

УДК 595.384.12

**РОЛЬ КРЕВЕТОК ИЗ РОДА *NEMATOCARCINUS*
(CRUSTACEA, NEMATOCARCINIDAE) СРЕДИ КРЕВЕТОК
МАТЕРИКОВОГО СКЛОНА И ЛОЖА ОКЕАНА
(«ФЕНОМЕН *NEMATOCARCINUS*»)**

Р.Н. Буруковский

Аннотация

Nematocarcinus — обитатели материкового склона и отчасти абиссальной равнины на глубинах от 350 до 5477 м. Доминирование на материковом склоне и ложе океана относительно крупных креветок одного рода мы и назвали «феноменом *Nematocarcinus*». Какова причина его возникновения?

Материковый склон — часть дна океана от края материковой отмели до его ложа. Его средний уклон 4–7°, ширина от 20 до 100 км, а площадь — 31.4–34.1 млн. кв. км, что сравнимо с площадью шельфа (примерно 27 млн. кв. км). Это огромная пологая равнина. В осадках материкового склона и его подножья накапливается органическое вещество, принесенное речным стоком (аллохтонный детрит — 18.5 млрд. т в год) в районах с гумидным климатом и гумидным типом терригенного осадкообразования. *Nematocarcinus* материкового склона — облигатные детритофаги, виды-эдификаторы уникального сообщества — консорции. Их консортами служат крупные придонные креветки *Aristeus varidens* и *Aristaeopsis edwardsianus*.

На ложе океана *Nematocarcinus* обитают вокруг гидротермальных вентов, питаются избытками органического вещества, продуцируемого в вентах и в виде детрита поступающего в прилегающие к вентам участки дна.

«Специальность» креветок рода *Nematocarcinus* — облигатная детритофагия, то есть потребление свежееотложенного детрита, постоянно возобновляемого источника органического вещества. Креветки рода *Nematocarcinus* — монополисты в потреблении только что отложенного на материковом склоне и вокруг гидротермальных оазисов детрита вместе с бактериями, обитающими в нем.

Креветки семейства Nematocarcinidae — обитатели преимущественно материкового склона и отчасти абиссальной равнины. В состав семейства входят четыре рода, три из которых монотипические. Четвертый род — *Nematocarcinus*, напротив, очень богат видами (около 40). Это, как правило, креветки средних размеров, с длиной карапакса от 10–12 до 30–32 мм и общей длиной тела (от орбит до конца тельсона) от 5–6 до 13–14 см [1, 2].

Nematocarcinus — почти космополитический род, заселивший все океаны, кроме Северного Ледовитого, от юго-западной Ирландии (примерно 52° с.ш. — *N. exilis*) до 75°10' ю.ш. (*N. lanceopes* — в море Уэддела). Северная граница обитания рода в Индийском океане определяется его побережьем. В Атлантическом океане *N. exilis* проникает на север значительно дальше всех других видов

рода. В Тихом океане у его западных берегов виды рода не найдены севернее $35^{\circ}11'$ с.ш. (*N. tenuipes*), а в его центре и в Восточной Пацифике – севернее 28° с.ш. (*N. tenuipes*, *N. tenuirostris*, *N. gracilis* – у Гавайских о-вов и *N. faxoni* – в Восточной Пацифике). На юге граница ареала рода определяется материковым склоном Антарктиды, где циркумантарктически распространен *N. lanceopes* [1].

Лишь в одном водоеме, находящемся в указанных выше географических границах, представители рода не встречаются. Это Красное море. Для него вообще характерно, наряду с высоким уровнем эндемизма, выпадение многих глубоководных видов, обитающих в смежных районах. Это объясняют гидрологическими особенностями моря, в котором в результате гидротермальной деятельности на глубинах более 200 м установилась гомотермия с температурой воды $21.5\text{--}22^{\circ}\text{C}$, что привело к исчезновению ряда холодноводных представителей обычной глубоководной фауны [3].

С другой стороны, Красное море целиком лежит в зоне аридного климата с практически отсутствующим береговым стоком. Следовательно, здесь должен наблюдаться дефицит аллохтонного детрита, который служит источником питания всем изученным в этом отношении видам рода (см. ниже). Это может лимитировать распределение представителей рода в Красном море.

Из 43 известных сейчас видов 28 (65.2%) обитают в тропиках. 8 (18.6%) видов – северо-субтропические, 4 (9.3%) – южно-субтропические, 2 (4.6%) – антибореальные и один вид (2.3%) – холодноводный антарктический. Для рода характерен один ярко выраженный центр видовой разнообразия, который локализован в Индо-Вестпацифике и ограничен с севера Японией, с запада – границами Малайского архипелага, с юга – Новой Каледонией и с востока – границами Океании.

Креветки рода встречены на глубинах от 350 до 5477 м. Следовательно, род заселяет материковый склон (батиаль) от его верхней границы до переходной зоны к ложу океана, а некоторое число видов встречено и в верхней части абиссали (стратификация – по Виноградовой [4]; Briggs [5]; Кафанову, Кудряшову [6]). Небольшое число видов отмечено пока лишь на подводных возвышенностях или в батии островов (*N. romenskyi*, *N. pseudocursor*). Последнее время представителей рода, живущих на ложе океана, регулярно отмечают из подводных обитаемых аппаратов вблизи гидротермальных вентов и холодных сипов, но поимки их чрезвычайно редки [7].

Род можно грубо разделить на виды с короткими рострумами (достигает лишь до дистального конца стебелька антеннул или очень незначительно заходит за него), которые обитают преимущественно на глубинах меньше 1000 м, то есть в верхней части материкового склона. И, напротив, виды с рострумами, длина которых больше длины антеннулярного стебелька, как правило, обитают в нижней части материкового склона. Есть лишь несколько исключений. Это виды, обнаруженные на подводных возвышенностях (Дискавери – *N. romenskyi*, Китовый хребет – *N. sigmoides*), а также антарктический *N. lanceopes*. Данное явление – выход вида на меньшие глубины в районах подъема глубинных вод у островов и подводных возвышенностей – распространено достаточно широко. Явление подъема глубоководных видов в арктических водах на меньшие глубины также хорошо известно [8].

Все виды рода – обитатели тонких илистых грунтов. Это обусловило появление у них некоторых специфических адаптаций. К ним относятся очень длинные 4 и 5 переоподы с видоизмененными проподусами и дактилусами, а также своеобразным усиленным ишио-меральным сочленением. Проподусы имеют расширенные дистальные концы с уплощенным терминальным краем, что превращает их в подобие подков, усаженных по краю венчиком щетинок. Дактилусы, напротив, несколько редуцированы и имеют вид тонких шипов. Этот шиповидный дактилус вонзается в субстрат и фиксирует конечность на нем, а подковообразное расширение проподуса с венчиком щетинок не позволяют конечности проваливаться в илистый грунт.

Режущий отросток мандибул у креветок рода сильно развит и вогнут, образуя подобие черпака или ложки. Вероятно, это адаптация к способу добывания пищи. Все изученные в этом отношении представители рода *Nematocarcinus* – облигатные детритофаги.

Среди представителей рода есть массовые виды. Они – обитатели верхней части материкового склона, где в районах с сильно развитым терригенным седиментогенезом на глубинах 400–700 м образуют своеобразные сообщества – консорции. В этих консорциях они – виды-эдификаторы (составляют до 70% биомассы консорции), а консорты этих сообществ – тоже креветки, крупные промысловые виды из семейства Aristeidae, по своим трофическим характеристикам – нападающие хищники, креветкоеды [1, 9–13].

Чем можно объяснить появление такого большого рода на материковых склонах Мирового океана? Почему возникли такие уникальные сообщества, где один вид креветок образует большую биомассу, а другие виды креветок служат ее консументами? Почему представители рода столь широко освоили абиссальные равнины Мирового океана? Это мы и назвали «феноменом рода *Nematocarcinus*». Чтобы понять суть этого феномена, обратимся сначала к тому, что такое материковый склон как совокупность биотопов определенного типа.

Материковый склон – часть дна океана от края материковой отмели до его ложа. Это относительно крутая с уклоном 3° и более часть дна, которая расположена у внешнего края материковой отмели. На схемах он изображается в виде крутого обрыва, хотя на самом деле средний уклон материкового склона 4–7° [14, 15], то есть это огромная равнина, полого уходящая в глубины океана. Когда величина угла уклона достигает 10°, говорят о крутом материковом склоне.

Ширина материкового склона составляет обычно от 20 до 100 км [14]. Если принять для простоты подсчета за материковый склон дно океана между изобатами 200 и 2000 м, то его площадь по разным вариантам определения составляет 31.4–34.1 млн. кв. км [15]. Следовательно, он по своей величине не уступает шельфу (примерно 27 млн. кв. км [15]). Это гигантские поверхности дна. Здесь сосредотачиваются огромные количества осадочного материала, в том числе органического вещества. Именно материковый склон и его подножье – место обитания креветок рода *Nematocarcinus* – служит главнымместилищем всего осадочного материала океанского дна [16]. В осадках материкового склона и подножья накапливается органическое вещество, продуцируемое на поверхности океана над материковым склоном, хотя в большинстве районов океана оно успевает претерпеть деструкцию, не достигнув дна (обзор [10]). Здесь же осе-

дает часть органического вещества, образовавшегося в шельфовой зоне и вместе с тонкими частицами вынесенного за пределы шельфа. Наконец, в осадки материкового склона поступает существенная часть органического вещества, принесенного речным стоком (аллохтонный детрит — 18.5 млрд. т в год [15]). Считается, что именно терригенному осадкообразованию принадлежит ведущая роль в общей картине океанического седиментогенеза [15, 17, 18]. Это количество органики не распределяется равномерно по всей поверхности океана или даже материкового склона, а концентрируется в тех его районах, которые прилегают к участкам континента с мощным развитием речной сети, с реками, впадающими в океан в зонах с гумидным климатом и гумидным типом терригенного осадкообразования. Областей океана с глубинами более 3000 м достигает лишь 7.8% терригенного материала [17, 18]. Весь остальной материал откладывается вблизи устьев рек, его выносящих. Распределение органического вещества в грунтах вблизи устьев рек Сенегал, Казаманс, Гамбия и Жебо (западная Африка) прекрасно это иллюстрирует [19]. Терригенный седиментогенез подчиняется климатической зональности. В результате этого больше половины всего терригенного материала поступает в океан оттуда, где наиболее интенсивен размыв суши. Это гумидные зоны тропиков [17]. Здесь и скорости отложения, и абсолютные массы терригенного осадочного вещества намного больше, чем в аридных [20], где пояс терригенных осадков резко сужается, а местами прерывается [17]. Все эти огромные пространства океанского дна можно отнести к вполне четко очерченной фации батиаля в полном соответствии с определением этого понятия («фация»... выражение единства условий (обстановки) осадкообразования и возникающего под их воздействием осадка с определенным набором фациальных признаков» [21, с. 269]). Это хорошо выраженный подводный ландшафт.

Здесь и обитает большинство представителей рода, имеющих короткий рострум. Пример этого – юго-западная Африка, где в водах Анголы, на грунтах, отложенных рекой Конго, существуют плотные поселения *N. africanus* [11, 12], тянущиеся вдоль верхней части материкового склона на протяжении нескольких сотен километров. Именно в этих районах образуются упомянутая выше консорция, где уловы *N. africanus* достигают 100 кг за траление, а сопутствующих ему *Aristeus varidens* и *Aristeopsis edwardsianus* – 20–30 кг. На глубинах более 700 м органическое вещество детрита становится недоступным для *N. africanus*, так как количество белка в нем резко уменьшается, а остальная органика переходит в предельные углеводороды. В результате консорция исчезает, а креветки из семейства Aristeidae начинают охотиться на пелагические виды креветок и, следовательно, переходят в пастбищную пищевую цепь.

Однако это не объясняет существование видов рода, обитающих на ложе океана, которого не достигает аллохтонный детрит. Его органика используется на склоне или перерождается, становясь недоступной для потребления донными организмами. А органическое вещество, продуцируемое в эпипелагиали, или не достигает ложа, или, если достигает в зонах очень высокой продуктивности (например, Северной Атлантике или в северной части Тихого океана), то потребляется там голотуриями. Вероятно, поэтому именно в данных районах океана *Nematocarcinus* не встречается вообще. Зато становится понятным тяго-

тение абиссальных нематокарцинов к гидротермальным вентам. По личному сообщению С.В. Галкина (ИО РАН), их регулярное появление в зоне видимости подводного обитаемого аппарата – один из признаков приближения к гидротермальному оазису. В этих районах креветки располагаются на дне таким образом, чтобы иметь возможность черпать мандибулами детрит из поверхностного слоя грунта. Можно предположить, что представители этого склонового рода освоили абиссаль именно благодаря существованию там гидротермальных вентов. Последние – источник энергии для хемосинтезирующих бактерий, которые продуцируют органическое вещество, потребляемое многочисленными обитателями гидротермальных оазисов. Его неиспользованная часть, а также продукты метаболизма, выносимые за пределы оазиса и недоступные его обитателям, образуют геохимический ореол рассеяния вокруг него. А представители рода *Nematocarcinus* используют его в пищу. Если считать пищевую цепь, замкнутую на аллохтонный детрит материкового склона, детритной пищевой цепью первого рода, то эту можно назвать детритной пищевой цепью второго рода.

Абиссальные нематокарцины – исключение, подтверждающее общее правило, потому что «специальность» креветок рода *Nematocarcinus* – потребление свежееотложенного детрита, еще не захороненного в осадках, этого постоянно возобновляемого источника органического вещества. Именно адаптация к обитанию в таком биотопе и к питанию только таким детритом определила биологический успех столь узкоспециализированной группы. Она сумела заселить гигантские пространства материкового склона, где и концентрируется большая часть этого источника органики. И там, где образуются концентрации представителей рода, складываются своеобразные сообщества типа консорциев, в состав которых входят крупные промысловые креветки верхней части материкового склона [10, 13]. Освоение ими абиссали в тех местах, где существуют гидротермальные венты, было преадаптировано образом жизни *Nematocarcinus* на материковом склоне.

Можно предположить, что креветки рода *Nematocarcinus* – монополисты среды в потреблении только что отложенного на материковом склоне детрита, вернее, бактерий, обитающих в нем.

Summary

R.N. Burukovsky. Role of the shrimp genus *Nematocarcinus* (Crustacea, Nematocarcinidae) among shrimps of continental slope and oceanic plain (“phenomenon of *Nematocarcinus*”).

Shrimp genus *Nematocarcinus* inhabits continental slope and abyssal plain between 350 and 5.477 m. This predominance of the single large-sized shrimp genus over the entire continental slope we consider as a “phenomenon of *Nematocarcinus*”. How did it happen?

Continental slope is a part of oceanic bottom from the shelf edge to the oceanic floor. Its mean inclination is 4–7°, and its width varies between 20 and 100 km. It is a huge sloped plain of 31.4–34.1 square km. Organic matter brought in by rivers' flow in regions of humid climate and humid type of terrigenous sediment formation (allochthonic detritus 18.5 mlrd. MT per annum) accumulates on continental slope. *Nematocarcinus* of continental slope are obligatory detritophages, edificatory species of the unique community – a consortium. Their consorts are large demersal shrimps *Aristeus varidens* and *Aristaeopsis edwardsianus*.

On the oceanic floor *Nematocarcinus* occur around hydrothermal vents feeding on surplus production of organic matter that was produced in vents and as detritus moves to adjacent parts of the bottom.

“The profession” of the shrimp genus *Nematocarcinus* is obligatoty detritophagy, which is consumption of freshly laid detritus – permanently renewable resource of the organic matter. Shrimps genus *Nematocarcinus* are monopolists in consumption of detritus, which was freshly laid on continental slope and around hydrothermal oases, together with inhabiting bacteria.

Литература

1. Буруковский Р.Н. Креветки семейства Nematocarcinidae. – Калининград: Изд-во Калининград. гос. технич. ун-та, 2003. – 250 с.
2. Буруковский Р.Н. Систематика креветок рода *Nematocarcinus* (Decapoda, Nematocarcinidae). Обзор таксономических признаков и определитель видов рода // Зоол. журн. – 2004. – Т. 83, № 5. – С. 549–561.
3. Türkey M. Composition of the deep Red Sea macro- and megabenthic invertebrate fauna. Zoogeographic and ecological implications // Deep-sea and extremity shallow-water habitats: affinities and adaptations. Biosystematics and Ecology Series. – 1996. – V. 11. – P. 43–59.
4. Виноградова Н.Г. Фауна шельфа, материкового склона и абиссали // Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана / Под ред. М.Е. Виноградова. – М.: Наука, 1977. – С. 178–198.
5. Briggs J.C. Biogeography and plate tectonics. – Elsevier, 1987. – 204 p.
6. Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография. – М.: Наука, 2000. – 176 с.
7. Martin J.W., Haney T.A. Decapod crustaceans from hydrothermal vents and cold seeps: a review through 2005 // Zool. J. Linnean Soc. – 2005. – V. 145. – P. 445–522.
8. Буруковский Р.Н. Новый вид креветки из рода *Vuthocaris* и некоторые вопросы зоогеографии рода // Зоол. журн. – 1966. – Т. 46, Вып. 4. – С. 536–542.
9. Буруковский Р.Н. О питании креветок западно-африканских вод // Зоол. журн. – 1985. – Т. 64, Вып. 10. – С. 1501–1512.
10. Буруковский Р.Н. Экологический статус таксоцена креветок материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием // Журн. общ. биол. – 1989. – Т. 50, Вып. 5. – С. 621–631.
11. Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. О биологии креветки *Nematocarcinus africanus* Crosnier, Forest, 1973 материкового склона Юго-Восточной Атлантики // Тр. АтлантНИРО. – 1976. – Т. 69. – С. 74–84.
12. Буруковский Р.Н., Роменский Л.Л. О биологии креветки *Nematocarcinus africanus* (Decapoda, Nematocarcinidae) // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. – М.: ВНИРО, 1992. – С. 85–102.
13. Буруковский Р.Н., Бабанова Е.П., Макарова Л.М. Трофические связи трех видов креветок материкового склона Юго-Восточной Атлантики // Зоол. журн. – 1982. – Т. 61, Вып. 4. – С. 515–526.
14. Фэйрбридж Р.У. Материковый склон // Океанографическая энциклопедия. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – С. 266–267.
15. Леонтьев О.К. Морская геология (Основы геологии и геоморфологии дна Мирового океана). – М.: Высш. шк., 1982. – 342 с.

16. *Гершанович Д.Е., Горшкова Т.И., Конюхов А.И.* Некоторые черты распределения органического вещества в современных осадках // Труды Всесоюз. НИИ рыбн. хоз-ва и океаногр. (ВНИРО). – 1974. – Т. ХСVIII. – С. 171–176.
17. *Лисицин А.П.* Осадкообразования в океане. – М.: Наука, 1974. – 438 с.
18. *Лисицин А.П.* Процессы океанской седиментации: Литология и геохимия. – М.: Наука, 1978. – 338 с.
19. *Domain F.* Répartition de la matière organique de la couverture sédimentaire du plateau continentale ouest-africain entre 17° N et 12° N // Cent. rech. océanogr. Dakar-Thiaroye. Doc. sci. – 1978. – V. 67. – P. 7.
20. *Емельянов Е.М.* Зональность седиментации в Атлантическом океане // Климатическая зональность и осадкообразование. – М.: Наука, 1981. – С. 113–125.
21. *Мурдмаа И.О.* Океанские фации // Океанология. Геология океана. Осадкообразование и магматизм океана. – М.: Наука, 1979. – С. 269–307.

Поступила в редакцию
14.06.07

Буруковский Рудольф Николаевич – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ихтиопатологии и гидробиологии Калининградского государственного технического университета.

E-mail: burukovsky@kgtu.ru