

А. А. Кузьмин, В. М. Хайтов

К ВОПРОСУ О ВИДОВОМ СОСТАВЕ РАВНОНОГИХ РАКОВ РОДА *JAERA* В ВЕРШИНЕ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

Введение. Одним из главных препятствий на пути изучения популяционной биологии многих видов морских беспозвоночных оказывается существование видов-двойников или видов, отличия которых крайне незначительны. В последние десятилетия исследователями, работающими на Белом море, было выявлено большое количество подобных организмов [2, 7]. Это заставляет пересматривать имеющиеся (а иногда и ставшие классическими) представления о структуре популяций. К числу таких «трудных» организмов, бесспорно, относятся и равноногие раки рода *Jaera*.

Долгое время считалось, что в северных морях России обитает один единственный вид этого рачка – *Jaera albifrons* [3, 9]. Однако в ряде поздних исследований было показано, что и в Белом море помимо *J. albifrons* встречаются также *J. ischiosetosa* и *J. praehirsuta* [1, 5]. Аналогично в Баренцевом море современные исследования позволили выявить четыре вида: *J. albifrons*, *J. ischiosetosa*, *J. praehirsuta* и *J. forsmanni* [4]. Эти виды составляют так называемый «комплекс видов *J. albifrons*».

Одной из замечательных особенностей комплекса оказывается то, что надежные отличительные признаки могут быть обнаружены только у половозрелых самцов. Определение ведется по вторичным половым признакам, связанным с последними (6–7) или передними (1–4) переоподами. У самок эти признаки отсутствуют, и считается, что идентифицировать вид самки по морфологическим признакам нельзя. В связи с этим становится актуальным поиск каких-то морфологических отличий между самками разных видов. В данной работе мы попытались частично решить эту задачу методами морфометрического статистического анализа.

Половое поведение равноногих раков комплекса «*J. albifrons*» как предпосылка морфометрического анализа. Несмотря на морфологическую однородность самок, самцы тех или иных видов обычно делают выбор в пользу самок своего вида [10, 12]. В качестве наиболее вероятного механизма репродуктивной изоляции этих видов можно рассматривать различия параметров тех частей тела, которые задействованы в репродукции.

Во время копуляции самец взбирается на дорзальную поверхность самки и принимает положение «голова-к-хвосту» [13]. Причем он контактирует строго определенной областью своего тела (от переднего края тела до заднего края первого брюшного сегмента, несущего копуляторный орган) со строго определенной зоной на спинной поверхности самки (от заднего края плеотельсона до границы 4-го и 5-го грудных сегментов, где располагаются дорзальные влагалища). Очевидно, что большое несовпадение размеров этих зон должно привести к затруднениям в оплодотворении самки. На изучении морфометрии этих «копуляторных зон» и основано наше исследование.

Материал и методика. Полевые сборы. Был использован материал, собранный с фукоидов, камней и других субстратов на трех литоральных станциях на территории Кандалакшского государственного заповедника (рис. 1) в июне 2003 г. Первая станция располагалась в устье ручья, впадающего в кут Южной губы о-ва Ряжкова. Вторая – в районе выхода из Южной губы. Третья станция находилась на литорали о-ва Большой Лупчостров.

Измерения параметров тела. Для определения видовой принадлежности самцов были использованы работы О. Г. Кусакина [6] и М. Солиньяка [11]. У всех самцов, попавших в пробу, были измерены следующие параметры тела: расстояние от переднего края головы до заднего края плеотельсона (L_m) и расстояние от переднего края головы до переднего края первого абдоминального сегмента. Последний параметр далее нами будет имено-

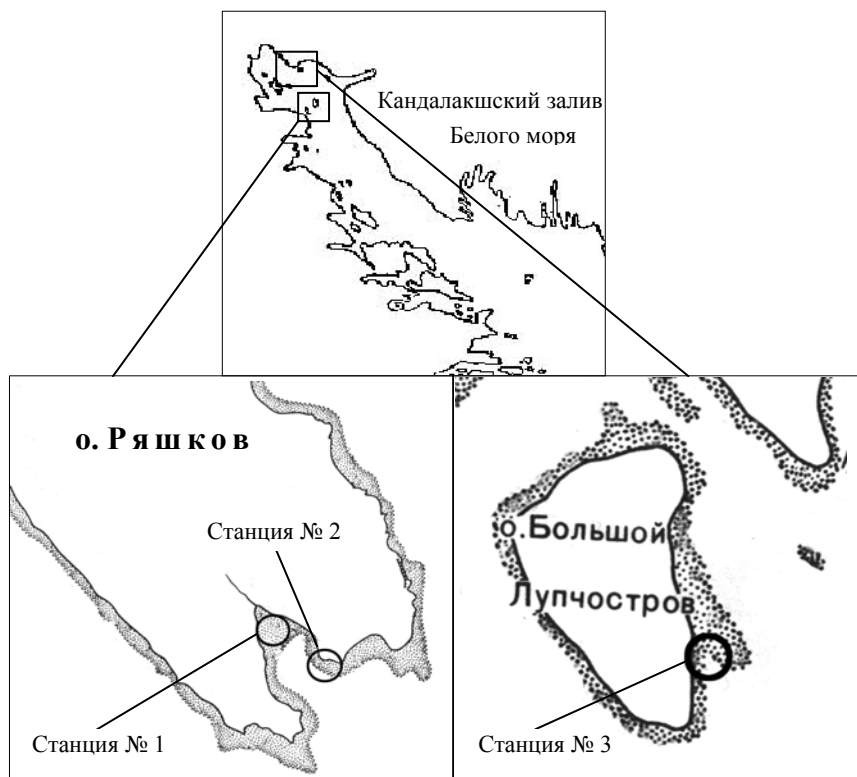


Рис 1. Карта-схема расположения станций.

ваться длиной «копуляторной зоны» самца (L_{cm}). Все измерения проводились под биноклем с помощью окуляр-микрометра при увеличении 8×4 .

Для морфометрического анализа самок из всей совокупности особей были отобраны только особи, имеющие марзупиумы. У них были измерены следующие параметры тела: при увеличении 8×4 – длина тела (L_f), а при увеличении 8×7 – длина плеотельсона (L_{pts}), длина первого абдоминального сегмента (L_{a1}) и длины 4–7 торакальных сегментов ($L_{t4}, L_{t5}, L_{t6}, L_{t7}$); кроме того, при увеличении 8×4 была измерена ширина плеотельсона (D_{pts}), ширина головы (D_{ceph}) и третьего, самого широкого, торакального сегмента (D_{t3}); для вычисления длины «копуляторной зоны» самок суммировались длины соответствующих сегментов: $L_{cxf} = L_{pts} + L_{a1} + L_{t7} + L_{t6} + L_{t5}$.

Помимо измеренных абсолютных величин, были использованы относительные показатели, которые вычислялись, как отношение соответствующих длин к общей длине тела, а показателей ширины – к ширине третьего торакального сегмента. Все относительные величины были подвергнуты ϕ -преобразованию Фишера. В дальнейшем в качестве значений относительных величин мы рассматривали значения ϕ . В тексте эти относительные величины обозначаются с приставкой R (например, RL_{pts} – относительный размер плеотельсона).

Математические методы и статистические тесты. Для оценки связей между параметрами тела самок и для выделения групп особей был применен анализ главных компонент. В этом анализе были использованы только относительные величины признаков. В результате компонентного анализа были получены значения первой главной компоненты, которые далее рассматривались, как комплексный признак, характеризующий размеры «копуляторной зоны» самок.

При анализе частотных распределений значений главных компонент был использован метод аппроксимации полимодальных распределений [8].

Поскольку разделение взаимопереходящих пиков на основании какой-либо формальной методики невозможно, в качестве границы между пиками была взята граница между классами, наиболее близко подходящими к точке пересечения аппроксимирующих распределений. Далее с помощью вероятностной бумаги в каждой из выделенных совокупностей были исключены крайние «отскакивающие» значения.

Для сравнения средних использовался t -критерий. Различия считались достоверными при уровне значимости не более 0,05.

Результаты исследований. Морфометрические параметры самок. Применение метода главных компонент показало, что первая компонента описывает 30 % суммарной дисперсии относительных величин, вторая – 18,9 %. В табл. 1 приведены нагрузки по этим двум компонентам.

Таблица 1. Факторные нагрузки по первым двум главным компонентам

Признак	Первая главная компонента	Вторая главная компонента
RD_{ceph}	0,010	-0,791
RD_{Pls}	-0,021	-0,818
RL_{Pls}	-0,746	-0,259
RL_{a1}	-0,444	-0,039
RL_{i7}	-0,580	-0,059
RL_{i6}	-0,594	0,065
RL_{i5}	-0,436	0,380
RL_{i4}	-0,339	0,414
RL_{szf}	-0,977	-0,093

Первая главная компонента в значительной степени определяется варьированием относительной длины «копуляторной зоны» (RL_{szf}) и относительной длиной плеотельсона (RL_{Pls}). Вторая же компонента связана с относительной шириной плеотельсона (RD_{Pls}) и относительной шириной головы (RD_{ceph}). Поскольку первая компонента наиболее информативна и связана именно с параметрами «копуляторной зоны», то в дальнейшем мы остановимся на рассмотрении именно этой компоненты.

На рис. 2 приведена гистограмма, отражающая частотное распределение значений первой главной компоненты. Распределение носит явно полимодальный характер. Метод аппроксимации позволил выделить 7 пиков в распределении. Совокупности № 1, 2, 5, 6 и 7 нами далее не рассматриваются, так как количество реальных значений, попавших в данные аппроксимирующие распределения, очень мало (рис. 2). В дальнейшем мы будем рассматривать только совокупности № 3 и 4.

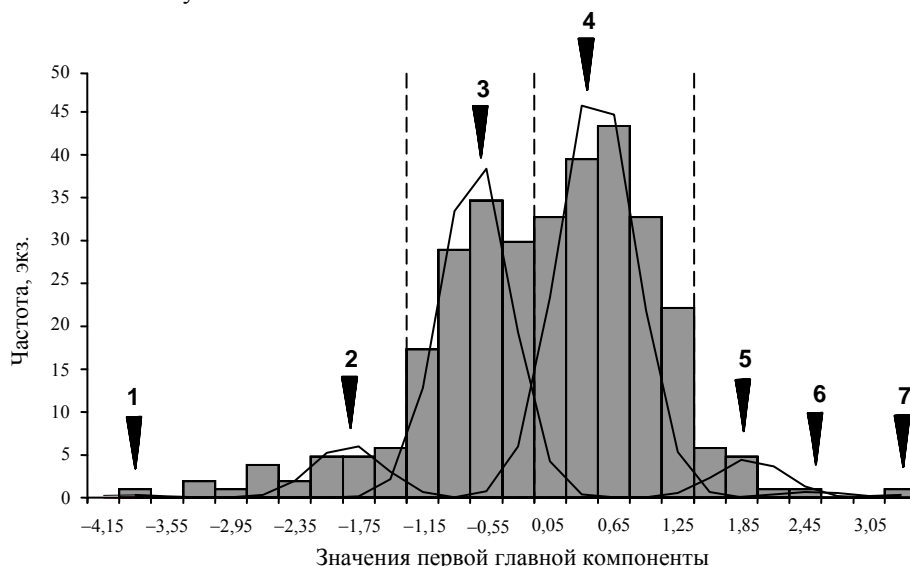


Рис. 2. Частотное распределение значений первой главной компоненты. Приведены аппроксимирующие распределения. Стрелками обозначены модальные классы аппроксимирующих распределений.

Следует отметить, что между двумя пиками есть некоторая зона «перехода». В нее попадают значения, которые могут относиться и к данной совокупности, и к соседней. Поэтому такие пограничные значения нами были отброшены с помощью вероятностной бумаги. После всех описанных процедур из всего множества самок (332 особи) осталось 261 экз. (78,6 % от начального количества).

Так как первая компонента связана с относительной длиной копуляторной зоны, то для оставшихся особей было проанализировано частотное распределение этого признака (рис. 3). Полученное распределение носит явный бимодальный характер. Это позволяет разделить самок на две группы. Первая группа соответствует совокупности № 3, вторая – совокупности № 4.

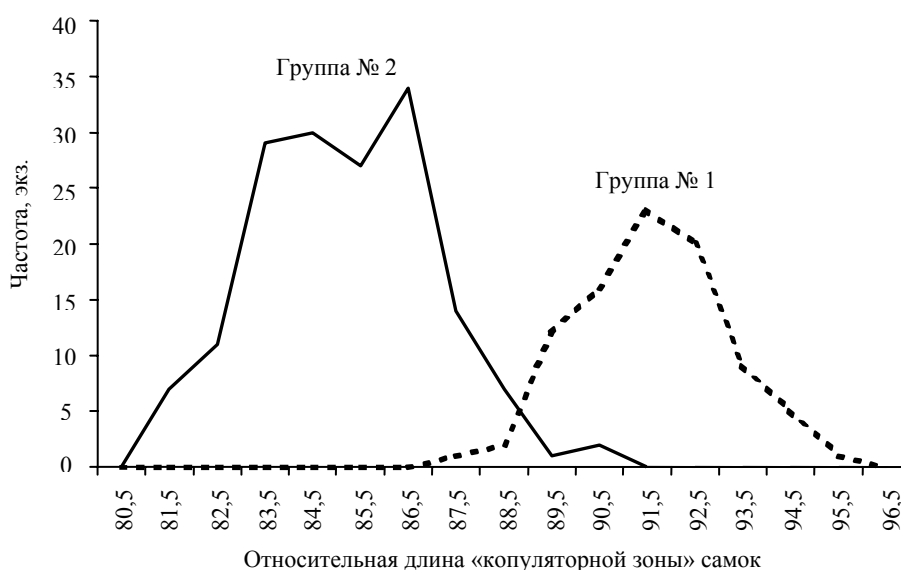


Рис. 3. Частотное распределение значений RL_{cef} относительных длин «копуляторных зон» у самок двух групп.

У самок этих двух групп средние относительные длины «копуляторных зон» имеют достоверные различия. Это говорит о том, что у самок двух разных групп несколько отличаются пропорции тела. Если рассмотреть диапазон относительных размеров в интервале [средняя $\pm 1,96\sigma$], то у самок первой группы относительные размеры «копуляторной зоны» варьируют от 88,6 до 94,7 (в процентном выражении относительных величин: 48,7–54,1%), а у самок второй группы – от 81,5 до 88,8 (42,7–49,0%).

Для самок двух групп были проанализированы различия между средними значениями абсолютных размеров всех элементов, вошедших в морфометрический анализ (табл. 2). Достоверные различия наблюдаются только между абсолютными размерами тех частей тела, которые входят в «копуляторную зону» самки. При этом у самок первой группы эти элементы несколько крупнее, чем у самок второй группы.

Несмотря на столь четкие различия в параметрах тела самок двух групп, необходимо рассмотреть гипотезу о возможности их возникновения вследствие того, что самки разных групп обитают в различных условиях. Для проверки этого предположения мы сравнили абсолютные и относительные размеры половых зон самок двух разных групп в пределах сборов из каждой станции (табл. 3). Видно, что на каждой станции самки, отнесенные к разным группам, имеют разные абсолютные и относительные размеры «копуляторных зон».

Кроме того, характер различий на каждой станции соответствует наблюдаемому на всей выборке – у особей первой группы длина «копуляторной зоны» несколько больше, чем у самок второй группы. Эти результаты позволяют нам утверждать, что самок разных групп можно встретить в одном и том же поселении и наблюдаемые различия не связаны с пространственным варьированием признаков.

Таблица 2. Средние абсолютные размеры параметров тела, использованных в морфометрическом анализе самок (мм)
(*N* – объем выборок)

Признак	Группа 1-я (<i>N</i> = 89)	Группа 2-я (<i>N</i> = 162)	Достоверность различий
<i>L_f</i>	3,4±0,05	3,4±0,04	–
<i>D₁₃</i>	1,66±0,025	1,70±0,020	–
<i>D_{септ}</i>	1,04±0,012	1,05±0,009	–
<i>D_{П15}</i>	1,27±0,019	1,27±0,014	–
<i>L_{П15}</i>	0,99±0,015	0,87±0,012	***
<i>L_{а1}</i>	0,08±0,003	0,07±0,002	***
<i>L_{Г7}</i>	0,22±0,004	0,20±0,003	***
<i>L_{Г6}</i>	0,24±0,004	0,21±0,003	***
<i>L_{Г5}</i>	0,21±0,005	0,19±0,003	***
<i>L_{Г4}</i>	0,35±0,007	0,34±0,006	–
<i>L_{сзГ}</i>	1,75±0,025	1,54±0,020	***

*** Достоверно при $p < 0,01$ (то же для табл. 3, 5).

Таблица 3. Количество особей, средняя длина и средняя относительная длина «копуляторной зоны» самок разных групп в трех станциях (мм)

Станция	Группа 1-я	Группа 2-я	Достоверность различий
№ 1	40	7	
	1,62±0,016	1,51±0,021	***
№ 2	92,0±0,20	88,7±0,15	***
	14	100	
	1,54±0,053	1,41±0,018	**
№ 3	90,9±0,47	84,7±0,17	***
	35	55	
	1,98±0,026	1,79±0,023	***
	91,4±0,28	85,7±0,21	***

** Достоверно при $p < 0,05$.

Вместе с тем данные, приведенные в табл. 3, позволяют также заметить, что в разных поселениях абсолютные размеры «копуляторных зон» самок одной и той же группы могут иметь сильно различающиеся значения. Так, например, у самок второй группы из сборов станции № 3 средняя длина «копуляторной зоны» больше, чем у самок первой группы из станций № 1 и 2.

Видовой состав и морфометрические параметры самцов. В исследованных акваториях были встречены самцы трех видов *Jaera*: *J. albifrons* (69 экз.), *J. ischiosetosa* (133 экз.), *J. prae-hirsuta hirsuta* (2 экз.). При этом на разных станциях эти виды встречены в

различных соотношениях (табл. 4). Малый объем выборки по виду *J. praehirsuta* не позволяет сделать надежных заключений, поэтому этот вид нами не рассматривается. Отметим, что на станциях № 1 и 3 более обильными были *J. ischiosetosa*, а на станции № 2 – *J. albifrons*.

Средние значения параметров тела самцов приведены в табл. 5. Можно заметить, что самцы *J. ischiosetosa* несколько крупнее самцов *J. albifrons*. Аналогично длина «копуляторной зоны» у первых больше. Однако достоверных отличий между относительными размерами «копуляторных зон» выявлено не было.

Таблица 4. Число самцов разных видов, встреченных на различных станциях

Станция	<i>J. ischiosetosa</i>	<i>J. albifrons</i>	<i>J. praehirsuta</i>
№ 1	37	2	0
№ 2	6	62	2
№ 3	90	5	0

Таблица 5. Средние значения параметров тела самцов разных видов (N – объем выборок)

Признак	<i>J. ischiosetosa</i> (N=133)	<i>J. albifrons</i> (N=69)	Достоверность различий
L_m	2,59±0,026	2,35±0,039	***
L_{szm}	1,79±0,018	1,63±0,025	***
RL_{szm}	112,4±0,29	112,5±0,49	–

К сожалению, малый объем выборки самцов, попавших в наши сборы (см. табл. 4), не позволяет дать надежного заключения о различиях параметров на отдельных станциях, как это было сделано для групп самок.

Обсуждение результатов. Литературные данные и полученные нами результаты не оставляют места сомнениям в том, что виды комплекса «*J. albifrons*» находятся на самых ранних этапах дивергенции. Бесспорно, для подтверждения видового статуса отдельных группировок необходимы молекулярно-генетические и многоплановые морфологические данные. При этом симпатрический характер процесса дивергенции комплекса «*J. albifrons*» требует поиска изолирующих факторов. На основе имеющихся данных мы можем сформулировать ряд гипотез, которые позволили бы наметить некоторые направления будущих исследований.

Первая гипотеза. Одним из весомых доказательств в пользу того, что комплекс «*J. albifrons*» представлен валидными видами, было бы обнаружение наличия «механической» несовместимости копуляторных аппаратов разных группировок. Это подтверждают результаты, полученные при анализе параметров тела самок: мы обнаружили две совокупности самок, различающихся по параметрам «копуляторной зоны». Самки этих двух групп, будучи приблизительно одинаковых размеров, имеют различия в пропорциях тела. Эти результаты позволяют предположить, что две выявленные группы особей относятся к разным видам.

С гипотезой о наличии «механической» несовместимости разных видов согласуется и то, что длины «копуляторных зон» самцов двух изученных видов имеют достоверные отличия. Эти отличия невелики, однако если предположить, что во время копуляции самец позиционирует свое тело на спинной поверхности самки достаточно стандартно, то эти различия могут иметь решающее значение.

Сопоставление размеров «копуляторных зон» самок разных групп и самцов разных видов удобно производить графически (рис. 4). Приведенный рисунок позволяет заметить, что средняя длина «копуляторной зоны» самок первой группы ближе по своему значению к длине «копуляторной зоны» самцов *J. ischiosetosa*, в то время как у самок второй группы наблюдается явное соответствие *J. albifrons*. Приведенные данные позволяют предположить, что самки с длинной «копуляторной зоной» относятся к виду *J. ischiosetosa*, а самки с короткой «копуляторной зоной» – к *J. albifrons*.

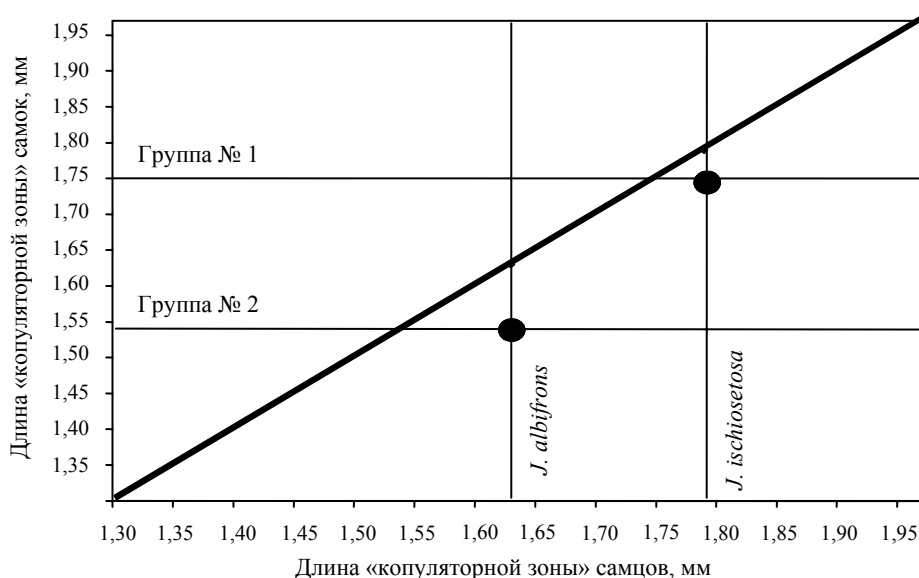


Рис. 4. Соотношение средних значений длины «копуляторной зоны» самцов и самок. Жирная линия соответствует области равенства длин «копуляторных зон» самцов и самок ($y = x$). Кружками обозначены точки пересечения значений средних наиболее близко подходящие к линии $y = x$.

Вторая гипотеза. Соотношение численностей самцов разных видов на разных станциях позволяет сделать некоторые предположения о характере дивергирующих факторов. Так, станции № 1 и 3 расположены в достаточно опресненных участках. Станция № 1 находится в устье ручья, а станция № 3 – в акватории, подверженной опреснению реки Нивы и канала Нивской ГЭС. В пробах из этих станций доминируют *J. ischiosetosa*. В пробах на станции № 2, где опреснения нет, доминируют *J. albifrons*. Возможно, что разные виды различаются по своему отношению к солености. *J. ischiosetosa* тяготеет к эстуариям, а *J. albifrons* – к неопресненным акваториям.

Аналогичная картина была получена и на самках. По крайней мере, на станции № 1 (опресненной) подавляющее большинство особей, попавших в выборку, относятся к первой группе. На станции № 2 (неопресненной) большинство особей относятся ко второй группе, которая идентифицируется нами, как *J. albifrons*.

Полученные результаты ни в коей мере нельзя считать окончательными, и мы не сомневаемся, что некоторые сформулированные гипотезы при тестировании будут опровергнуты. Однако полученные достоверные статистические различия нельзя отбрасывать. Мы надеемся, что они получат свое таксономическое или иное обоснование.

Статья рекомендована проф. А. И. Грановичем.

Summary

Kuzmin A. A., Khaitov V. M. About species composition of isopods *Jaera* in the Kandalaksha gulf of the White Sea.

It was shown that there are two groups of female *Jaera*. The groups differ in the isopode body proportions. A hypothesis is put forward that these groups appear to belong to different species (*J. albifrons* and *J. ischiosetosa*).

Литература

1. Бек Т. А. К биологии группы *Jaera albifrons* (Isopoda, Asellota) литорали Белого моря // Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. 16. Биология. 1988. № 3. С. 32–36. 2. Жадан А. Э. Таксономия полихет рода *Scoloplos* (Orbiniidae) в Белом, Баренцевом и Северном морях // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 2. С. 177–190. 3. Кузнецов В. В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.; Л., 1964. С. 205–208. 4. Кузьмин А. А. Видовой состав и структура популяций равноногих раков рода *Jaera* на баренцевоморской литорали вблизи поселка Дальние Зеленцы // Молодые биологи Санкт-Петербурга – 300-летию города // Аничковский вестник. 2003. № 33. С. 17–18. 5. Кулинич Л. Я., Фролов Ю. М. Внутривидовая изменчивость *Jaera albifrons* Leach., 1814 (Crustacea, Isopoda, Asellota) в Белом море // Труды Беломорской биологической станции МГУ. 1970. Т. 3. С. 60–68. 6. Кусакин О. Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные Северного полушария. Т. 2. Ч. 3. Л., 1979. С. 137–155. 7. Фатеев А. Э. Дополнение к фауне полихет подсемейства Fabriciinae (Polychaeta, Sabellidae) Белого моря // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 1. С. 28–35. 8. Хайтов В. М. Сообщества донных беспозвоночных, связанные с естественными плотными поселениями мидий на мелководьях Белого моря (структура, динамика, биотические взаимоотношения): Канд. дис. СПб., 1999. 257 с. 9. Яинов В. А. Класс Crustacea // Определитель фауны и флоры северных морей СССР / Под ред. Н. С. Гаевской. М., 1948. 10. Vocquet C., Solignac M. Étude morphologique des hybrides expérimentaux entre *Jaera (albifrons) albifrons* et *Jaera (albifrons) prae-hirsuta* // Arch. zool. exptl. et gén. 1969. Vol. 110, fasc. 3. P. 435–452. 11. Solignac M. Étude d'une forme nouvelle, *paucal-hirsuta*, de l'espèce *Jaera (albifrons) prae-hirsuta* (Isopodes Asellotes) // Arch. zool. exptl. et gén. 1967. Vol. 108, fasc. 1. P. 139–154. 12. Solignac M. Genetics of ethological isolating mechanisms in the species complex *Jaera albifrons* (Crustacea, Isopoda) // NATO conference series. 1978. Ser. 4. Vol. 2. P. 637–664. 13. Veuille M. Biologie de la reproduction chez *Jaera* (Isopode, Asellote). I. Structure et fonctionnement des pièces copulatrices mâles // Cahiers biol. Marine. 1978. Vol. 19, N 3. P. 299–308.

Статья поступила в редакцию 17 июня 2004 г.