

БИОЛОГИЯ МИТИЛИД

1.1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ МИТИЛИД НА ГИДРОТЕРМАЛЬНЫХ ПОЛЯХ САХ

Е.М. Крылова

К настоящему времени двустворчатые моллюски рода *Bathymodiolus* были отмечены на всех, за исключением ТАГ, гидротермальных полях САХ и представлены двумя видами – *B. puteoserpentis* Cosel, Métivier et Hashimoto, 1994 и *B. azoricus* Cosel et Comtet, 1999. *B. puteoserpentis* обитает на южной группе полей – Логачев и Снейк-Пит, *B. azoricus* встречается на более северных полях – Менез-Гвен, Лаки-Страйк, Рейнбоу и Лост-Сити [Gebruk et al., 2002]. «Южные» поля являются более глубоководными – 3000–3500 м, в то время как максимальная глубина «северных» полей – 2500 м (Рейнбоу). Брокен-Спур является пограничным районом в ряду гидротермальных полей САХ: географически это поле расположено в непосредственной близости от «северных» полей, но по глубине сходно с «южными». Такое положение делает Брокен-Спур особенно интересным с точки зрения выяснения факторов, влияющих на распространение гидротермальных митилид.

Митилиды на Брокен-Спур были отмечены еще в 1993 г., однако видовая принадлежность их не была определена. Были высказаны предположения, что, возможно, на Брокен-Спур обитают или оба вида или популяция, представляющая собой гибрид между обоими видами [Maas et al., 1999].

С целью определения вида и уточнения области распространения известных видов были исследованы митилиды с поля Брокен-Спур. В отличие от других полей, на которых обитают *Bathymodiolus*, на Брокен-Спур моллюски не образуют плотных поселений. Друзы, если и встречаются, то состоят не более чем из пяти особей. Проведенный морфо-анатомический анализ собранных моллюсков показал, что митилиды принадлежат к одному виду и, несмотря на некоторые морфологические отличия популяции от типовой для *B. puteoserpentis*, с большой степенью уверенности можно утверждать, что это тот же вид.

С учетом полученных данных область распространения *B. puteoserpentis* включает поля Логачев, Снейк-Пит и Брокен-Спур, глубины от 3000 до 3500 м, в то время как *B. azoricus* обитает на Лост-Сити, Рейнбоу, Лаки-Страйк и Менез-Гвен на глубинах от 850 до 2400 м. Вероятно, одним из основных факторов, определяющих распределение двух рассматриваемых видов, является глубина, и именно по этому параметру происходит расхождение обоих видов вдоль САХ.

Таблица 11.1. Степень зараженности гидротермальных митилид *B. puteoserpentis* и *B. azoricus* полиноидой *Branchipolynoe seepensis*

Хозяин	Район	Экстенсивность*, N	Интенсивность**, N
<i>Bathymodiolus puteoserpentis</i>	Логачев, 1998	7.2%(180)	0.07(1)
	Снейк-Пит, 2002	23.3%(120)	0.275(6)
<i>Bathymodiolus azoricus</i>	Рейнбоу, 1999	65.0 %(20)	0.70(2)
	Рейнбоу, 2002	60.8%(51)	0.80(2)
	Лаки-Страйк, Статуя Свободы, 1993	76.5 %(34)	0.73(1)
	Лаки-Страйк, Элизабет, 1995	54.8%(445)	0.47(3)
	Лаки-Страйк, 2002	71.5%(130)	0.80(6)

* Процент зараженных особей. В скобках – число исследованных особей хозяина.
 ** Среднее число полихет на одного хозяина. В скобках – максимальные значения.

ный материал по полям Логачев, Снейк-Пит, Лаки-Страйк и Рейнбоу, обработка которого позволила выявить некоторые специфические черты симбиотических отношений моллюсков и полихет.

Степень заселения моллюсков полихетами отличается не только на разных полях и постройках, но и в разных микробиотопах в масштабах одной постройки (табл. 11.1). Может наблюдаться разная степень заселения в частях популяции мидий, удаленных друг от друга не более чем на 10 м. Например, на Снейк-Пит процент зараженных особей (экстенсивность заражения) в «теплом» биотопе в зоне муара был 2,5%, а в части популяции мидий, расположенной на расстоянии 3–4 м в сторону к периферии, превышал этот показатель на порядок и составлял 35%. Самый высокий уровень экстенсивности заселения наблюдался на Лаки-Страйк. На постройке Эйфелева Башня экстенсивность заселения варьировала от 35% (в непосредственной близости от выхода горячего раствора) до 100% (в зоне муара). Экстенсивность заселения крупных моллюсков была выше, чем мелких (рис. 11.1).

В каждом заселенном хозяине встречено от 1 до 6 симбионтов, однако в подавляющем большинстве случаев (100% заселенных особей у *B. puteoserpentis* и 97,4% у *B. azoricus*) в моллюсках было отмечено по одному симбионту.

В мантийной полости полихета обычно располагается между мантийной стенкой и жабрами, реже – между лепестками полужабр или между жабрами и ногой. Для понимания характера трофических взаимоотношений *B. seepensis* с хозяином важно определить преимущественное направление головной лопасти полихеты. Было установлено, что головной конец чаще направлен к сифональному отверстию или ротовым пальцам моллюска. Положение полихеты довольно постоянно, поскольку на стенке мантии моллюска вдоль тела полихеты образуется эпителиальный бугорок.

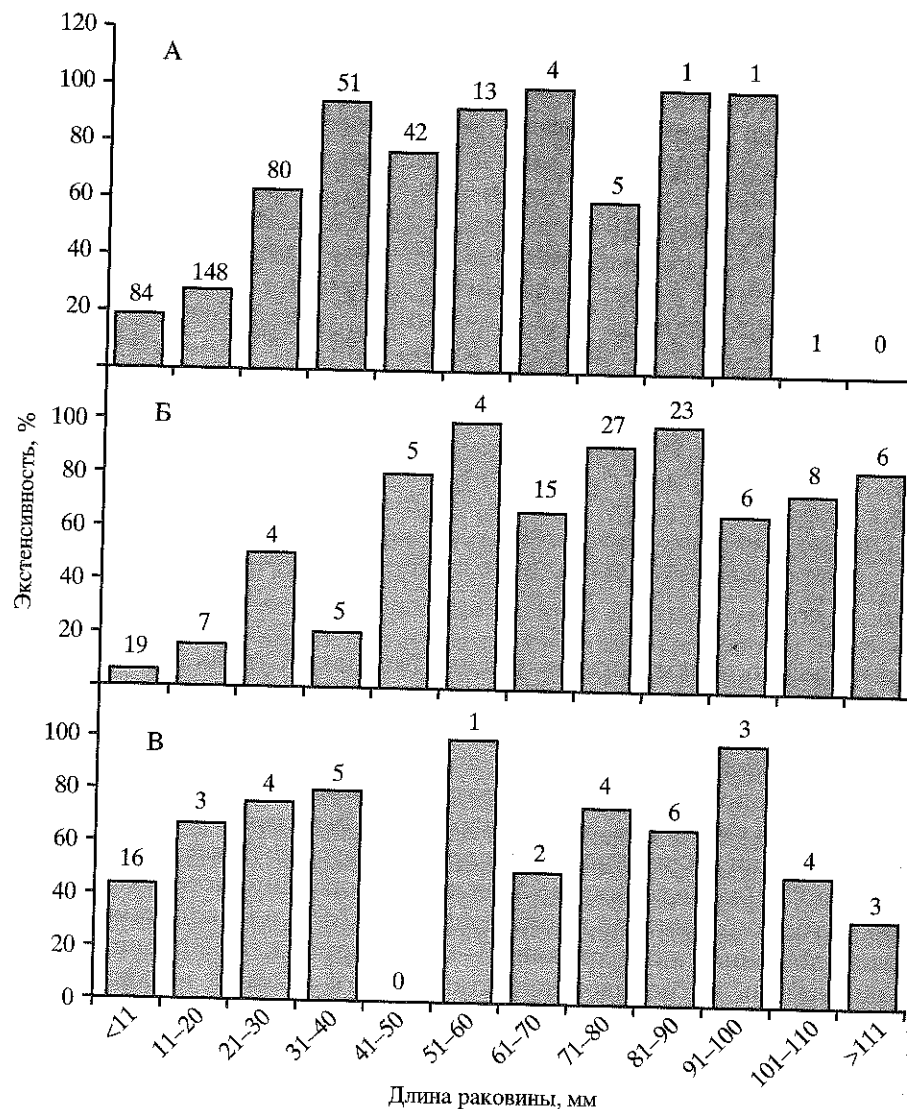


Рис. 11.1. Связь экстенсивности заражения с размерами моллюсков *Bathymodiolus azoricus* с поля Лаки-Страйк А – данные 1995 г.; Б – данные 2002; *B. puteoserpentis* с поля Снейк-Пит, 2002 г. (В). Числа на столбцах – количество исследованных моллюсков

Анализ размеров полихет и мидий выявляет высокую степень корреляции между этими величинами, так что можно предположить длительный период параллельного роста хозяина и полихеты.

Морфологический анализ показал, что все моллюски, содержащие в мантийной полости полихет, имеют травмы мягких тканей: участками укорочены группы жаберных пластинок, деформирована нога, отсутствуют или укорочены ротовые пальпы. Частота встречаемости травм в моллюсках, заселенных полихетами, существенно выше, чем в незаселенных. Чаше на-

блюдаются травмы одна или обе в... ти. Наиболее... полихеты. Мол... рованы, чем те...

Предпочит... пальпам хозяи... жение, что по... ническим эпите... взвеси [Britaev... моллюсков и п... ходятся на сле... трия на наличие... но предположи... ния. Вероятнее... мер, тяжами с... фильтрованной... стию моллюск... предположение... наружены част... частицы, част... ме того, в киш... ных копепод с... планктонными... воды через сид... Травмы, ве... щевых комочк... Полученны... тилид и полихе... ной роли в пита... ствовании нега... ны доказатель... ских, то отнош... ми, чем коммен... На различн... дается асинхро... гонады полихе... ки-Страйк и Ре... встречается бо... репродуктивна... ми хозяев: у *B...* запаздывает по... но, это связано... Пит расположе... Рейнбоу.

блюдаются травмы палъп. Обычно травмированы нижние палпы, реже еще одна или обе верхние. Травмы жабр чаще располагаются в передней их части. Наиболее травмированы крупные митилиды, в которых живут крупные полихеты. Моллюски, в которых обнаружены самцы, обычно менее травмированы, чем те, в которых встречены самки.

Предпочитаемое положение полихеты в мантийной полости головой к палпам хозяина или к сифонам (рис. 11.2, см. цв. вкл.) вызывает предположение, что полихета при питании использует токи воды, вызываемые ресничным эпителием моллюска, для перехвата из них тонкой органической взвеси [Britaev et al., 2003]. Сравнительный анализ изотопного состава азота моллюсков и полихет (см. главу 4) свидетельствует о том, что полихеты находятся на следующем за митилидами трофическом уровне. Однако, несмотря на наличие травм у моллюсков, вызванных присутствием полихет, трудно предположить, чтобы ткани хозяина являлись основным объектом питания. Вероятнее, полихеты питаются продуктами обмена моллюсков, например, тяжами слизи, выделяемой для формирования псевдофекалий и отфильтрованными комочками органики, поступающими к ротовому отверстию моллюска. Анализ содержимого кишечника полихет подтверждает это предположение. У большинства исследованных животных в кишечнике обнаружены частицы детрита и неорганической взвеси, в том числе охристые частицы, часто встречающиеся на поверхности раковины моллюсков. Кроме того, в кишечнике полихет обнаружены фрагменты пелагических хищных копепод сем. *Oncaeidae*, что говорит о возможности питания *B. seepensis* планктонными организмами, попадающими в мантийную полость с токами воды через сифон.

Травмы, вероятно, наносятся случайно при захватывании полихетами пищевых комочков у рта моллюска (отсюда и высокий травматизм палпы).

Полученные данные выявляют сложную картину взаимоотношений митилид и полихет *B. seepensis*. Очевидно, ткани хозяина не играют существенной роли в питании полихет, но само наличие травм свидетельствует о существовании негативных воздействий симбионта на хозяев. Если будут получены доказательства того, что травмы снижают жизнедеятельность моллюсков, то отношения полихет и мидий следует считать скорее паразитическими, чем комменсальными.

На различных гидротермальных полях у полихеты *B. seepensis* наблюдается асинхронность репродуктивного периода. Если на поле Снейк-Пит гонады полихет содержат зрелые гаметы и молодежь отсутствует, то на Лаки-Страйк и Рейнбоу в то же самое время нерест, очевидно, уже прошел, и встречается большое количество ювенильных особей. Интересно, что эта репродуктивная активность полихет совпадает с репродуктивными циклами хозяев: у *B. puteoserpentis* с поля Снейк-Пит период размножения также запаздывает по сравнению с *B. azoricus* с Лаки-Страйк и Рейнбоу. Возможно, это связано с различной глубиной расположения полей: поле Снейк-Пит расположено на большей глубине по сравнению с Лаки-Страйк и Рейнбоу.

моллюсков, инно-Атлан- ваний. При воляют сде- и о страте- мо для пони-

иал по дву- о числа осно- но 1357 экз. ние размер- loges 12 име- моллюсков ченном уча-

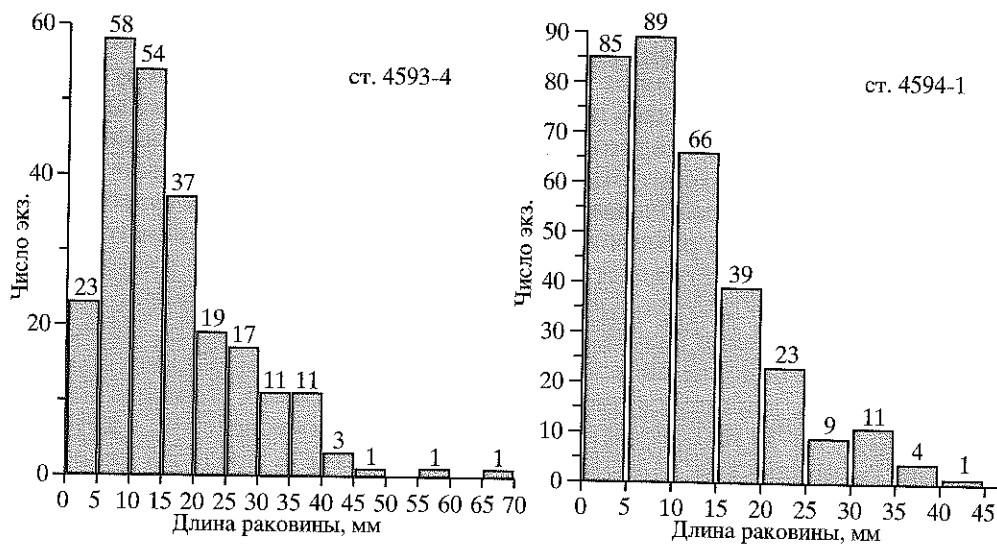


Рис. 11.4. Размерная структура популяции *Bathymodiolus azoricus* в северной части гидротермального поля Менез-Гвен (слева: «Мир-1», погр. 11/336, ст. 4593-4; 02-03.08.2003; справа: «Мир-2», погр. 12/350, ст. 4594-1; 02.08.2003)

стке, прилегающем к активному курильщику, имеет длину раковины от 30 до 85 мм. Мода этого распределения лежит в пределах 50–75 мм (44% всех моллюсков). В то же время и в обоих образцах по отдельности, и в объединенной пробе достаточно четко выявляется вторая размерная когорта 5–20 мм: около 14%. Интересно сравнить эти данные со значениями, приводимыми для этого же поля в работе Desbruyères et al., 2001. По этим данным, большая часть моллюсков принадлежит к размерной группировке более 40 мм, однако выявляются две более молодые когорты с модами соответственно 4 и 18 мм. К сожалению, авторы не приводят числа исследованных моллюсков и методики их сбора (очевидно, она отлична от нашей, в особенности это должно отразиться на определении численности наименее мелких моллюсков). Тем не менее наблюдается довольно хорошее совпадение общего результата. Мода нижнего пика в нашем случае несколько сдвинута в сторону крупных форм, что может быть связано с недоучетом ювенильных особей при сборе моллюсков манипулятором и транспортировке их в открытом бункере либо с тем, что моллюски выросли за период между наблюдениями. В пределах «северной» группы источников, по данным Desbruyères et al. (op. cit.), популяция моллюсков значительно многочисленнее и по размерам более гетерогенна (речь идет, очевидно, обо всем поле). Наши образцы из этого района, содержавшие, как правило, незначительное количество особей, также дают вполне случайное распределение размерных групп. Однако в двух наиболее представительных пробах (328 и 236 экз.) наблюдается явное преобладание мелких особей (моллюски с длиной раковины менее 2 см составляют в этих пробах составляют 85 и 73% соответственно) (рис. 11.2). Вероятно, в этом случае мы имеем дело с молодыми субпопуляциями, недавно заселившимися локальный биотоп.

Отсутствие единой методики сбора и в ряде случаев – точных данных о конкретном местообитании, а также об абсолютном возрасте и скорости роста моллюсков, не позволяют однозначно интерпретировать полученную картину. Можно лишь сделать предположение, что заселение отдельных микробиотопов в пределах гидротермальных полей происходит относительно единовременно, что находит отражение в существовании «молодых» микропопуляций, с резким преобладанием мелких форм. Дальнейшая судьба таких поселений может быть различна. В случае относительно благоприятных условий в популяции накапливается количество крупных особей, а вновь поселяющиеся молодые дают новую генерацию, что находит отражение в бимодальном распределении размерных групп на южных источниках. Не исключено также, что пополнение конкретного микробиотопа молодыми особями идет постоянно, а минимум численности промежуточных размеров (по нашим данным, 20–30 мм) связан с неким «критическим» возрастом, в который смертность моллюсков наибольшая. Так или иначе в пределах гидротермального поля визуально наблюдается преобладание поселений, в которых молодых форм явное большинство. Наряду с большей численностью, молодые субпопуляции распределены на поле более широко, что может быть связано с большей толерантностью молодых моллюсков к локальным условиям микрообитания. Очевидно, не каждое такое поселение может достичь зрелости. Как уже отмечалось, лишь в местах наиболее сильных и устойчивых высачиваний развиваются популяции с преобладанием крупных взрослых форм. Отсутствие необходимых условий или резкие их колебания ведут к полному или частичному вымиранию моллюсков, и не позволяют им достичь размеров более 2–3 см. Менее вероятен, но не исключен также и пресс со стороны хищников, по каким-то причинам ориентирующихся именно на эту размерную группу (гипотеза Г.М. Виноградова). Все эти предположения, разумеется, требуют многократной проверки.

Североа
счет трех и
(производят
(принимается
1. Хемос
в том числе
2. Мета
досимбионте
3. Фотос
де седимента
чинок гидро
Для батиаля
планктон, за
Основная
хтонно, прич
ротермах раз
играет хемос
термах (Лога
фии эндосим
щей группой.
Процессы
обходимых дл
ставки гидрот
развития гидр
ские процессы
ные поля Атл
термальных ц
функционаро
Необходим
ставе гидротер
со временем. I
термальная си
степенно приоб
ротермальной
трещин в базал
чих растворов
циклов гидрот
с изменениями
внутрикоровой