

## БИОЛОГИЯ КРЕВЕТОК

А.Л. Верещака, А.А. Лунина

### 10.1. РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ГИДРОТЕРМАЛЬНЫХ КРЕВЕТОК

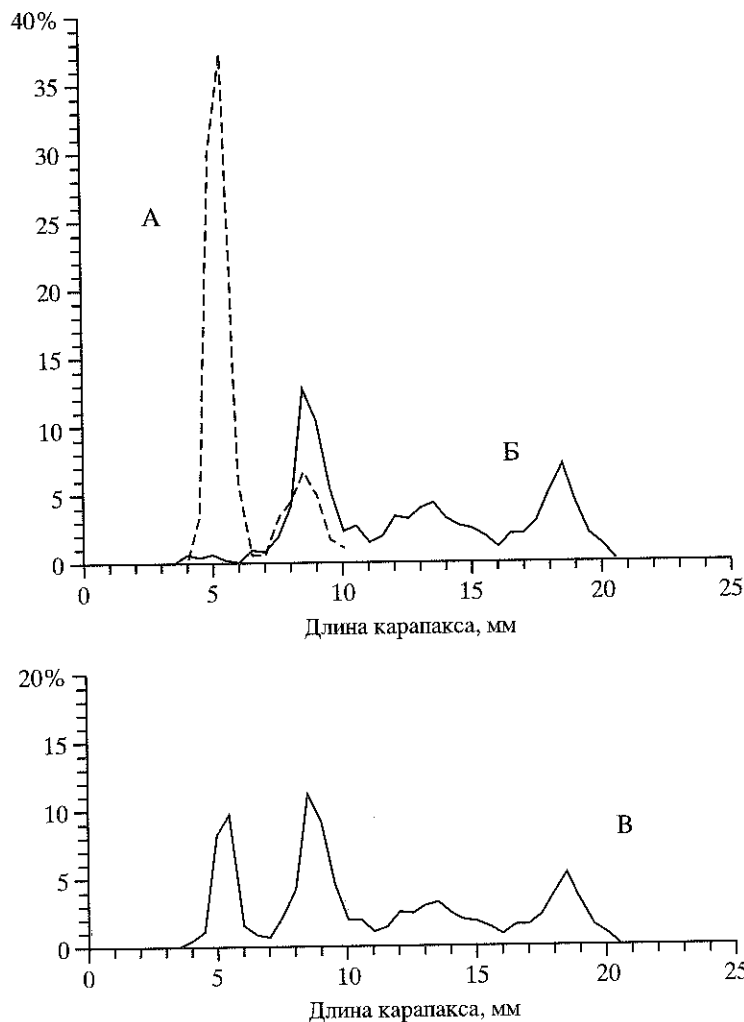
Гидротермальные креветки, как и все членистоногие, растут не постоянно, а периодически. Они имеют твердый наружный скелет, который обеспечивает им опору, но одновременно делает невозможным рост. Время от времени креветки линяют – сбрасывают твердый покров. К этому времени под ним формируется новый эластичный покров, который способен в течение некоторого времени (обычно нескольких дней) растягиваться. Именно в те дни, когда старые твердые покровы сброшены, а новые еще не затвердели, происходит рост креветок.

Казалось бы, изучить число линек и время жизни креветок не представляет особого труда. Если по оси абсцисс нанести размер, а по оси ординат – частоту встречаемости особей данного размера, то количество пиков будет соответствовать числу возрастных стадий креветок, а впадины между пиками будут соответствовать тому относительно короткому промежутку жизни креветок, когда они растут. Но на деле животные даже одного возраста могут иметь разную длину – в зависимости от собственного генотипа, условий питания и других особенностей среды. Поэтому выявление пиков численности в смешанной популяции креветок – задача сложная.

Показателем размера креветок служила посторбитальная длина карапакса – расстояние от заднего края глазной орбиты до середины заднего края карапакса. Карапакс представляет собой относительно жесткую структуру, длина которой не зависит ни от степени расправленности креветки, ни от меняющейся индивидуально длины роострума и т.д. Пробы креветок отбирались безвыборочно, и анализировались только те пробы, где численность вида была более 50 экз. Большинство видов отбиралось слэп-ганом, стервятники и хищники *Alvinocaris* (иногда *Mirocaris*) были пойманы ловушками с приманкой. Креветки измерялись штангенциркулем с точностью до 0.02 мм, их длины заносились в базу данных Excel. Для анализа возрастной структуры креветок объединяли в размерные группы с шагом 1/2 мм (римикарисы) и 1/3 мм (остальные креветки).

Сделан анализ всех видов гидротермальных креветок, живущих на Срединно-Атлантическом хребте [Верещака, 1996б; Vereshchaka, 1997а]. Общие особенности репродуктивной биологии гидротермальных ракообразных рассмотрены ранее [Vereshchaka, 1997d; Верещака и др., 1998; Верещака, 2000].

*Rimicaris exoculata*. Этот вид доминирует на большинстве гидротермальных полей, но структура его популяций сильно варьирует. На поле Снейк-Пит наблюдались 4 возрастные группы римикарисов с длиной карапакса 5 мм, 8 1/2 мм, 13 1/2 мм и 18 1/2 мм (рис. 10.1). При этом на постройке Moose

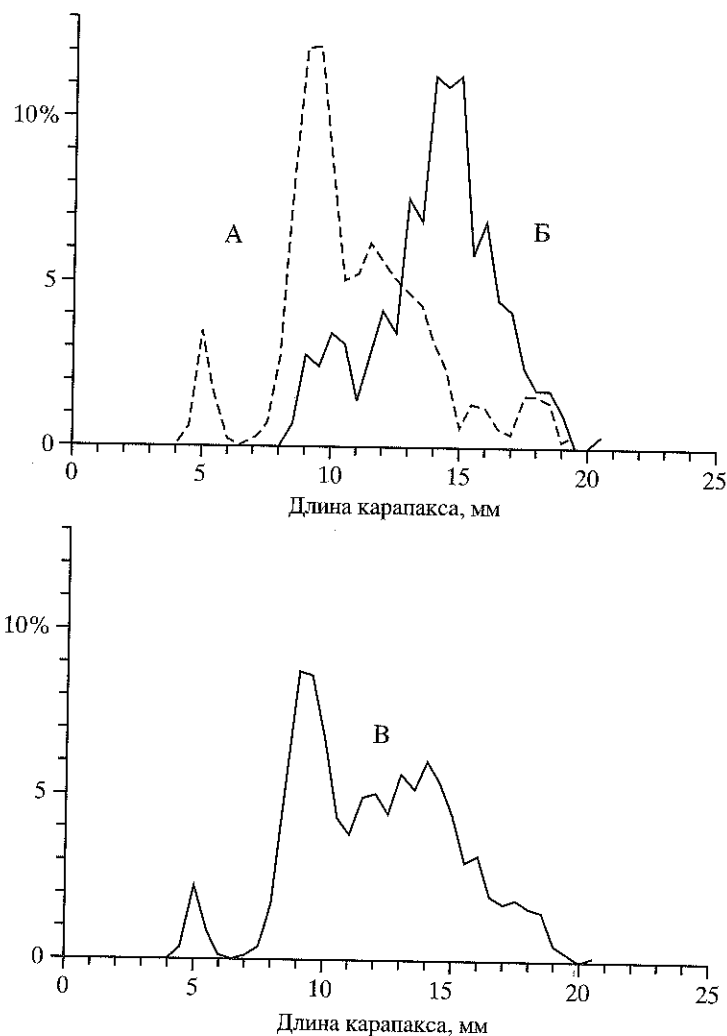


**Рис. 10.1.** Распределение возрастных стадий *Rimicaris exoculata* на поле Снейк-Пит  
 А – склоны постройки Moose (240 экз.); Б – склоны постройки Beehive (530 экз.); В – объединенная проба (770 экз.)

обитали только молодые особи (первые 2 возрастные группы), а на вершине постройки Beehive – подрастающие и половозрелые креветки (группы 2–3, группа 1 представлена малозаметным пиком). Можно предположить, что планктонные личинки оседают на склоны постройки Moose и подрастают там до размеров 2-й когорты. Визуальные наблюдения показали, что молодь римикарисов в массе держится в зоне муаровых высачиваний на склонах этой постройки. Затем подросшая молодь перемещается в верхнюю часть постройки Beehive, где много черных дымов. Только на этой постройке обнаружены скопления взрослых римикарисов. Все остальные постройки поля Снейк-Пит дают приют в основном молодежи римикарисов. Большое количество молодежи 2-й возрастной стадии плавают в массе в придонном слое

**Рис. 10.2.** Распределение возрастных стадий *Rimicaris exoculata* на поле ТАГ  
 А – точка D

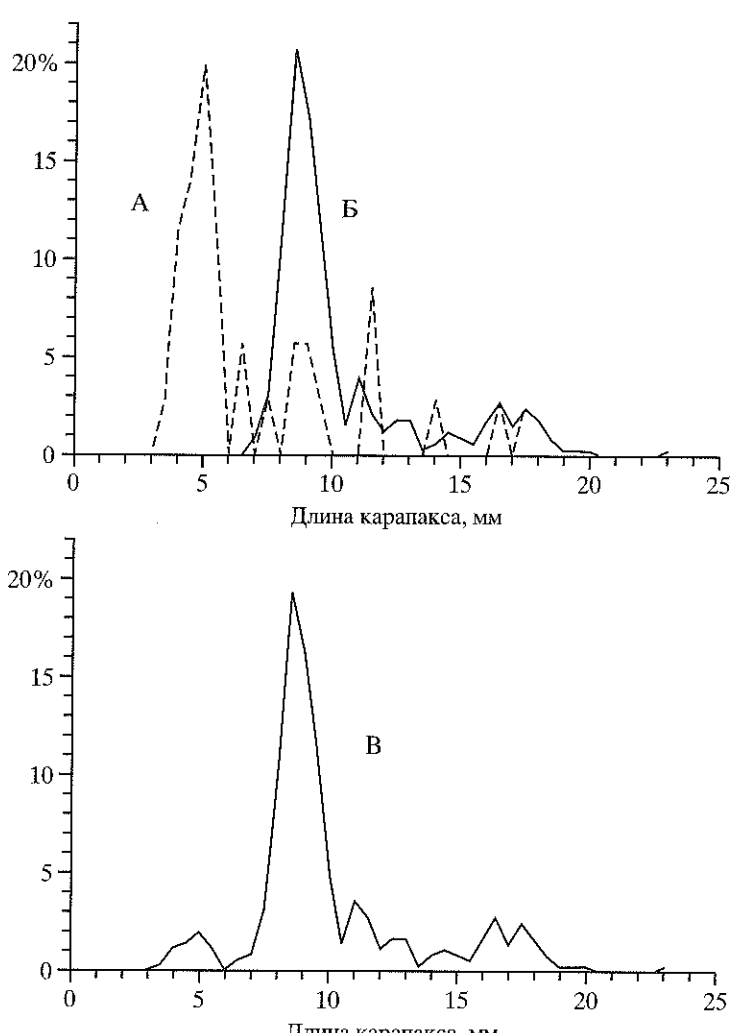
гидротермальному флюид для дальних выходов. На поле ТАГ имеют хожими значения (рис. 10.2). При этом стадии 1–3 с преобладанием 1-й стадии обладали более высокими значениями. 3-я стадия малочисленна и встречается на небольших участках. Молодь 2-й возрастной стадии восточных построек восточных построек высачиваний на б



**Рис. 10.2.** Распределение возрастных стадий *Rimicaris exoculata* на поле ТАГ  
 А – точка D (474 экз.); Б – точка 0 (301 экз.); В – объединенная проба (775 экз.)

гидротермального поля: возможно, они ищут черные дымы и подходящий флюид для дальнейшего роста.

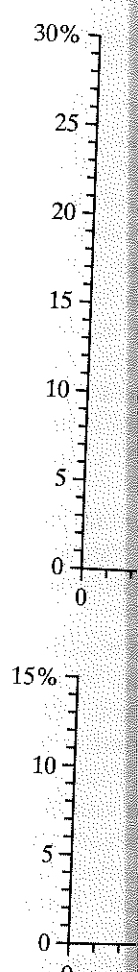
На поле ТАГ тоже наблюдались 4 возрастные стадии римикарисов с похожими значениями длины карапакса: 5 мм, 9 мм, 12–13 мм и 15–16 мм (рис. 10.2). При этом в точке D обитали большей частью молодые особи (стадии 1–3 с преобладанием 2-й стадии), а на основном комплексе в точке 0 преобладали более взрослые особи (стадии 2–4 с преобладанием 4-й стадии, 3-я стадия малочисленна). По всей видимости, планктонные личинки оседают на небольшие постройки восточной части поля и подрастают там до размеров 2-й возрастной стадии. Визуальные наблюдения показали, что на постройках восточной части доминирует молодь, обильная в зоне муаровых высачиваний на белых курильщиках. Подросшая молодь перемещается в зо-



**Рис. 10.3.** Распределение возрастных стадий *Rimicaris exoculata* на поле Брокен-Спур  
 А – постройка Triple Chimney (57 экз.); Б – постройка Saracene Head (327 экз.); В – объединенная проба (384 экз.)

ну основного комплекса с его склонами, омываемыми черными дымами. Только на главном комплексе обнаружены массовые скопления римикари-сов с преобладанием взрослых особей. Некоторое количество молоди на 2-й стадии плавает в придонном слое гидротермального поля, хотя численность этих креветок на порядок меньше, чем на поле Снейк-Пит.

На поле Брокен-Спур ситуация была более сложной. Здесь четко прослеживались 2 первые возрастные стадии с длиной карапакса 5 мм и 8½–9 мм (рис. 10.3). Две следующие стадии, 12–13 мм и 16½–17½ мм, представлены малым числом особей и выражены нечетко. На постройке Triple Chimney обитали большей частью самые молодые особи 1-й возрастной стадии, на постройке Saracene Head доминировали креветки 2-й стадии. Судя по

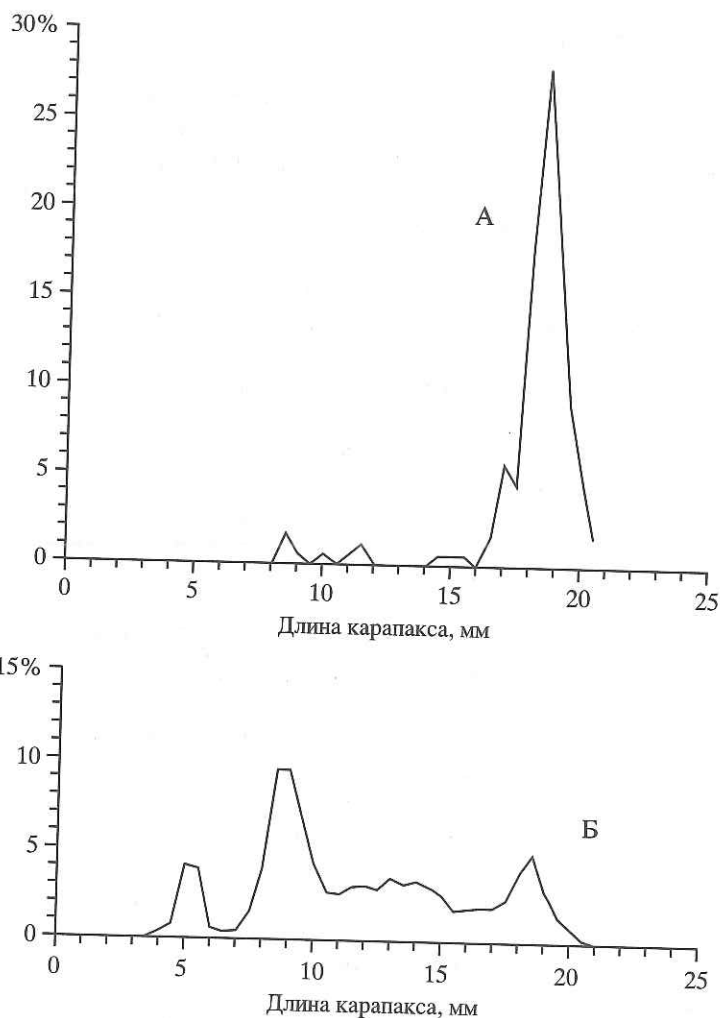


**Рис. 10.4.** Распределение возрастных стадий *Rimicaris exoculata* на поле Рейнбоу в рейсе постройкам полей

наблюдениям 1996 г., только на постройке Брокен-Спур обнаружены массовые скопления римикари-сов с преобладанием взрослых особей. Некоторое количество молоди на 2-й стадии плавает в придонном слое гидротермального поля, хотя численность этих креветок на порядок меньше, чем на поле Снейк-Пит.

На поле Рейнбоу ситуация была более сложной. Здесь четко прослеживались 2 первые возрастные стадии с длиной карапакса 5 мм и 8½–9 мм (рис. 10.3). Две следующие стадии, 12–13 мм и 16½–17½ мм, представлены малым числом особей и выражены нечетко. На постройке Triple Chimney обитали большей частью самые молодые особи 1-й возрастной стадии, на постройке Saracene Head доминировали креветки 2-й стадии. Судя по

наблюдениям 1996 г., только на постройке Брокен-Спур обнаружены массовые скопления римикари-сов с преобладанием взрослых особей. Некоторое количество молоди на 2-й стадии плавает в придонном слое гидротермального поля, хотя численность этих креветок на порядок меньше, чем на поле Снейк-Пит.



**Рис. 10.4.** Распределение возрастных стадий *Rimicaris exoculata*  
 А – сумма по всем постройкам поля Рейнбоу (175 экз.); Б – сумма по всем исследованным в рейсе постройкам полей САХ (2104 экз.)

наблюдениям 1996 г., половозрелые особи доминировали в основном скоплении на постройке Богданова, но пробы из этого скопления взять в 47-м рейсе НИС «Академик Мстислав Келдыш» не удалось. Можно предположить, что планктонные личинки оседают на небольшие постройки с муарами типа Triple Chimney и подрастают там до размеров 2-й стадии, а затем перемещаются на дефинитивную постройку (Bogdanov Site).

На поле Рейнбоу ситуация в корне отличалась от того, что наблюдалось на остальных полях. Все обследованные постройки (курильщики Е и З, а также безымянная постройка в западной части поля) были населены почти исключительно половозрелыми особями одной возрастной стадии. Объединив данные по всем курильщикам (везде картина была однотипной), мы получим любопытную картину (рис. 10.4, А). Стадии 1–3 представлены единичными

особями, а популяция практически на 100% состоит из особей последней, 4-й, стадии с длиной карапакса 18–19 мм.

Молодые особи практически отсутствуют и не смогут обеспечить воспроизводство в пределах поля, а половозрелые особи, закончив жизненный цикл, погибнут. Похожие процессы смены поколений другого доминирующего на поле вида – митилид (см. главу 11) – наводит на мысль о том, что на Рейнбоу происходит кардинальная перестройка донных сообществ. По всей видимости, это связано с теми геологическими процессами, которые наблюдались на этом поле: резким снижением гидротермальной активности прежних курильщиков и увеличением активности в восточной части поля. Одним из возможных итогов может быть та ситуация, которая наблюдалась на Лакки-Страйк: полное отсутствие римикарисов на исследованных постройках.

На рис. 10.4, Б представлена размерная структура обобщенной выборки по всем исследованным популяциям римикарисов на САХ. Она свидетельствует о существовании 4 возрастных стадий.

Первая с длиной карапакса 5 мм выражена максимально четко. Планктонные личинки имеют длину карапакса 3–4 мм и после линьки переходят к донно-придонному образу жизни – первой стадии. Ее размер мало меняется от поля к полю.

Следующая стадия 8½–9 мм тоже хорошо выражена и мало варьирует в пределах полей САХ. Первая и вторая возрастные стадии живут преимущественно в муаровых сочениях и в зоне белых курильщиков. Их тела заполнены жиром, который накапливается во время планктонной жизни для успешного прохождения последующего метаморфоза (см. главу 4).

Следующий, третий, пик численности римикарисов сильно «размазан» по горизонтальной оси. В этот период креветки претерпевают заметный метаморфоз, когда форма их тела меняется на дефинитивную, при этом пропорции в значительной степени варьируют индивидуально. Кроме того, размеры на этой стадии могут в большей степени зависеть от конкретных условий на курильщике, и осреднение данных по всем постройкам неминуемо приводит к сглаживанию пика.

Размер последней, половозрелой, стадии тоже варьирует и, видимо, сильно зависит от конкретных условий на источнике. Средний размер 4-й стадии минимален на ТАГ (15–16 мм), максимален – на Снейк-Пит и на Рейнбоу (18–19 мм). Не исключено, что на ТАГ, где плотность поселений римикарисов максимальна, условия благоприятны для более быстрого полового созревания креветок.

Интересно, что разные когорты креветок слабо смешиваются и формируют четкие пятна одноразмерных особей, принадлежащих одной когорте. Картина распределения креветок похожа на ту, что открывается при взгляде на детский сад: на небольшом участке мы видим гуляющих подготовительную, старшую, среднюю группы и даже ясли.

Судя по визуальным наблюдениям, креветки одной стадии мало перемещаются в масштабах постройки и почти не перемещаются в пределах поля. На ранних стадиях молодь предпочитает муаровые сочения и черные дымы небольшой мощности и лишь по достижении половозрелости мигрирует в основные скопления на избранных курильщиках (Beehive на ТАГ; точка 0 на ТАГ, Caracene's Head на Брокен-Спур). Выбор дефинитивного курильщи-

ка зависит, видимо, от рельефа дна и температуры поверхности, которую они предпочитают сидеть на крестовых постройках.

Размерная структура гидротерм происходит на протяжении жизни популяций, которые различаются по численности, которые различаются по численности, которые различаются по численности.

Состояние популяций на глубинах 3 км. Хотя сообщество не ждет, что популяция будет связана с такой же температурой, как на поверхности.

Напротив, при той же температуре, где практически нет римикарисов (единственное присутствие креветок), может быть связана с такой же температурой, как на поверхности.

(1) На гидротермальных водах, никто не может жить, как на меньшей глубине. Планктонные хищники-Страйк и отсутствие высшей биомассы (кочелюстных), которые могут жить на такой же температуре, как на поверхности.

(2) Как было показано, поток зависит в значительной степени от гидротермальных полей. Единую систему биомассы римикарисов. Северная часть области стерильна на большей глубине (Рейнбоу). Популяция римикарисов и численность креветок.

(3) Являясь конечным продуктом, более тесно связана с гидротермальной активностью. Возможно, что популяция, откуда происходит Гвен. При этом в течение длительного периода на Страйк, креветок перед выселением), а в донной популяции (Рейнбоу, половозрелые особи нет).

*Mirocaris*. Этот вид креветок, встречается только на северных постройках. Полный спектр возрастных стадий.

ка зависит, видимо, от состава флюида, скорости его истечения и площади поверхности, которая омывается флюидом и на которую могут периодически садиться креветки.

Размерная структура популяций свидетельствует о том, что заселение гидротерм происходит не постепенно, а пульсирующими потоками. Видимо, на протяжении жизни креветок гидротерма обычно заселяется четырьмя генерациями, которые растут, сменяя друг друга.

Состояние популяций римикарисов в большой степени зависит от поля. На глубинах 3 км и более наблюдается стабильная 4-пиковая структура популяции. Хотя соотношение пиков варьирует, можно с уверенностью утверждать, что популяции находятся в устойчивом состоянии.

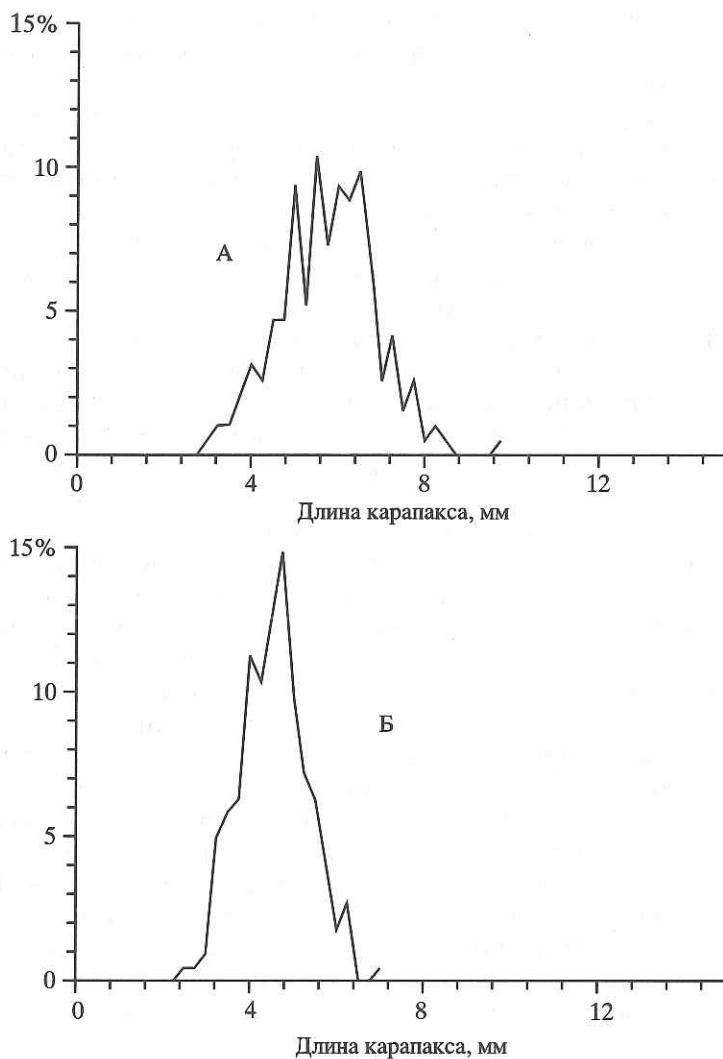
Напротив, при уменьшении глубины наблюдается сначала снижение устойчивости популяционной структуры (поле Рейнбоу, глубина около 2 км, где практически нет ювенильных стадий), а затем постепенное исчезновение римикарисов (единичные особи на Лаки-Страйк при глубине менее 2 км и отсутствие креветок на Менез-Гвен при глубине менее 1 км). С чем может быть связана такая тенденция? Возможны три объяснения.

(1) На гидротермах больших глубин, омываемых почти не населенными водами, никто не мешает развитию пелагических личинок римикарисов, в то время как на меньших глубинах личинки креветок оказываются под прессом планктонных хищников. Почти полное отсутствие римикарисов на поле Лаки-Страйк и отсутствие молоди на поле Рейнбоу может быть следствием повышенной биомассы планктонных хищников (эуфаузиид, циклотон, щетинкочелюстных), которая наблюдалась в 2002 г. по сравнению с 1998–1999 гг.).

(2) Как было показано [Vereshchaka, 1997], структура популяций креветок зависит в значительной степени от потоков личинок из соседних гидротермальных полей. Южные глубоководные поля могут представлять собой единую систему биотопов, в пределах которых существует суперпопуляция римикарисов. Северные поля с относительно небольшими глубинами могут быть областью стерильного выселения, причем чем дальше на север и меньше глубины (Рейнбоу – Лаки-Страйк), тем более зависимыми являются популяции римикарисов, что выражается в изменении их популяционной структуры и численности.

(3) Являясь консументами первого уровня, римикарисы трофически наиболее тесно связаны с хемосинтетической первичной продукцией. Гидротермальная активность полей и их общая продуктивность варьируют во времени. Возможно, что эти показатели падали на южных гидротермальных полях, откуда происходит заселение полей Рейнбоу, Лаки-Страйк, Менез-Гвен. При этом в одном случае снижение активности длилось относительно длительный период, превышающий время жизни римикарисов (Лаки-Страйк, креветок практически нет, поле превратилось в область стерильного выселения), а в другом случае снижение активности произошло недавно (Рейнбоу, половозрелые креветки многочисленны, но притока молоди почти нет).

*Mirocaris*. Этот род – второй по массовости среди гидротермальных креветок, встречается на всех полях САХ (кроме Лост-Сити), но доминирует только на северных батимальных полях Лаки-Страйк и Рейнбоу. Наиболее полный спектр возрастных стадий наблюдается на поле Рейнбоу на куриль-



**Рис. 10.5. Распределение возрастных стадий *Mirocaris fortunata* на поле Рейнбоу**  
 А – постройка «3» (193 экз.); Б – безымянная постройка в западной части поля (223 экз.)

щике «3» – 4, 5, 5½ мм, 6½ мм, 7 и 8 мм (рис. 10.5, А). На том же поле на западном курьшике возрастных стадий значительно меньше, и доминируют ювенильные креветки с длиной карапакса 4, 5, 6½ мм (пик на 5½ мм отсутствует, в этом месте на графике виден только «уступ» – рис. 10.5, Б). На поле Брокен-Спур отчетливо выделяются 3 когорты крупных креветок с длиной карапакса 6½, 7 и 9 мм (рис. 10.6, А). На поле Лаки-Страйк прослеживаются те же когорты, но к ним прибавляется пик более молодых особей длиной 5 мм (рис. 10.6, Б). Графики размерной структуры популяций мирокарисов позволяют сделать несколько выводов.

(1) К донному образу жизни переходят личинки с очень малой длиной карапакса – около 2 мм. Это значит, что большинство планктонных личинок,

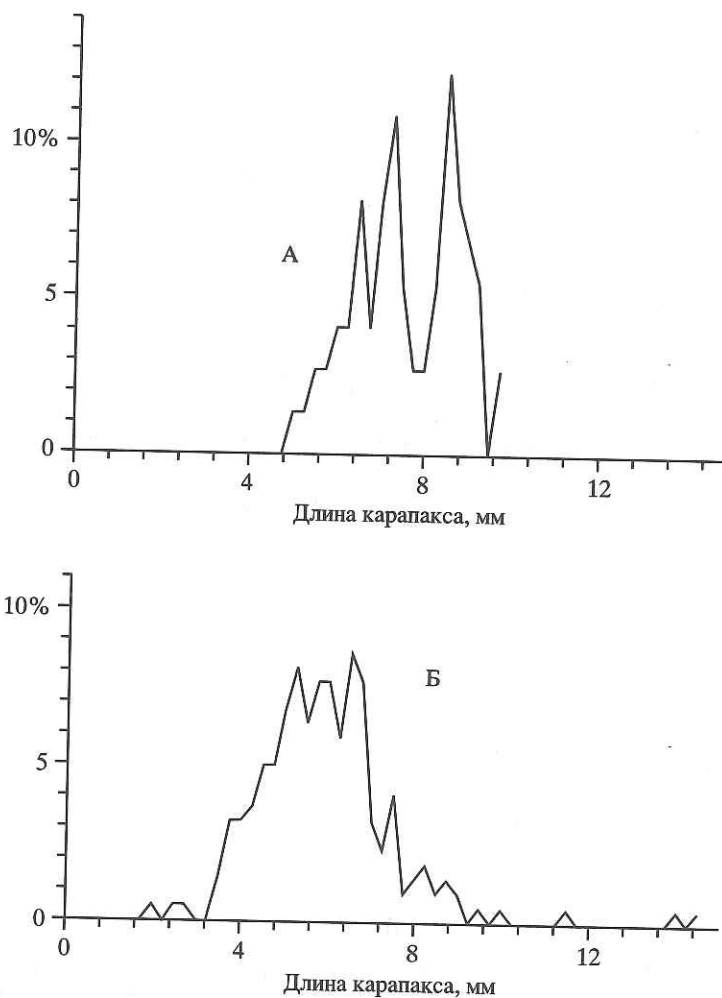
**Рис. 10.6. Распреде**  
 А – поле Брокен-С  
 постройки Sintra, Е

встреченных в п  
 принадлежат к э

(2) Раз осев  
 только в предел  
 этом говорит ра  
 поля (рис. 10.5)  
 ни ловушки они  
 В этом отличие

(3) Несмотря  
 нек на дне. Кром  
 мелких и более к  
 стверно. Можн





**Рис. 10.6. Распределение возрастных стадий *Mirocaris fortunata***  
 А – поле Брокен-Спур, постройки MAR-2 и Triple Chimney (73 экз.); Б – поле Лаки-Страйк, постройки Sintra, Eiffel Tower и Mark 4 (203 экз.)

встреченных в придонном слое и имеющих длину карапакса 3–4 мм, вряд ли принадлежат к этому виду.

(2) Раз осев на дно, личинки мирокарисов в основном перемещаются только в пределах постройки, редко – в пределах гидротермального поля. Об этом говорит различие в размерном составе на разных постройках одного поля (рис. 10.5) и сильная пятнистость в распределения мирокарисов: в одни ловушки они идут в большом количестве, в другие почти не ловятся. В этом отличие мирокарисов от римикарисов.

(3) Несмотря на малый размер, мирокарисы проходят большое число линек на дне. Кроме упомянутых 6 стадий можно выделить еще несколько более мелких и более крупных стадий, но такое выделение статистически менее достоверно. Можно предположить, что мирокарисы живут достаточно долго и

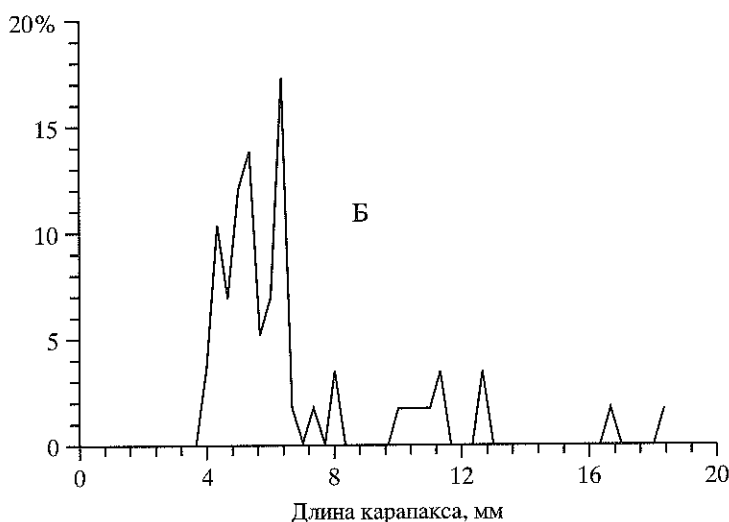
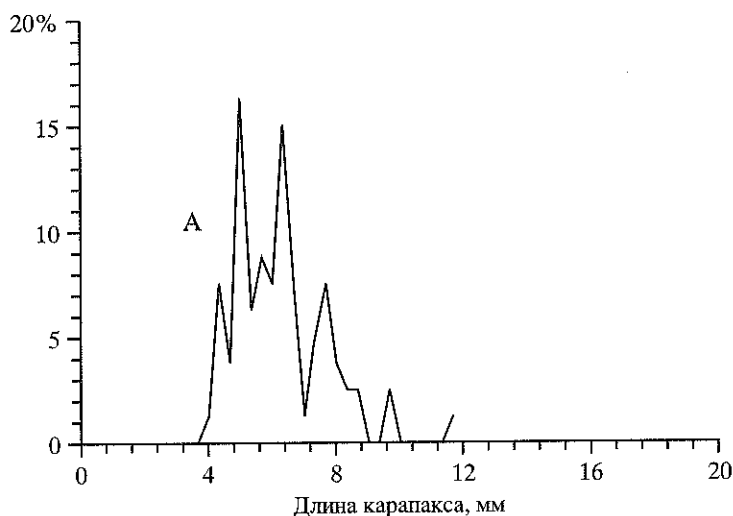


Рис. 10.7. Распределение возрастных стадий *Alvinocaris* sp., пойманных в ловушки с приманкой у основания построек  
А – поле Рейнбоу (80 экз.); Б – поле Снейк-Пит (58 экз.)

Рис. 10.8. Распределение возрастных стадий *Alvinocaris* sp. в поле Снейк-Пит  
А – *Alvinocaris* sp. ceii, Брокен-Спур

растут медленно. После каждой линьки длина их карапакса увеличивается в среднем на 1 мм – эта величина в несколько раз меньше, чем у римикарисов.

(4) Мирочарисы достигают половозрелости довольно рано и после этого еще долго продолжают жить и расти. Присутствующие в материале самки с икрой имели размеры 5.3–5.5 мм, что соответствует стадии 5½ мм, в то время как максимальная длина может достигать 10–15 мм (поле Лаки-Страйк). Получается, что, достигнув половозрелости, креветки могут вырасти еще в 2–3 раза! В этом – еще одно их отличие от римикарисов.

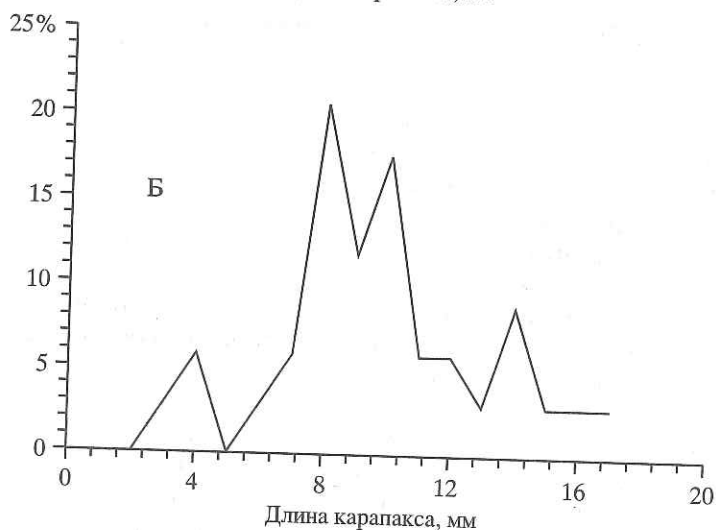
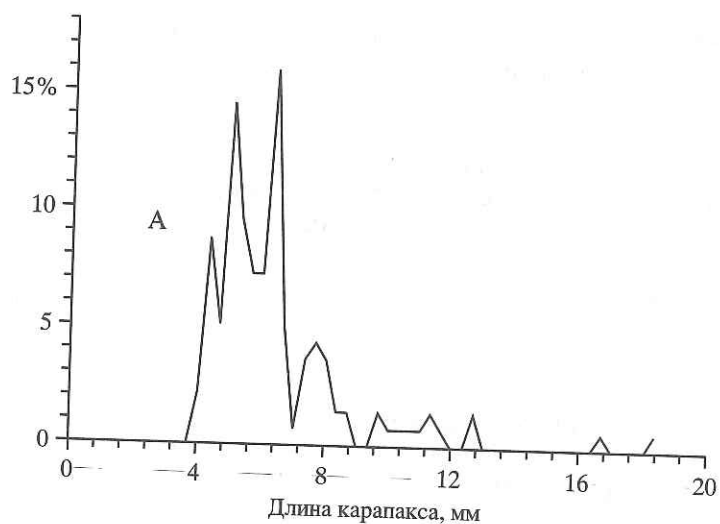
*Alvinocaris markensis*. На рис. 10.7 и 10.8, А показана размерная структура популяций альвинокарисов на полях Рейнбоу и Снейк-Пит, а также струк-

тура объединенных групп, ответственные за

Альвинокарисы на определенных биотопах содержатся в стадиях

Как и мирочарисы, альвинокарисы имеют длительный жизненный цикл. Кроме упомянутых стадий, ответственных за

Можно предпо-



**Рис. 10.8. Распределение возрастных стадий гидротермальных креветок**  
 А – *Alvinocaris* sp., суммировано по полям Рейнбоу и Снейк-Пит (138 экз.); Б – *Chorocaris chacei*, Брокен-Спур, постройка Wasp Nest (34 экз.)

тура объединенной общей пробы. Обращают на себя внимание пики, соответствующие длине карапакса 4, 5, 6, 8 мм.

Альвинокарисы – стервятники и хищники, перемещающиеся за добычей на определенные расстояния у оснований построек. Пробы из разных микробиотопов содержали все возрастные стадии альвинокарисов, отсутствие некоторых стадий скорее связано с небольшим объемом выборки.

Как и мирокарисы, альвинокарисы проходят большое число линек на дне. Кроме упомянутых 4 стадий можно выделить еще несколько стадий, соответствующих еще более крупным креветкам, но такие находки единичны. Можно предположить, что альвинокарисы живут достаточно долго и растут

медленно. После каждой линьки длина их карапакса увеличивается на 1–2 мм вначале, чуть больше – в зрелости. Эта величина больше, чем у мирокарисов, но меньше, чем у римикарисов. При длине карапакса 8 мм креветки становятся половозрелыми, но, как и мирокарисы, продолжают свой рост, достигая в два раза большей длины.

*Chorocaris chacei*. Этот вид оказался плохо представленным в материале. Небольшая выборка с поля Брокен-Спур (постройка Wasp Nest) показывает наличие 4 возрастных стадий – 4, 8, 10 и 14 мм (рис. 10.8, Б). Крупные хорокарисы достигают длины карапакса 25 мм, проходя значительное число линек.

## 10.2. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГИДРОТЕРМАЛЬНЫХ КРЕВЕТОК НА ПРИМЕРЕ *ALVINOCARIS MARKENSIS*

Микроэволюционные процессы в популяциях гидротермальных креветок на Срединно-Атлантическом хребте сложны. Детальный морфологический анализ креветок *Rimicaris exoculata* всего с четырех курильщиков показал очень необычные вещи: популяции креветок с соседних курильщиков одного поля могут различаться больше, чем популяции с удаленных друг от друга гидротермальных полей [Vereshchaka, 1997b]. Результаты этой работы побудили нас продолжить исследования фенотипической изменчивости в популяциях гидротермальных креветок. К настоящему времени накопился обширный материал по роду *Alvinocaris* – в ИО РАН сосредоточилась самая большая в мире коллекция этих активных, очень трудных для сбора креветок. Род *Alvinocaris* представляет собой более удобный, чем *Rimicaris*, объект для выявления межпопуляционных отличий по нескольким причинам.

(1) Являясь консументами первого порядка, взрослые *R. exoculata* наиболее сильно привязаны к источнику хемосинтетической органики. Биология и распределение этих креветок зависят от многих трудно учитываемых факторов – интенсивности выхода гидротермального флюида, его состава и т.д. В результате межпопуляционные различия в скоплениях *R. exoculata* – функция от многих переменных, и интерпретировать результаты может быть достаточно сложно. Креветки *Alvinocaris* – эврифаги и стервятники, которые бродят по периферии гидротермальных полей и связаны с источником первичного органического вещества очень опосредованно. Они используют органику любого происхождения, и межпопуляционные различия у альвинокарисов связаны главным образом с изоляцией и потоками генов между полями Срединно-Атлантического хребта.

(2) Морфологические признаки инадаптивного характера у *Alvinocaris* более многочисленны, чем у *R. exoculata*, что позволяет делать более достоверные статистические выводы. Среди фенотипических признаков *R. exoculata*, которые можно анализировать, многие могут быть обусловлены адаптациями к локальным условиям. Высока вероятность того, что пропорции карапакса и относительная длина абдомена являются результатом выборочной экспрессии генов под влиянием условий среды (гидродинамики, трофи-

ки). Только о  
варьирует в п  
У *Alvinoca*  
них мы выбра  
ко выражены  
крываются ро  
ме, число дор  
чество зубчик  
исхиумах и ме  
Альвинока  
подвижны, пря  
мощью слэп-га  
кой. Именно с  
в мире коллек  
чения коллекц  
имеющегося ма

Межпопуля  
лот генома крев  
первый связан с  
(1) Непосред  
довательностей  
полях (сиквенс  
(2) Анализ о  
ми кислотами.  
(3) Анализ ф  
прессии генов.  
Каждый из п  
бенности. Мы  
третий путь. Мо  
знаки связаны с  
опосредованно.  
выраженность м  
ляется интеграл  
экспрессии неск  
этому использов  
количества морс  
знаков (в нашем  
ет проследить в  
метной экспресси  
ма креветок в п  
на разных гидро  
Для анализа  
206 экз. гидротер  
рода *Alvinocaris* (т

ки). Только один признак *R. exoculata* – число шипиков на тельсоне (а оно варьирует в широких пределах) – может считаться инадаптивным.

У *Alvinocaris* число инадаптивных признаков значительно больше, среди них мы выбрали те, которые заметно варьируют и при этом могут быть легко выражены численно. Это количество члеников антенны I, которые перекрываются рострумом, число вентральных и дорзальных зубцов на роструме, число дорзальных зубцов на карапаксе. Кроме того, учитывалось количество зубчиков на плеврах III, IV и V абдоминальных сомитов и шипики на исхиумах и мерусах переоподов со второй по пятую пару.

Альвинокарисов ловить довольно трудно. Они реагируют на свет и очень подвижны, прячутся в укрытиях, поэтому их трудно прицельно ловить с помощью слэп-гана. Наиболее эффективный способ – это ловушки с приманкой. Именно с помощью этих ловушек нам удалось собрать самую большую в мире коллекцию альвинокарисов, живущих на САХ. Существенного увеличения коллекции в ближайшие годы не предвидится, поэтому анализ уже имеющегося материала представляется целесообразным.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Межпопуляционные различия проявляются в структуре нуклеиновых кислот генома креветок. Выявить эти различия можно тремя основными путями, первый связан с анализом генотипа, а два другие – с анализом фенотипа:

(1) Непосредственный анализ сходства и различия нуклеотидных последовательностей в геноме креветок, собранных на разных гидротермальных полях (сиквенс и другие молекулярно-генетические процедуры).

(2) Анализ определенных белков (аллозимов), кодируемых нуклеиновыми кислотами.

(3) Анализ фенотипических признаков, возникающих в результате экспрессии генов.

Каждый из путей имеет свои особенности. Мы будем использовать третий путь. Морфологические признаки связаны с геномом наиболее опосредованно. Но фенотипическая выраженность многих признаков является интегральным показателем экспрессии нескольких генов. Поэтому использование достаточного количества морфологических признаков (в нашем случае 15) позволяет проследить варибельность заметной экспрессируемой части генома креветок в пределах популяций на разных гидротермальных полях. Для анализа использовалось 206 экз. гидротермальных креветок рода *Alvinocaris* (табл. 10.1). Матери-

Таблица 10.1 Количество креветок *Alvinocaris*, использованных для анализа

Гидротермальное поле	Год взятия пробы	Число особей, использованных для анализа
Менез-Гвен	2002	1
Лаки-Страйк	2002	4
Рейнбоу	1998	21
	2002	12
	2005	111
Брокен-Спур	1996	4
	2002	8
ТАГ	2002	1
Снейк-Пит	2002	36
	2003	1
Логачев	1995	1
	1998	8

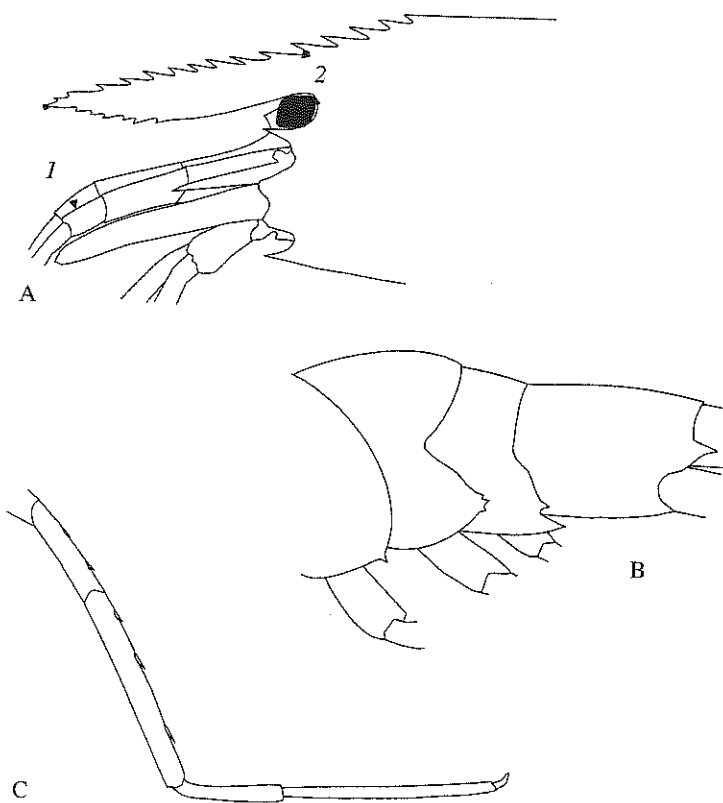


Рис. 10.9. Схема морфометрического анализа креветок *Alvinocaris*  
Пояснения в тексте

ал был собран в 1995–2005 гг. в ходе рейсов НИС «Академик Мстислав Келдыш» на гидротермальных полях Менез-Гвен, Лаки-Страйк, Рейнбоу, Брокен-Спур, ТАГ, Снейк-Пит и Логачев.

Всего представлено 7 популяций альвинокарисов и несколько единичных особей, которые не использовались для статистических процедур. В тексте будем обозначать каждую популяцию, указывая поле, с которой она была собрана и год взятия пробы. На рисунках популяции обозначены начальными заглавными латинскими буквами полей: MG – Менез-Гвен, LS – Лаки-Страйк, R – Рейнбоу, BS – Брокен-Спур, TAG – ТАГ, SP – Снейк-Пит, L – Логачев.

Было выделено несколько морфологических признаков, которые использовались для морфометрического анализа (рис. 10.9).

1. Количество члеников AI, перекрываемых рострумом (рис. 10.9, А, стрелка 1)
2. Число дорзальных зубцов на карапаксе (правее стрелки 2 – рис. 10.9, А)
3. Количество дорзальных зубцов на роструме (левее стрелки 2 – рис. 10.9, А)
4. Количество вентральных зубцов на роструме (рис. 10.9, А)

5. Зазубренность
6. Количество

5. Зазубренность  
6. Количество  
(рис. 10.9, С).

Граница между рострумом проводимки глазной орбиты (стрелка 2). Зубцы талисы принадлежат

Для статистических процедур использовался пакет STATISTICA. Данных признаков.

## ВАРИАЦИОННАЯ

Дисперсионный анализ популяций по средним значениям на графиках (рис. 10.9). Для каждой популяции. На графиках популяций, расположенных в среднем значении, верительному интервалу

Для каждого индивидуума. В зависимости от размера популяций различные интервалы. Для популяций, размер популяций, количество шипиков. Для популяций с полями Менез-Гвен, Логачев 1998 и Рейнбоу. В группе равняется 1. Для популяций, количество шипиков. Для популяций, количество шипиков. Для популяций, количество шипиков.

Мы видим, что интервалы не пересекаются. Это означает, что среди представленных популяций нет пересечения, но их не очень много. Это популяция Рейнбоу.

## 10.3. ИТЕРАТИВНЫЙ

Для сравнения итеративного анализа необходим интегральный показатель морфологии. Показатель в статистике

5. Зазубренность плевр III-V абдоминальных сомитов (рис. 10.9, В)
6. Количество шипиков на исхиуме и мерусе переоподов со II по V пару (рис. 10.9, С).

Граница между дорзальными зубцами карапакса и дорзальными зубцами рострума проводилась следующим образом (рис. 10.9 А): от крайней задней точки глазной орбиты на спинную сторону мысленно опускался перпендикуляр (стрелка 2). Зубцы, расположенные спереди от основания перпендикуляра, считались принадлежащими роструму, остальные – принадлежащими карапаксу.

Для статистической обработки материала использовался программный пакет STATISTICA. Для 206 экз. креветок определялись значения 15 морфологических признаков. Все они были проверены на нормальность распределения.

### **ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ОТДЕЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ**

Дисперсионный анализ (ANOVA) позволяет выяснить, различаются ли популяции по среднему значению какого-либо признака. На приведенных графиках (рис. 10.10–10.16) отражены средние значения признаков для каждой популяции. На оси ординат обозначены значения признаков для разных популяций, расположенных вдоль оси абсцисс. Точки на графике соответствуют среднему значению признака в популяции, вертикальные отрезки – доверительному интервалу со значением  $p$ -уровня 0.05.

Для каждого из 15 признаков существует определенный разброс значений. В зависимости от конкретного признака его средние значения для разных популяций различаются в большей или меньшей степени, но доверительные интервалы всегда перекрываются. Единственный признак, по которому популяции можно разделить на две непересекающиеся группы, это количество шипиков на исхиуме РII. В первую – большую – группу входят популяции с полей Мenez-Гвен, Лаки-Страйк, ТАГ, Снейк-Пит, Рейнбоу, а также Логачев 1998 и Брокен-Спур 2002. Среднее значение этого признака в группе равняется 1.0, т.е. на исхиуме имеется один шипик. Из этой совокупности несколько выделяется Рейнбоу 1998, о чем будет сказано ниже. Вторую группу составляют популяции Брокен-Спур 1996 и Логачев 1995, представители которых не имеют этого шипика, и среднее значение признака по популяции равно нулю.

Мы видим, что Рейнбоу 1998 занимает отдельное, промежуточное положение и не пересекается ни с первой, ни со второй группой. Это объясняется тем, что среди представителей этой популяции встречаются особи, имеющие шипик, но их не очень много, около 19%. Таким образом, можно предположить, что популяция Рейнбоу 1998 является переходной между двумя группами.

### **10.3. ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ СТЕПЕНИ ИЗОЛИРОВАННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ**

Для сравнения популяций, различающихся большим числом признаков, необходим интегральный показатель, некий «общий знаменатель», который показывает морфологическую удаленность популяций. В качестве такого показателя в статистике широко используется дистанция Махаланобиса.

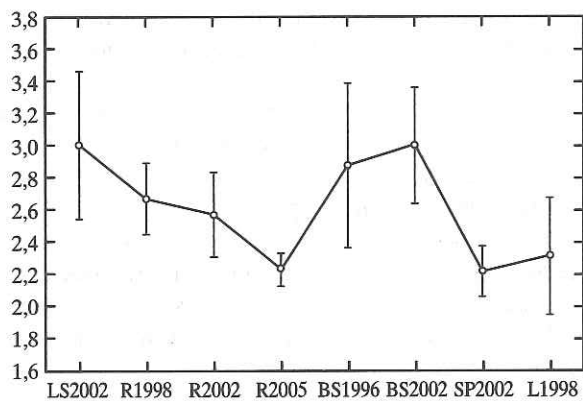


Рис. 10.10. Количество члеников антенны I, перекрываемых рострумом

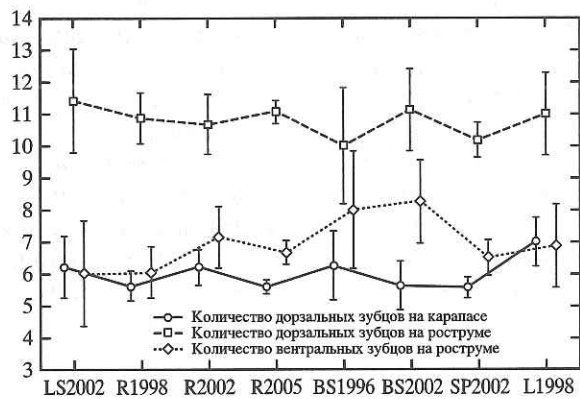


Рис. 10.11. Количество зубцов на роструме и карапаксе

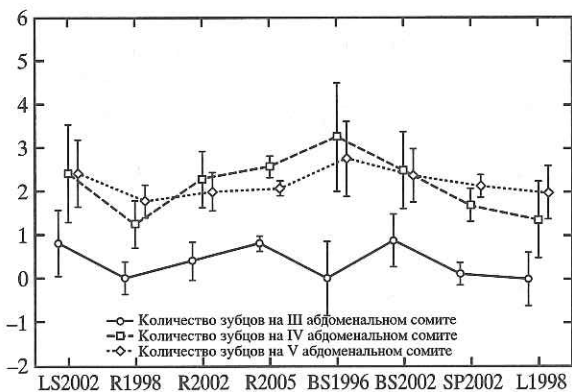


Рис. 10.12. Зазубренность плевр абдоминальных сомитов

Рис 10.13.

Рис. 10.14.

Рис. 10.15.



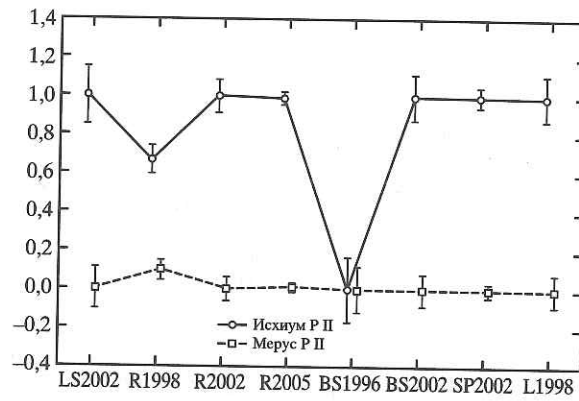


Рис 10.13. Количество шпиков на исхиуме и мерусе переоподов II

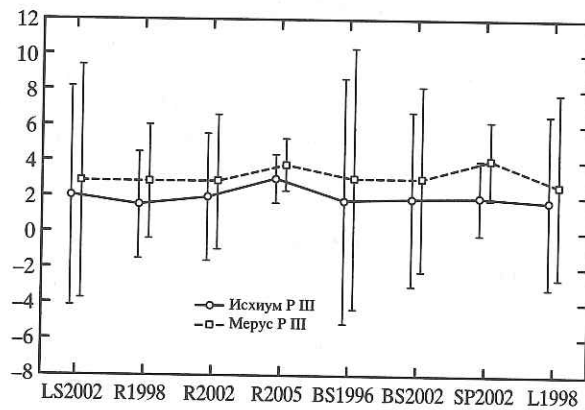


Рис. 10.14. Количество шпиков на исхиуме и мерусе переоподов III

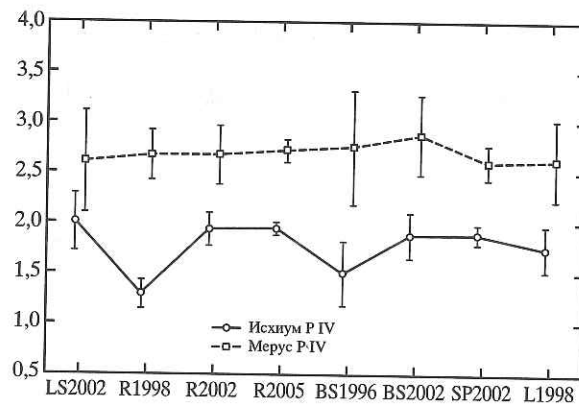


Рис. 10.15. Количество шпиков на исхиуме и мерусе переоподов IV

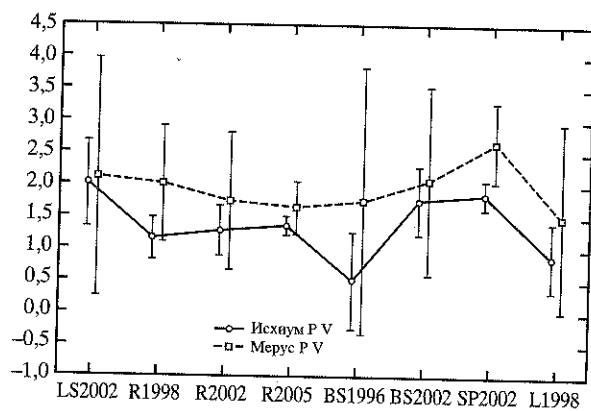


Рис. 10.16. Количество шпиков на исхиуме и мерусе переоподов V

Данные представлены в сводной табл. 10.2 (единичные особи с Менез-Гвен, 1997, ТАГ, 2002, Снейк-Пит, 2003 и Логачева, 1995 исключены).

Данные табл. 10.2 можно представить в виде гистограммы (рис. 10.17), на которой по оси абсцисс отложены интервалы значений дистанций Махаланобиса, а по оси ординат – количество наблюдений, соответствующих данному интервалу. Можно видеть, что величины дистанций разбиваются на 4 непересекающиеся группы:

Таблица 10.2. Дистанции Махаланобиса между популяциями *Alvinocaris* sp. из 4 биотопов Средиземно-Атлантического хребта

	Лаки-Страйк 2002	Рейнбоу 2005	Рейнбоу 2002	Рейнбоу 1998	Брокен-Спур 2002	Брокен-Спур 1996	Снейк-Пит 2002	Логачев 1998
Лаки-Страйк 2002	0.00000	4.72536	4.99494	9.90350	2.96984	34.79362	5.22740	12.49977
Рейнбоу 2005	4.72536	0.00000	1.29750	11.05078	3.89432	43.07994	2.24420	4.24197
Рейнбоу 2002	4.99494	1.29750	0.00000	7.51297	3.41902	27.92923	2.97064	3.82982
Рейнбоу 1998	9.90350	11.05078	7.51297	0.00000	8.98989	20.60986	8.01036	8.13506
Брокен-Спур 2002	2.96984	3.89432	3.41902	8.98989	0.00000	30.71724	5.87295	12.14365
Брокен-Спур 1996	34.79362	43.079947	27.92923	20.60986	30.71724	0.00000	32.82499	31.89485
Снейк-Пит 2002	5.22740	2.24420	2.97064	8.01036	5.87295	32.82499	0.00000	5.91259
Логачев 1998	12.49977	4.24197	3.82982	8.13506	12.14365	31.89485	5.91259	0.00000

- от 1.3 до 5.2
- от 6.5 до 12.1
- от 17 до 21.5
- от 26 до 33.5

В интервал 1996 и Рейнбоу 1998 относятся к одной группе. Это означает, что в 1996 и любой другой год наблюдения об эволюции популяций махаланобисов.

На рис. 10.18 показаны гистограммы численности альвинокаридов в биотопах Средиземно-Атлантического хребта. Толщина столбиков соответствует численности популяций в различные годы. Видно, что в 1996, 1998, 2002 и 2005 годах численность популяций была высокой. Это может быть связано с тем, что в эти годы были сделаны несколько наблюдений.

(1) Высокая численность популяций махаланобисов в гидротермальных районах Средиземно-Атлантического хребта, могут быть связаны с тем, что в эти годы были сделаны несколько наблюдений. Это может быть связано с тем, что в эти годы были сделаны несколько наблюдений.

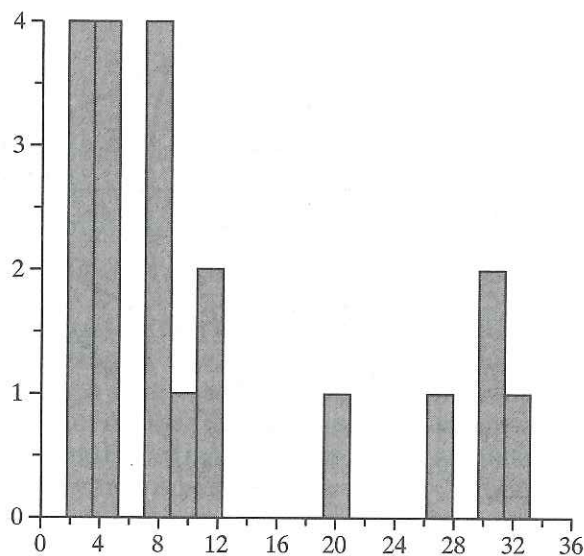


Рис. 10.17. Распределение частот дистанций Махаланобиса между популяциями альвинокарисов

- от 1.3 до 5.5 (различий почти нет)
- от 6.5 до 12 (различия невелики)
- от 17 до 21 (различия очень велики)
- от 26 до 33 (различия крайне велики)

В интервал 17–21 попала только одна пара популяций (Брокен-Спур 1996 и Рейнбоу 1998), но мы считаем нужным выделить эту пару в отдельную группу. Это минимальная дистанция между популяцией Брокен-Спур 1996 и любой другой популяцией, она значима для получения представления об эволюционных связях между всеми рассмотренными гидротермами.

На рис. 10.18 показано, насколько фенотипически близкими были популяции альвинокарисов в разные годы на разных полях Срединно-Атлантического хребта. Толщина стрелок пропорциональна потоку генов между популяциями и соответствует степени их близости (самые тонкие – популяции максимально различаются, самые толстые – популяции максимально похожи). Поток времени направлен слева направо, гидротермы, обследованные в 1996, 1998, 2002 и 2005 гг., образуют 4 вертикальных ряда. Рисунок позволяет сделать несколько наблюдений.

(1) Высокая скорость микроэволюционных процессов в пределах одного гидротермального поля. Популяции, обитающие на одной гидротерме в разные годы, могут сильно различаться. Мы видим, что альвинокарисы с Рейнбоу, пойманные в 1998 г., существенно отличались от всех популяций, в том числе и от популяции с того же Рейнбоу образца 2002 г. Таким образом, за 4 года популяция альвинокарисов на этом поле претерпела очень серьезные изменения. Отметим, что за 6 лет на поле Брокен-Спур различия между популяциями возрастают в еще большей степени.

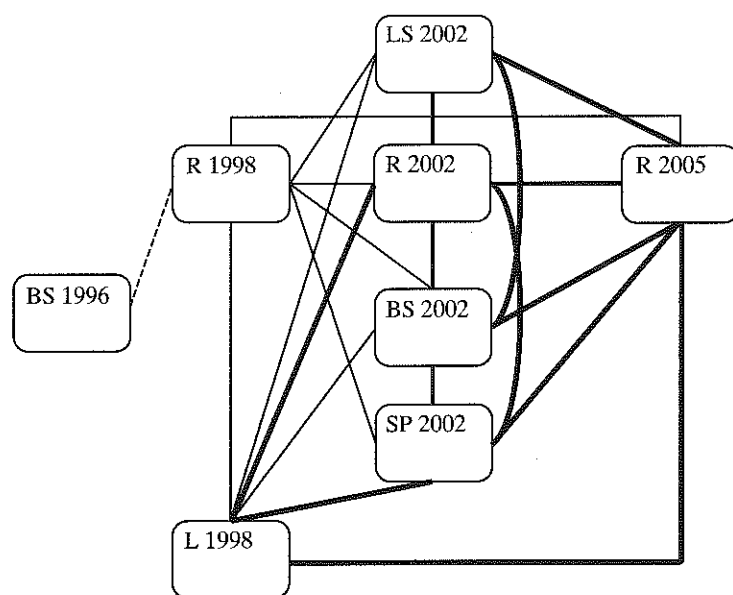


Рис. 10.18. Морфологические отношения между популяциями *Alvinocaris* на североатлантических гидротермах

Толщина стрелок соответствует степени близости популяций, оцененной по дистанции Махаланобиса

Вряд ли скорость микроэволюционных процессов в пределах одной гидротермы так велика, что обеспечивает изменение генофонда популяций в пределах одного поля с такой скоростью. Более вероятен другой процесс – направленный поток генов между гидротермальными полями, существующий за счет миграции личинок. Направление этого потока оценить сложнее, но это все же можно сделать на основании второго наблюдения.

(2) Рис. 10.18 показывает, что популяция альвинокарисов, жившая на поле Логачев в 1998 г., очень похожа на большинство популяций САХ в 2002 и 2005 гг. Более того, популяция «Брокен-Спур 1996» более всего похожа на популяцию «Рейнбоу 1998». Можно предположить, что поток генов идет с юга на север.

Отметим, что именно на южных полях альвинокарисов живет больше, чем на северных. Это заметно и при погружениях аппарата, и по статистике пойманных креветок. На поле Снейк-Пит удалось наблюдать не разрозненных креветок, а целое плотное их скопление [постройка Лось – см.: Галкин, наст. книга]. Можно предположить, что на более южных, еще необследованных гидротермальных полях должны быть богатые популяции альвинокарисов.

Очень важно, насколько однороден поток генов во времени. Идет ли он постоянно, или существуют периоды, когда он особенно интенсивен и периоды, когда он ослаблен? Ответ на этот вопрос может дать третье наблюдение.

(3) Мы видели, что в 1998 и 2002 г. были пойманы только 2 вида. Мы видели, что в 1998 и 2002 г. были пойманы только 2 вида. Мы видели, что в 1998 и 2002 г. были пойманы только 2 вида.

Особого внимания заслуживают 3 вида, пойманные в 1998 и 2002 г. Судя по данным, это альвинокарисы. Все альвинокарисы, пойманные в 1998 и 2002 г. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы.

Таким образом, мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы.

Альвинокарисы, пойманные в 1998 и 2002 г. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы.

Гидротермы, где все виды, пойманные в 1998 и 2002 г. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы. Мы считаем, что это альвинокарисы.

Вторая экзотическая популяция *R. exoculata*. Личинки этой стадии при погружении в гидротермальные поля. Личинки этой стадии при погружении в гидротермальные поля. Личинки этой стадии при погружении в гидротермальные поля.

Личинки этой стадии при погружении в гидротермальные поля. Личинки этой стадии при погружении в гидротермальные поля. Личинки этой стадии при погружении в гидротермальные поля.

(3) Мы видим, что в течение 2002 г. популяции в пределах САХ различались мало. Если бы поток генов был постоянным, мы наблюдали бы в той или иной степени выраженный градиент по направлению с юга на север. Так как такого градиента нет, можно заключить, что мы имеем дело с последствиями одной генетической волны, прошедшей вдоль хребта между 1998 и 2002 г.

#### 10.4. СТАТУС АЛЬВИНОКАРИСОВ

Особого внимания заслуживает вопрос о таксономическом статусе исследованных альвинокарисов. В настоящее время описано 10 видов этого рода и 4 вида находятся в процессе описания. Встает вопрос, принадлежат ли все пойманные альвинокарисы к одному или к нескольким видам?

Судя по дистанциям Махаланобиса и анализу признаков, наиболее отличной от остальных популяций является популяция Брокен-Спур 1996. Все альвинокарисы, пойманные на поле Брокен-Спур в 1996 г., отличались от остальных альвинокарисов отсутствием шипика на исхиуме РП. Мы считаем, что этот признак не является настолько важным, чтобы выделять популяцию альвинокарисов «Брокен-Спур 1996» в отдельный вид. Таким образом, все пойманные альвинокарисы принадлежат к одному виду *A. markensis*.

Альвинокарисы – морфологически очень вариабельные креветки. Недавняя ревизия рода [Komai, Segonzac, 2005] основана на изучении ограниченного числа экземпляров каждого вида (обычно не более 5–10 особей). Изученные нами *A. markensis* демонстрирует значительно более широкий диапазон изменчивости, чем отмечено авторами ревизии. Вполне возможно, что при увеличении материала изменчивость многих вновь описанных видов станет очевидной и некоторые из них окажутся принадлежащими к одному полиморфному виду.

#### 10.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гидротермальные креветки делятся на две группы. К первой относятся все виды, кроме *R. exoculata*. Их личинки оседают на дно при длине карапакса 2–4 мм, незначительно перемещаясь в пределах микробиотопов в течение жизни. Живут относительно долго, линяют на донной стадии много (5 и более) раз. Рост во время линьки незначителен, что можно объяснить относительно небольшим количеством доступных пищевых ресурсов. Половозрелые креветки вынашивают икру до момента появления потомства.

Вторая экологическая группа представлена единственным видом – *R. exoculata*. Личинки оседают на дно при длине карапакса 5 мм, на второй стадии при длине 8½–9 мм совершают миграции как минимум в пределах гидротермального поля, меняя муаровые истечения и белые курильщики на постройки с выраженными черными дымами. Половозрелые креветки сбрасывают икру сразу после оплодотворения, и она развивается в толще воды.

В популяциях креветок-альвинокарисов высока скорость микроэволюционных процессов даже в пределах одного гидротермального поля. Эта скорость с большой вероятностью объясняется интенсивным потоком генов, который идет по направлению с юга на север. Характер этого потока – не постоянный, а пульсирующий. Отметим, что сделанные относительно микроэволюционных процессов выводы, безусловно, носят очень предварительный характер. Статистика не очень велика, два поля (Менез-Гвен и ТАГ) представлены единичными креветками, что не позволяет включить их в полноценный анализ.

Несмотря на значительные вариации морфологических признаков, можно утверждать, что все альвинокарисы североатлантических гидротерм принадлежат к одному виду – *A. markensis*.

К настоящему времени были отмечены в САХ и предельных гидротермах (Hashimoto, 1999) на южной границе более северных гидротермальных полей [Gebruk et al., 1999]. В 3000–3500 м, в 2500 м (Рейнбоу-ротермальных полей) «средственной величины». Такое положение вещей не исключает возможности зрения выделенных гидротермальных митид.

Митилиды в данном случае принадлежат к различным популяциям, что, по мнению автора, подтверждается данными популяционной генетики (Gebruk et al., 1999).

С целью определения принадлежности различных видов были исследованы образцы из других полей, но они не образуют единой популяции. Более чем из пяти исследованных моллюсков, только один, *V. puteoserpentis*, является тем же видом, что и *V. puteoserpentis*.

С учетом полученных данных популяция включает по крайней мере два поля. В 3500 м, в то время как в 2500 м – это Страйк и Менез-Гвен. Влияние географических факторов, является главным фактором различия между обоими видами.