**Ведение**

Пищевое поведение хищников-универсалов и специализированных хищников определяется различными трофическими адаптациями. Хищники универсалы — это такие хищники, которые способны ловить любую добычу без определенного различия между ними ([Gabriel Pompozzi](https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/authored-by/Pompozzi/Gabriel), at all. 2018). Хищники специалисты выбирают более подходящую для себя по параметрам жертву ([Gabriel Pompozzi](https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/authored-by/Pompozzi/Gabriel), at all. 2018). В результате этого универсалы они же генералисты более адаптивные к внешним условиям среды нежели специалисты ([Gabriel Pompozzi](https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/authored-by/Pompozzi/Gabriel), at all. 2018). Если в результате каких-либо воздействий исчезнет добыча которой питался специалист и он уже не сможет найти себя замену именно этому пищевому объекту, то хищник специалист, либо вынужден переместиться в новое местообитание либо погибнет. В результате численность популяционной группировки специалиста должна снижаться при условии снижения обилия жертвы. **Пример.** Так было показано на кладках сов специалистов воробьиных сов и сов генералистов мохноногие совы. Было показано что при недостатке пищевых объектов стратегия хищников специалистов была мене успешной нежели стратегия универсалов. Когда нехватка основной пищи ограничивало производство потомства у хищников специалистов. Тем самым численность хищника специалиста уменьшалась. (Erkki Korpimäki, 2020)

Популяция хищников-универсалов должна меньше зависеть от колебаний численности жертв. Считается, что в условиях северных морей, где сообщества бедны, хищникам выгоднее быть генералистами (+++). **Спросить ДА.**

В условиях литорали арктических морей условия еще более суровые и популяции потенциальных жертв очень нестабильны (++++). Вместе с тем, в этих сообществах обитают многочисленные хищники: приапулиды (Чесунов  [Большая российская энциклопедия 2004–2017](https://old.bigenc.ru/)), брюхоногие моллюски, полихеты (+++) и ракообразные (+++). Вместе с тем, степень специализированности этих хищников оценена недостаточно. Так, например, хищные улитки Amauropsis islandica распространены на литоралях белого моря. Так как здесь условия более суровые значит они должны проявлять больше универсальный тип питания нежели специальный. Но это не так, как показывают многочисленные исследования питания Amauropsis islandica на литорали Южной губы острова Ряжкова было показано что Amauropsis islandica является хищником универсалом и чаще всего в качестве своей жертвы использует моллюсков Macoma baltica в качестве своих жертв. Этот факт был продемонстрирован в работе Чистяковой Ирэн (2008) где в несколько садков в одном, например, могли быть особи M. baltica и Mya arenaria, а в другом только Macoma baltica. В результате обнаружили что Amauropsis islandica является хищником специалистом и чаще использует в качестве своих жертв M. Baltica. Хотя в питании Amauropsis islandica вспомогательные пищевые объекты такие как Hydrobia ulvea. (Пузаченко Георгий, 2012). Значит на территории северных морей тоже существуют хищники специалисты.

Одним из самых обильных хищников на илисто-песчаных литоральных пляжах Белого моря является креветки Crangon crangon (Linnaeus, 1758). Этот вид часто встречается в бентосных сообществах многих морей Северного Полушария. Его широкий ареал распространения вдоль европейского побережья от Белого моря до Марокко в пределах Атлантического океана, а также в Средиземном и Черном морях. (Campos, Van der Veer, 2008). В Белом море он также создает массовые поселения в Мезенском, Двинском, Кандалакшском и Онежских заливах (Кузнецов, 1964).

Эти ракообразные - активные хищники (Наумов, Оленев,1981), которые для маскировки зарываются в песок так что на поверхности остаются только глаза (Наумов, Оленев,1981). Самое большое количество данных о рационе этого вида собрано у побережий Ирландского, Северного и Ваттова морей так как он там имеет промысловое значение (Кузнецов, 1964). Для Белого моря характерно питание относительно малоподвижные микро- и мейобентосными животными: харпактициды, спат и сеголетки двустворчатых моллюсков, мелкие нематоды и амфиподы (или их молодь), молодь гастропод и полихет или очень мелкие виды, а также трупы некоторых других мелких беспозвоночных (насекомые и клещи, смытые в воду с берега), голожаберные моллюски (Бурковский, Трунова, 2006). Анализ спектра питания этого вида, выявил высокое разнообразие жертв. Это свидетельствует, скорее, о том, что данный вид является хищником-генералистом.

Во всех работах посвящённых питанию креветок C. crangon за рамки обсуждения оставалось то, как связан рацион питания этого хищника со структурой сообщества, в котором он питается. Известно, что сообщества литорали демонстрируют высокую пространственную вариабельность (+++). Можно ожидать, что, если C. Crangon – генералист, то характер варьирования питания этого вида должен быть связан с варьированием структуры сообщества. Если такой связи нет, то это будет противоречить стратегии хищника-генералиста. Целью данной работы стала проверка гипотезы о наличии такой корреляции. В рамках этой цели мы попытались решить следующие задачи.

1. Сравнить сообщества бентоса двух илисто-песчаных пляжей, относительно изолированных, но расположенных на небольшом расстоянии дуг от друга: в Южной и Северной губах острова Ряжкого (Кандалакшский залив Белого моря, территория Кандалакшского Государственного Природного Заповедника).

2. Описать и сравнить характер питания C. crangon в этих двух акваториях.

3. Выяснит существует ли корреляция между структурой бентосного сообщества и характеристиками рациона креветок.

**Материалы и методика**

Материалы, лежащие в основе данной работы, были собраны с 11.08.2023 по 12.08.2023 в ходе LVII Беломорской экспедиции Лаборатории Экологии Морского Бентоса (гидробиологии) в Южной губе острова Ряжкова и с 15.08.2024 по 18.08.2024 в Северной губе острова Ряжкова.

Материал собирался во время отлива, но, когда еще большая часть литорали была покрыта водой. Пробы брали сачком с мелкой сеткой, имевший диаметр кольца около 30 см. Сачок ставили к урезу воды и человек собирающий пробы, очень быстро отходил в глубь воды на 2-4 метра от уреза воды и вел сачок по дну поднимая ил с песком. Далее содержимое сачка промывали и из промытой пробы извлекали всех креветок.

В каждой точке осуществлялось по три таких отлова в Южной губе и по пять в Северной. Все особи, пойманные в одной точке, сразу были помещены в емкость объемом 25 мл, без воды. Далее (не позднее одного часа) креветки были залиты 4% формалином. Координаты точки отлова засекали с помощью GPS-навигатора. Всего были произведены сборы с 11 точек в Южной губе и 5 точек в Северной губе. Различие в количестве отловов определялось, во-первых, различием в плотности поселения креветок, а, во-вторых, размерами илисто-песчаных пляжей в этих акваториях.

В тех же точках, где производили отлов креветок, но спустя, как минимум, сутки, производили отбор количественных проб для описания сообщества бентоса. Пробы собирались при помощи рамки площадью 55 см2, которую вдавливали в грунт на глубину около 10 см. Собранные пробы складывали в отдельный пакет с этикеткой. На каждой точке было взять по три пробы. Таким образом, бентос Южной губы был охарактеризован по 33 пробам, а бентос Северной губы – по 15 пробам. Все пробы были промыты при помощи сита с диаметром ячейки 0.5 мм. И промытый грунт фиксировался в баночку объёмом 30 мл с 10% формалином.

***Анализ размерной структуры популяции***

Каждая креветка была взвешена на электронных весах с точностью до 1 мг. Длина карапакса креветок была измерена с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0.01 мм.

***Вскрытие***

Вскрытие каждой особи проводилась при помощи лезвия бритвы. Креветка бралась в руку и разрезалась по медиальной линии на две половинки. Далее под бинокуляром проводился осмотр желудка. В случае нахождения пищевого комка, его извлекали при помощи пинцета и перекладывали на предметное стекло с каплей глицерина. Содержимое желудка просматривалось под микроскопом при увеличении от 10х10 до 10х40. Для каждой особи мы отмечали только присутствие того или иного компонента питания. Всего в ходе работы было обработано 71 особь *C.crangon* из Северной губы и 135 особей из Южной губы.

**Разборка грунта** Грунтовые пробы просматривали в камере Богорова под бинокуляром. Всех представителей бентоса выбирали из грунта и фиксировали 25 мл емкости с 10% формалином. После разборки проб производили определение животных до минимально возможного таксономического уровня. Для каждого таксона было подсчитано количество особей. Далее данные были занесены в электронные таблицы.

***Статистическая обработка***

Все статистические анализы были проведены с помощью языка статистического программирования R +++ (R Core Team, 2022).

В результате обработки данных были заполнены таблицы двух типов. Первый тип таблиц характеризовал питание креветок в каждой из изученных точек. Для этого каждый из пищевых объектов характеризовали его частотой, т.е. в какой доле креветок, отловленных в данной точке, был встречен данный компонент питания. Построение данной таблицы позволило вычислить две интегральные характеристики питания: (1) количество видов, отмеченных в желудках креветок в данной точке; (2) разнообразие рациона. Для последней оценки мы использовали индекс Шеннона, который вычисляли по следующей формуле:

C:\Users\fokke\OneDrive\Изображения\Снимки экрана\Снимокыыыы.PNG

Вторая таблица характеризовала обилие видов в пробах бентоса. Для каждого таксона в каждой точке мы вычислили среднее значение численности. Далее на основе этой таблицы для каждой точки был вычислен индекс Шеннона по следующей формуле:

C:\Users\fokke\OneDrive\Изображения\Снимки экрана\Снимокыыыы.PNG

Для описания размерной структуры поселений креветок были построены частотные гистограммы, отражающие распределение размеров карапакса. Кроме того, были построены сеттер-диаграммы, отражающие связь размера и веса особей.

Для сравнения сообществ бентоса Южной и Северной губы были построена ординация описаний с помощью метода многомерного шкалирования на основе матрицы коэффициентов Брея-Куртиса. Для этого анализа применяли функции из пакета vegan ().

Для сопоставления сообщества бентоса и структуры рациона было проведено два типа анализов. Во-первых, мы оценили связь интегральных показателей рациона (количество видов корма и видовое разнообразие) с интегральной характеристикой сообщества (его видовым разнообразием). Для количественной оценки связи были вычислены коэффициенты корреляции. Во-вторых, мы провели сопоставление двух результатов анализа кластеризации точек, в которых были описаны сообщества бентоса и питание креветок. Для этого было построено две дендрограммы (применяли метод Варда, на основе матрицы коэффициентов Брея-Куртиса). Вычисление матриц коэффициентов Брея-Куртиса проводилось с помощью пакета (Oksanen et al., 2022). Далее две дендрограммы сравнивали методом пермутационной подгонки тангл-граммы с помощью пакета dendextend (+++).

**Изложение и обсуждение результатов**

**Питание**

Из данной частотной диаграммы(Рис) и частотной гистограммы (Рис) с размерно-весовыми классами по Южной и Северной губе различия в практически не наблюдаются. Хоть из гистограммы и заметно что большая часть особей Южной губы более молодая. Это не сильно влияет на различие питания.

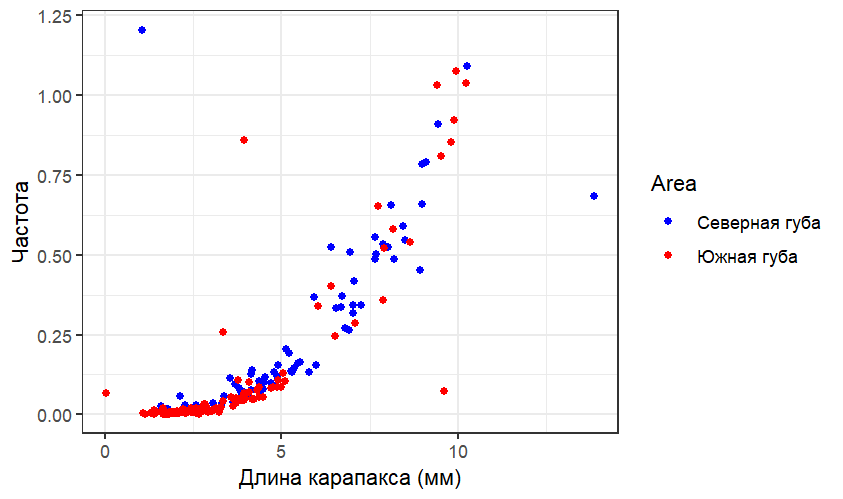


Рисунок +++ Частотная диаграмма частоты встречаемости к длине карапакса в Южной и Северной губе.

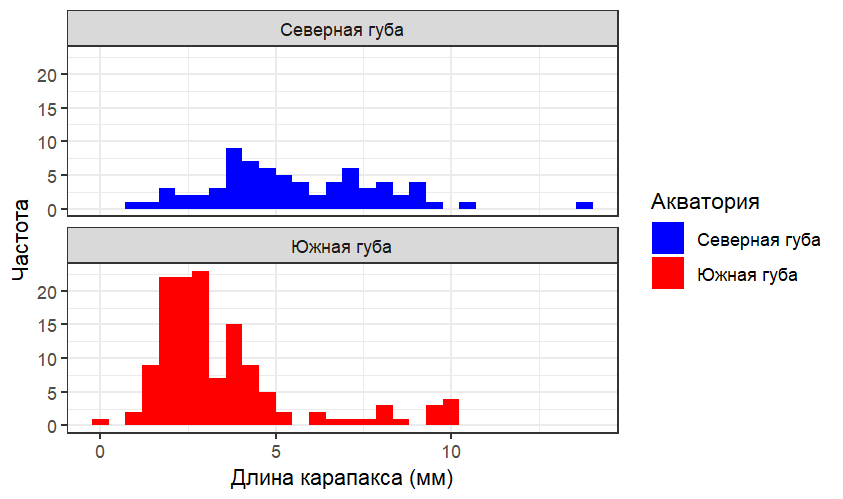


Рис +++ Частотная гистограмма частоты встречаемости к длине карапакса в Южной и Северной губе.

Всего в рационе креветок в 2023 г. и 2024 г. было обнаружено 13 видов пищевых объектов из Южной и 18 видов из Северных губ.

|  |  |
| --- | --- |
| Пищевой объект | Частота встречаемости в желудках |
| Spionidae | 0,1549 |
| Hydrobiidae | 0,1549 |
| Harpacticoidea | 0,113 |
| Oligochaeta | 0,099 |
| Ostracoda | 0,0845 |
| Nematoda | 0,056 |
| Plantae | 0,056 |
| Diatomea | 0,028 |
| Gammaroidea | 0,028 |
| Crustacea indet. | 0,014 |
| Capitella capitata | 0,014 |
| Arenicola marina | 0,014 |
| Mytilus | 0,014 |
| Terebellides stroemi | 0,014 |
| Chironomidae | 0,014 |
| Macoma balthica | 0,014 |
| Scoloplos armiger | 0,014 |

Табл +++ пищевые объекты в северной губе.

|  |  |
| --- | --- |
| Пищевой объект | Частота встречаемости |
| Oligochaeta | 0,34 |
| Harpacticoidea | 0,17 |
| Ostracoda | 0,13 |
| Nematoda | 0,1 |
| Gammaroidea | 0,05 |
| Gastropoda | 0,0296 |
| Crustacea indet. | 0,0296 |
| Spionidae | 0,0148 |
| Chironomidae | 0,0148 |
| Arenicola marina | 0,007 |
| Littorina | 0,007 |
| Harmothoe imbricata | 0,007 |
| Hydrobiidae | 0,007 |

Таблица++ Пищевых объектов в Южной губе.

Из таблицы (Табл ++++) по частоте встречаемости пищевых объектов в Северной губе можно заметить, что самыми частыми пищевыми объектами являются: Spionidae, Hydrobiidae, Harpacticoidea, Oligochaeta, Ostracoda, Nematoda, некоторые водоросли, Gammaroidea. Реже встречались Capitella capitata, Arenicola marina, Mytilus, Terebellides stroemi, Chironomidae, Macoma balthica, Scoloplos armiger.

Из данной таблицы (Табл +++) можно заметить, что самыми частыми пищевыми объектами в Южной губе были Oligochaeta, Harpacticoidea, Ostracoda, Nematoda, Gammaroidea, Gastropoda, Crustacea indet. Реже встречались Animalia.indet, Spionidae, Chironomidae, Arenicola marina, Littorina, Harmothoe imbricata, Hydrobiidae.

Из этих двух таблиц видно, что и в Южной и в Северной губе в желудках креветок появлялись такие виды как Spionidae, Hydrobiidae, Harpacticoidea, Oligochaeta, Ostracoda, Nematoda, Gammaroidea, Chironomidae, Arenicola marina, Crustacea indet.

Но существуют и различия только в Северной губе встретились Capitella capitata, Scoloplos armiger и частички водорослей. Только в Южной губе встретились Harmothoe imbricata.

Полученные нами результаты указывают на то, что в Южной губе кормовой базой для популяции креветок служил в основном мейобентос (харпактициды, нематоды, остракоды). Среди макробентосных формы высокую частоту имели только олигохеты и бокоплавы.

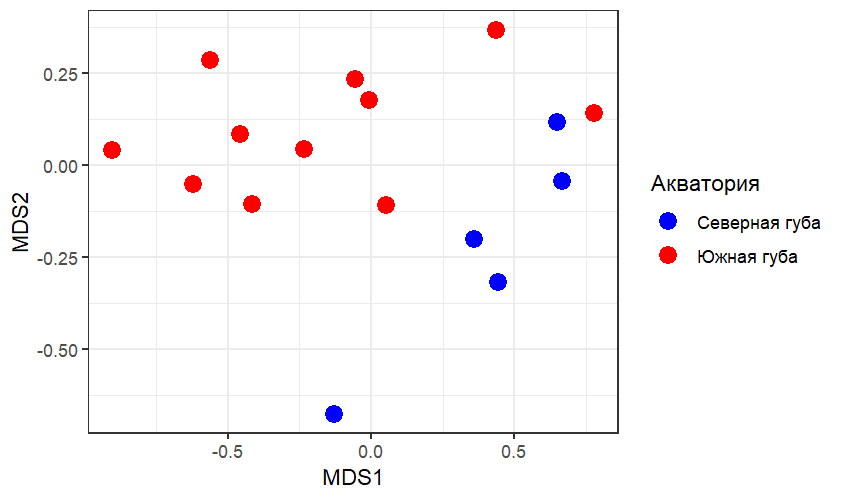
А в Северной губе пищевой базой для креветок служил в основном макробентос такой как полихеты, гастроподы, олигохеты. Среди мейобентосных высокою частоту имели харпактициды, остракоды, нематоды.

Сравнение сообществ в южной и северной губе



Рис +++. Карта северной губы c грунтовыми пробами.

На частотной диаграмме сообществ хорошо заметны два облака точек. Первое облако полностью состоит из сообщества Южной губы и находится в верхнем левом углу, второе облако состоит из сообщества Северной губы и одной точки из Южной губы. Полученные данные могут говорить о том, что существуют различия между сообществом Южной и Северной губы, даже некоторая точка сообщества из Южной губы больше похожа на сообщество Северной губы.



На дендрограмме (Рис) показано более точно какие существуют типы сообщества. Цифрами от 1 до 5 показана Северная губа остальные от 6 до 16 это Южная губа. Всего можно выделить 4 основных сообщества. Первое сообщество (1,2,3,9), второе(5,11,16,12,15), третье (4,13,10,6,14) и четвертое (7, 8). Так в первом сообществе большая часть из Северной губы это 1-3 класс и только одна проба из Южной девятая. Во втором и третьем одна проба из Северной губы 5 и 4 класс соответственно и остальные из Южной губы. Четвертое сообщество полностью состоит только из Южной губы. Видно, что в пределах одной акватории бывает варьирование сообществ. То есть в приделах одной акватории существуют как схожие, так и отличные друг от друга типы сообществ, которые могут быть похожи на другую акваторию.



Рис +++ сообщества в Южной и северной губе.

Описание сообществ Северной губы

|  |
| --- |
|  |
| |  |  | | --- | --- | | Объекты | Частота Встречаемости | | Hydrobia | 116,8 | | Pygospio elegans | 17,3 | | Macoma baltica | 5,1 | | Microspio theeli | 3,67 | | Fabricia sabella | 2,7 | | Nematoda | 2,67 | | Tubificidae benefi | 0,87 | | Mya arenaria | 0,87 | | Euteone longa | 0,27 | | Capitella capitata | 0,2 | | Littorina saxatilis | 0,2 | | Mytilus | 0,13 | | Gamarus sp | 0,067 | |

Таблица объектов в Северной губе.

|  |  |
| --- | --- |
| Объекты | Частота встречаемости |
| Hydrobia | 70,9 |
| Nematoda | 18,27 |
| Pygospio elegans | 8,79 |
| Macoma baltica | 8,58 |
| Microspio theeli | 7,48 |
| Tubificidae benedeni | 1,06 |
| Scoloplos armiger | 0,7 |
| Monoculodes sp. | 0,7 |
| Fabricia sabella | 0,36 |
| Mytilus sp. | 0,33 |
| Polydora quadrilobata | 0,27 |
| Littorina saxatilis | 0,15 |
| Oligochaeta | 0,15 |
| Gamarus sp. | 0,12 |
| Mya arenaria | 0,12 |
| Alitta virens | 0,12 |
| Jaera sp. | 0,09 |
| Capitella capitata | 0,06 |
| Nemertea | 0,067 |
| Eteone longa | 0,067 |
| Chironomidae | 0,067 |
| Pontoporeia femorata | 0,067 |
| Gamaroidea | 0,067 |
| Harpacticoidea | 0,067 |

Таблица встречаемости объектов в Южной губе

Из таблицы (Табл +++) можно заметить, что самыми частыми видами являются *Hydrobia* общая встречаемость 1752, *Pygospio elegans* с общей встречаемостью 259, Macoma baltica 77, Microspio theeli 46, Fabricia sabella 41, Nematoda 40. Реже встречались Tubificidae benefi, Mya arenaria, Euteone longa, Capitella capitata, Littorina saxatilis, Mytilus, Gamarus sp.

Из таблицы (Табл) встречаемости видов в Южной губе самыми частыми были Hydrobia, Nematoda, Pygospio elegans, Macoma baltica, Microspio theeli, Tubificidae benedeni, Scoloplos armiger, Monoculodes sp. Реже встречались Mytilus sp., Polydora quadrilobata, Littorina saxatilis, Oligochaeta, Gamarus sp., Jaera sp., Capitella capitata, Nemertea, Alitta virens, Eteone longa, Chironomidae, Pontoporeia femorata, Gamaroidea, Harpacticoidea.

Из этих двух таблиц можно сказать что в Южной губе намного больше встреченных видов. И только в Южной губе встретились Polydora quadrilobata, Gamarus sp, Scoloplos armiger, Monoculodes sp., Chironomidae, Jaera sp., Nemertea, Alitta virens, Pontoporeia femorata, Gamaroidea, Harpacticoidea. Значит сообщество Южной губы более разнообразное. Возможно такое произошло что площадь Южной губы намного больше площади Северной. И в Северной губе довольно большую площадь акватории занимает мидиевая банка в пределах которой многие животные не способны существовать.

Связь рациона питания и разнообразия сообщества.

Если есть различие сообществ значит существуют два разных отличных друг от друга рациона. Один в северной губе другой в южной. Из этой частотной диаграммы это легко заметить.



Карта северной губы



Рис +++ Дендрограмма рациона в Южной и Северной губе

На данном рисунке показано различие рациона в Северной (1-5) и Южной губе (6-16).

Из данной дендрограммы видно, что существует как минимум два различных друг от друга рациона. Первый рацион состоит из рациона северной губы и двух из южной губы это 8 и 6. И второй состоит полностью из Южной губы. Заметно что в пределах одной акватории существуют различные типы рационов, которые больше похожи на рацион из другой акватории.

Из данной диаграммы (Рис +++) хорошо заметно что чем более разнообразное сообщество то, тем меньше пищевых объектов появляется в желудках и на оборот чем менее разнообразное сообщество, тем больше пищевых объектов. Еще можно увидеть, что в Северной губе сообщество в большой своей части бедное поэтому в северной губе в желудках больше пищевых объектов нежели в южной губе. Значит в зависимости от разнообразия сообществ Crangon crangon проявляет разные сценарии питания. Если сообщество бедное, то он начинает есть все без разбора. Здесь он явный генералист, то есть животное которое питается всем что найдет не выбирая. А ежели сообщество более разнообразное то он становится специалистом, который питается только определенными пищевыми объектами, которые для него являются более приоритетными. Значит если в Южной губе более разнообразное сообщество, то он является специалистом в пределах этой акватории, а в северной губе генералистом.

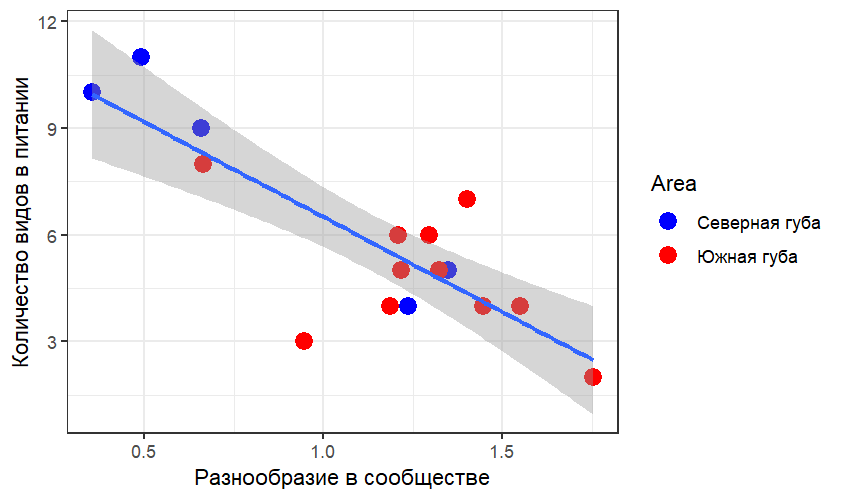


Рисунок +++ Отношение количества пищевых объектов к разнообразию сообщества.

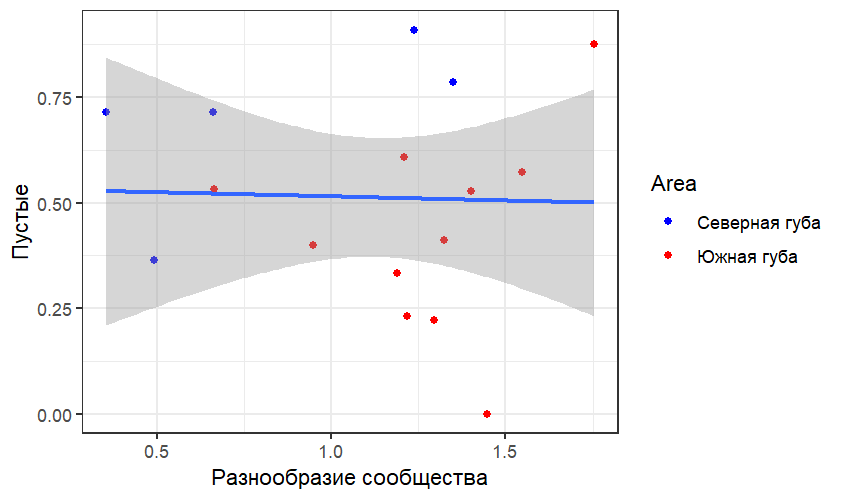


Рисунок +++ Отношение пустых желудков к разнообразию сообщества.

Но в зависимости от разнообразия сообществ и типа питания количество особей с пустыми желудками практически не изменяется. Это можно заметить из данного графика.

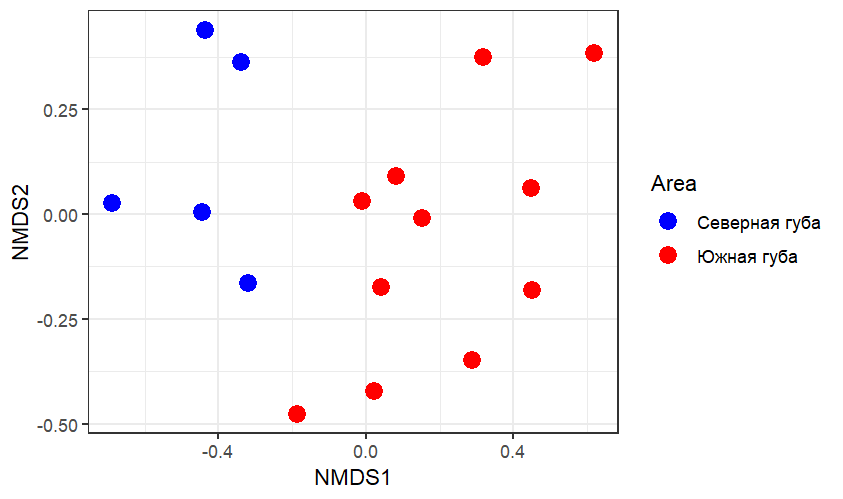
Если тип питания зависит от сообщества, то в данной точке из которой была взята креветка ее питание будет практически идентично тому сообществу, на котором она была поймана.

Но из танглграммы (Рис ++) можно заметить, что этого не происходит. Сообщество и питание идентично только в точках 15 12 11 16 и 9 которые только из южной губы. И полной зависимости сообщества и питания не видно.

Возможно такое соотношение сообщества к питанию произошло из-за того, что креветки Crangon crangon спокойно могут перемещаться между точек, а совпадение сообщества и питания может быть обусловлено что только в этот момент времени, когда производился сбор материала креветка только что поймала и съела добычу из этой точки. Также как было замечено креветки Crangon crangon иногда выходят кормится на сублитораль, о чем свидетельствуют найденные в их желудках креветок щетинки Terebellides stroemi сублиторального вида червей. Возможно по этой причине и происходит не совпадение питания и сообщества.



Рис +++ Танграмма сравнения сообщества и рациона питания.



Выводы