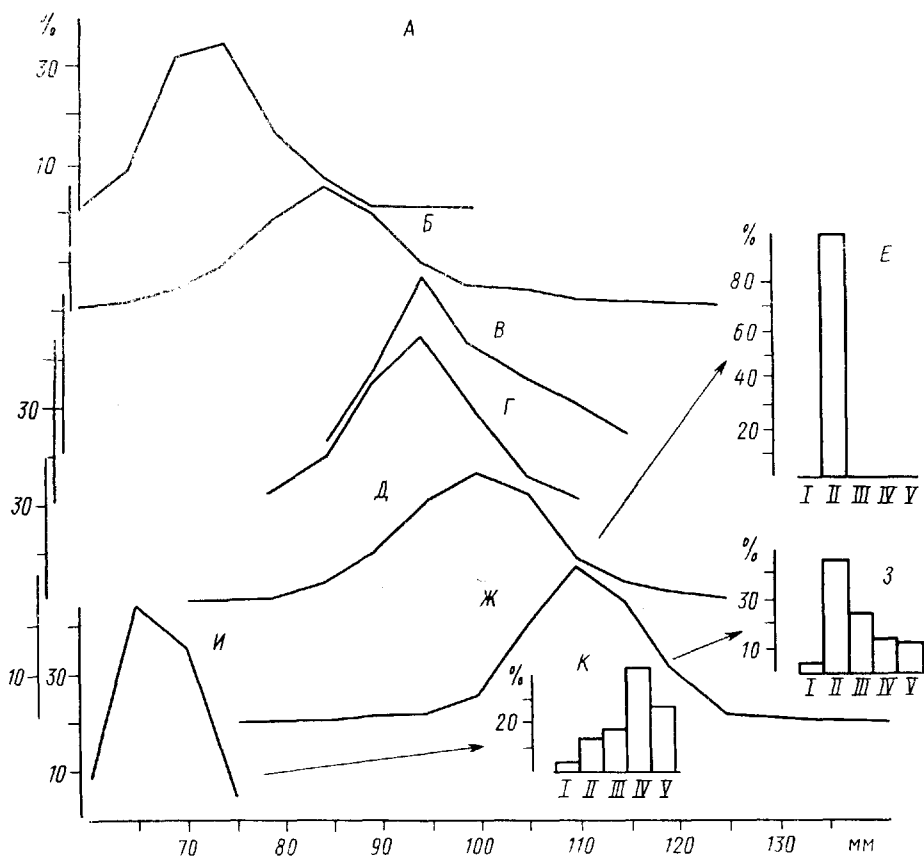


Рис. 3. Размерный состав и его динамика у *F. woodwardi* Намибии (А—З) и Китового хребта (И, К): А — февраль 1984 г. (503 экз.), Б — июнь 1986 г. (359 экз.), В — август 1982 г. (84 экз.), Г — сентябрь 1981 г. (144 экз.), Д — октябрь 1984 г. (2459 экз.), Е — состояние гонад у самок в ноябре—декабре 1975 г. (144 экз.), Ж — ноябрь—декабрь 1975 г. (1090 экз.), З — состояние гонад у самок в ноябре—декабре 1975 г. (587 экз.), И — ноябрь 1985 г. (110 экз.), К — состояние гонад у самок из района Китового хребта (31 экз.)

полихет из семейства Terebellidae (определение Н. В. Кучерука) (табл. 2). Они составляли 99,6% объема пищевого комка. Вместе с ними встречались паразитические копеподы *Brachiellas*, *Udonellidae* — эктопаразиты полихет (определение А. А. Ковалевой). Восстановленные размеры полихет достигали 10—60 мм (до 50% длины тела креветки). Это, а также наличие песчинок в желудках, говорит о том, что *F. woodwardi* питалась на дне.

В пище креветок из пелагиали по частоте встречаемости преобладали головоногие моллюски, копеподы, рыба и эвфаузииды. В пищевом комке доминируют рыба (34,4%), головоногие (25,3%) и эвфаузииды (25%). Следовательно, этот вид действительно мигрант, питающийся как в пелагиали (вплоть до поверхности воды), так и на дне, преодолевая 300—500-метровый слой воды.

Сама *F. woodwardi* служит объектом питания таких крупных хищников, как кальмар *Todarodes angolensis*, рыба *Merluccius capensis* (наши данные) и *Thunnus maccoyii* (Shannon, 1986).

Спектр питания *F. woodwardi*

Объект питания и другие компоненты пищевого комка	Встречаемость, %		Доля в объеме пищевого комка, %	
	дно	пелагиаль	дно	пелагиаль
Полихеты	91,0	13,0	99,6	6,0
Фораминиферы	16,2	—	—	—
Рыба	12,6	32,6	0,4	34,3
Ракообразные:				
креветки	6,3	6,7	—	3,1
копеподы	1,8	42,7	—	1,0
амфиоды	2,7	7,5	—	0,7
эвфаузииды	0,9	18,8	—	25,6
Головоногие моллюски	3,6	42,7	—	25,0
Щетиноклещеобразные	—	0,4	—	1,3
Икра	1,8	3,3	—	0,3
Неопределенные остатки	0,9	1,7	—	—
Детрит	2,7	1,2	—	—
Песок	9,9	—	—	—
Паразитические черви	5,4	—	—	—
Сальпы	—	0,4	—	—
Число желудков	111	239	40	34

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Креветки подсемейства *Funchaliinae* — обитатели пелагиали, освоившие океан от бореальной до нотальной зон. Подсемейство включает обитателя умеренных вод *F. woodwardi*, субтропическую *F. villosa* и тяготеющих к тропическим водам, но встречающихся и в субтропиках *Pelagopenaeus balboae*, *F. danae* и *F. taaningi*. Все виды, кроме *F. taaningi*, встречаются в Атлантическом океане. *F. danae* известна и из Индийского океана. *F. woodwardi* и *F. villosa* имеют в Атлантическом океане антитропические и соответственно циркумполярный и циркуматлантический, а *P. balboae* — циркумтропический ареалы. Пока неясен биотоп фунхалий. Возможно, их отдельные популяции приурочены к конкретным макромасштабным круговоротам.

Для всех видов, кроме *F. danae*, очевидна связь с поверхностными слоями воды. Сохранивший наибольшее количество анцестральных признаков *P. balboae* (симметричная петазма, относительно короткий режущий отросток мандибулы, зазубренный нижний край рострума и т. п.), ловится только на поверхности, там же держатся ночью *F. woodwardi*, что неоднократно наблюдали с борта судна. *F. villosa* облавливается в верхнем 50-метровом, а *F. taaningi* — 100-метровом слоях воды.

Для большинства видов установлены суточные миграции с опусканием днем до верхней части материкового склона и до мезопелагиали, о чем можно судить как по прямым данным, так и по питанию донными объектами — *F. woodwardi* и находкам в желудках мезопелагических хищников.

Об адаптации к жизни в пелагиали говорят и редуцированный рострум, и несколько утонченный панцирь, и заметно укороченные переподы. Но целый ряд признаков, сближающих фунхалии с *Penaeinae* (сходство жаберных формул и строения петазмы *P. balboae* с таковой у *Penaeus* spp.), указывает на то, что эта группа осваивала пелагиаль

независимо от других пенеидных креветок — *Sergestidae* и *Benthesisuinae*. Возможно, главной причиной отхода фунхалий от своих донных родственников был переход на питание преимущественно эпипелагическими мягкотелыми животными, что вызвало и уход к поверхности воды, а затем окончательный переход в пелагиаль с такими последствиями, как редукция жевательного отростка мандибул и специфический тип пищеварения. А питание донными полихетами у *F. woodwardi* (кстати, тоже достаточно мягкотелыми животными), видимо, уже вторичное явление. Возможно, оно вынужденное и присуще лишь той части вида, что обитает над материковым склоном Южной Африки.

Можно полагать, что переход фунхалий в новую экологическую нишу вывел их из-под мощного пресса хищников, из-за чего не произошло взрыва видообразования (как у *Orphoridae*). Результатом этого явилось и уменьшение плодовитости у этой группы креветок по сравнению с *Penaeinae*, поскольку плодовитость есть мера истребляемости (Шмальгаузен, 1968).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буруковский Р. Н. О питании креветки *Pasiphaea semispinosa*//Биол. науки. 1986. № 7. Буруковский Р. Н., Полежаев А. Н. О находке в Тихом океане двух видов креветок, ранее известных из Атлантики//Биол. моря. 1985. Вып. 2. Буруковский Р. Н., Роменский Л. Л. Об особенностях распределения креветок у Атлантического побережья Южной Африки//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 4. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции М., 1968. Baba K., Naushiki K. I., Toriyama M. Decapod crustaceans from continental shelf and slope around Japan//Jap. Fish. Res. Cons. Assoc. Tokyo, 1986. Balss H. Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition. 2. Natantia, Teil A.//Ergebn. «Valdivia» Exped. 1925. Vol. 20. Bouvier É. L. Crustacés Décapodes (Pénéides) provenant des campagnes de l'«Hirondelle» et de la «Princesse Alice» (1886—1907)//Résult. Comp. Sci. Monaco. 1908. Vol. 33. Burkenroad M. D. The Aristeinae, Solenocerinae and pelagic Penaeinae of the Bingham Oceanographic Collection//Bull. Bingham oceanogr. Coll. 1936. Vol. 5 (2). Crosnier A. 1985. Crevettes Pénéides d'eau profonde récoltée dans l'océan Indien lors des campagnes Benthedi, Safari I et II, MD 32/Réunion//Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 1985. 4 ser., sect. A. N 4. Crosnier A., Forest J. Les crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical//Faune tropicale. XIX. ORSTOM. Paris, 1973. Dall W. A revision on the Australian species of Penaeinae (Crustacea, Decapoda: Penaeidae)//Aust. J. Mar. Freshw. Res. 1957. Vol. 8 (2). Foxton P. The vertical distribution of pelagic decapods (Crustacea, Natantia) collected on the Soud cruise 1965. II. Penaeidea and general discussion//J. marine biol. ass. U. K. 1970. Vol. 50. Fujino T. *Funchalia sagamiensis* sp. nov. from Central Japan, with discussion of the generic characters (Decapoda, Natantia, Penaeidae)//Crustaceana. 1975. Vol. 28 (2). Gordon I., Ingle R. W. On a pelagic penaeid prawns, *Funchalia woodwardi* Johnson, new to the British fauna//J. mar. biol. ass. U. K. 1956. Vol. 35. Grippa G. A revision of gen. *Pelagopenaeus* Burkenroad, 1934 and *Funchalia* Johnson, 1867 (Crustacea, Decapoda, Penaeidae)//Inv. Pesq. 1987. Vol. 51 (Supl. 1). Kensley B. The South African Museum's Meiring Naude cruises. Part 5. Crustacea, Decapoda, Reptantia and Natantia//Ann. of the South Afric. Museum. 1977. Vol. 74 (2). Kensley B., Tranter H. A., Griffin D. J. G. Deep-water Decapod Crustacea from Eastern Australia (Penaeidea and Caridea)//Records Austr. Museum. 1987. Vol. 39. Kikuchi T., Omori M. Vertical distribution and migration of oceanic shrimps at two locations off the Pacific coast of Japan//Deep-Sea Res. 1985. Vol. 32. Macpherson E. Crustaceos Decápodos del Banco Valdivia (Atlantica sudoriental)//Res. Exp. Cient. 1984. Vol. 12. Miller D. G. M., Augustyn L. J., Hampton J. An unusual record of the prawn *Funchalia woodwardi* (Crustacea: Decapoda)//S. Afric. J. mar. Sci. 1983. Vol. 1. Paulinose V. T. Decapod Crustacea from the International Indian Ocean Expedition: the species of *Funchalia* (Penaeidae) and their post-larvae//J. Natur. Hist. 1974. Vol. 8 (4). Ramadan M. M. Crustacea: Penaeidae//John Murray Exped. Sci. Rep. 1938. Vol. 5 (3). Relini-Orsi L., Costa M. R. Segnalazione di *Funchalia woodwardi* Johnson in Mar Ligue (Crustacea Decapoda Renaeidae)//Boll. Mus. e Inst. biol. Univ. Genova. 1975. Vol. 43. Shannon L. V. The tunas of the Benguela region off Southern Africa — A synthesis//SCRS (86)31. IKKAT, 1986. Wasmer R. A. Supple-

mentary description of *Funchalia taaningi* Burkenroad, 1940 (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) from the Central Pacific Ocean and a new record of *F. villosa* (Bouvier, 1905) from the Eastern Indian Ocean//J. Nat. Hist. 1989. Vol. 23.

АтлантНИРО,
Калининград

Поступила в редакцию
25.10.89

**FUNCHALIA SHRIMPS (DECAPODA, NATANTIA, PENAEIDAE):
TAXONOMY, DISTRIBUTION AND SOME PROBLEMS OF BIOLOGY**

R. N. Burakovsky, L. L. Romensky

Summary

A compilation on the taxonomy, geographical distribution, vertical disposition, biology and feeding in a small group of pelagic Penaeidae shrimps, being viewed as Funchaliniinae subfamily, is presented. These shrimps are shown to have peculiar structure of mandibles, ovary, front parts of the stomach and body covering.