

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

М.Е. Виноградов, А.Л. Верещака

Североатлантические гидротермальные сообщества существуют за счет трех источников первичной продукции, два из которых автохтонны (производятся внутри гидротермальных экосистем), один аллохтонен (приносится извне).

1. Хемосинтез. Главную роль играют тиотрофные эпибионты, живущие в том числе на креветках, и тиотрофные эндосимбионты митилид.

2. Метанокисление. В основном происходит за счет метанотрофных эндосимбионтов митилид.

3. Фотосинтез. Органическое вещество приносится на гидротермы в ходе седиментации детрита из поверхностных слоев, в телах планктонных личинок гидротермальных животных и забредающей фоновой донной фауны. Для батинальных полей определенную роль играет фоновый океанический планктон, заносимый в гидротермальные экосистемы.

Основная часть энергии гидротермальных экосистем создается автохтонно, причем соотношение хемосинтеза и метанокисления на разных гидротермах разное. На одних гидротермах (Брокен-Спур, ТАГ) главную роль играет хемосинтез эписимбиотических бактерий креветок. На других гидротермах (Логачев, Снейк-Пит, Лаки-Страйк) роль тиотрофии и метанотрофии эндосимбионтов возрастает, и митилиды тоже становятся доминирующей группой.

Процессы хемосинтеза и метанотрофии обусловлены поступлением необходимых для этого веществ из недр Земли. Поэтому неоднородность поставки гидротермального материала имеет такое же важное значение для развития гидротермальной биоты, как и биоценоотические и биогеографические процессы. В книге впервые удалось классифицировать гидротермальные поля Атлантики на основании тех геологических особенностей гидротермальных циркуляционных систем, которые в первую очередь влияют на функционирование экосистем.

Необходимые для хемосинтеза вещества поступают из недр Земли в составе гидротермального флюида, состав которого существенно изменяется со временем. Изучение эволюции состава флюида показывает, что гидротермальная система от стадии неустойчивой формирующейся системы постепенно приближается к стадии типичной устойчивой циркуляционной гидротермальной системы хребта. Горячие диффузные истечения флюида из трещин в базальтовых лавах сменяются фокусированными выходами горячих растворов через каналы гидротермальных сульфидных построек. Смена циклов гидротермальной деятельности может быть связана исключительно с изменениями во времени вулканической активности, т.е. с опустошением внутрикоровой магматической камеры, с обрушением ее кровли и с образо-

ванием каналов для движения гидротермальных растворов. Продолжительность гидротермального цикла определяется скоростью заполнения магматической камеры базальтовым расплавом.

Особый интерес представляет недавно открытое поле Лост-Сити, гидротермальный раствор которого отличается от растворов всех известных глубоководных гидротермальных полей низкой температурой, щелочными значениями pH и присутствием Mg^{2+} и SO_4^{2-} . На Лост-Сити специалистами ИО РАН впервые были проведены комплексные океанологические исследования. Преобразование глубинного горячего кислого рудоносного флюида в теплый щелочной нерудоносный восстановленный раствор Лост-Сити протекает в двух главных зонах: (1) в зоне фазовой сепарации, где происходит выпадение металлов из глубинного флюида, и (2) в зоне интенсивного дробления пород, где формируется так называемая подповерхностная биосфера. Преобразование первичного глубинного флюида, потерявшего большую часть металлов, но все еще горячего, в теплый щелочной раствор происходит вблизи поверхности дна, где температура и давление не препятствуют активности различных групп микроорганизмов. Именно деятельность микроорганизмов в зоне подповерхностной биосферы объясняет щелочность раствора и связанный с этим необычный для глубоководных гидротерм САХ минеральный парагенезис гидротермальных построек.

В экосистеме любого гидротермального поля можно выделить несколько зон:

- зона горячих слабо разбавленных флюидов (первые см от выхода фокусированного гидротермального потока $\geq 10\%$ первичного флюида);
- зона сильно разбавленных флюидов ($< 10\%$ первичного флюида);
- зона «черных дымов» (присутствует не на всех гидротермальных полях Атлантики) от 1–2 до десятков метров над выходом горячего источника;
- плюм – область повышенной мутности водной толщи над гидротермальным полем;
- зона развития микробных матов и обрастаний на твердом субстрате дна;
- зона распространения гидротермально-осадочных («металлоносных») отложений;
- зона диффузных обычно теплых высачиваний (муары).

В этих зонах на активных полях существует несколько форм микробной жизни:

- I. Свободноживущие взвешенные в воде микроорганизмы:
 - в слабо- и сильно разбавленных фокусированных флюидах;
 - в диффузных сочениях;
 - свободноживущие микроорганизмы в водной толще (черные дымы, плюм).
- II. Свободноживущие прикрепленные формы микроорганизмов:
 - на взвеси вблизи выхода источника;
 - в составе микробных матов и обрастаний на дне.
- III. Микроорганизмы – симбионты животных.
- IV. Подповерхностная биосфера, предположительно населенная гетеротрофными и автотрофными микроорганизмами и известная по континентальной гидросфере.

Жизнед
обществам
ской гидрот
ные гидрот
водной гидр
части САХ
ком биогеог
ской области
стоянство (о
ции, причем
социации Ти
Можно в
альный с дом
южноатланти
(оставшиеся
воляет говор
1620–1730 м
Спур, ТАГ, С
В пределах
фаунистическ
тельно источн
(1) Скопле
флюида, особе
ных «роев» кр
страта в зоне
ный элемент д
степени – Брок
(2) Митили
Пит и Брокен-
Широко распро
ратурном диапа
многие мелкие
плотоядные бр
(3) Поселени
страте в зоне бе
(4) Сестоноф
вленные гидрот
ля, ближе к пер
видно, определя
Наиболее ярко з
поле Лаки-Стра
Менез-Гвен – ещ
Все эти ассо
которую связыва
двух основных тр
существуют в зна
(1) тиотрофны
ги/хищники/стерв

Жизнедеятельность первичных продуцентов позволяет развиваться сообществам с высоким видовым разнообразием. Эндемизм североатлантической гидротермальной фауны очень высок и достигает 84.6% (глубоководные гидротермы). Это свидетельствует об относительном единстве глубоководной гидротермальной фауны САХ и об обособленности глубоководной части САХ от Индо-Пацифики и мелководных районов Атлантики на высоком биогеографическом уровне, соответствующем рангу биогеографической области. В пределах глубоководной части наблюдается удивительно постоянство (от района к району) видового состава господствующей ассоциации, причем эта ассоциация четко отличается от любой гидротермальной ассоциации Тихого и Индийского океанов.

Можно выделить два типа сообществ САХ: североатлантический-батиальный с доминированием митилид (Менез-Гвен, Лаки-Страйк и Рейнбоу) и южноатлантический-абиссальный с доминированием креветок и митилид (оставшиеся четыре района). Более детальный фаунистический анализ позволяет говорить о четырех вертикальных зонах: 840–865 м (Менез-Гвен), 1620–1730 м (Лаки-Страйк), 2260–2350 м (Рейнбоу) и более 2930 м (Брокен-Спур, ТАГ, Снейк-Пит и Логачев-1).

В пределах Срединно-Атлантического хребта представлены несколько фаунистических ассоциаций, занимающие каждая свое положение относительно источника, субстрата и форм рельефа.

(1) Скопления *Rimicaris exoculata* строго приурочены к выходам теплого флюида, особенно в виде «теплых черных дымов», для формирования плотных «роев» креветок необходимо достаточное количество подходящего субстрата в зоне влияния флюида. Густые рои *Rimicaris* составляют характерный элемент ландшафта на полях ТАГ, Снейк-Лит, Логачев и в меньшей степени – Брокен-Спур и Рейнбоу.

(2) Митилиды (*Bathymodiulus puteoserpentis* в районах Логачев, Снейк-Пит и Брокен-Спур и *B. azoricus* на Рейнбоу, Лаки-Страйк и Менез-Гвен). Широко распространены на гидротермальных полях в значительном температурном диапазоне. В поселениях моллюсков находят убежище и пищу многие мелкие животные (грейзеры и детритофаги), здесь же скапливаются плотоядные брюхоногие и ракообразные.

(3) Поселения *Calyptogena* sp. aff. *kaikoi* на поле Логачев на рыхлом субстрате в зоне без заметных температурных аномалий.

(4) Сестонофаги Chaetopteridae и Actiniaria, используют течения, обусловленные гидротермальной активностью, живут на неактивных участках поля, ближе к периферии. Распределение и численность этих животных, очевидно, определяются локальной гидрологической обстановкой и рельефом. Наиболее ярко зона сестонофагов выражена на периферии холма ТАГ. На поле Лаки-Страйк аналогичную нишу занимают кораллы *Lophelia* sp., а на Менез-Гвен – еще и фоновые горгонарии и гидроиды.

Все эти ассоциации составляют единую гидротермальную экосистему, которую связывают воедино потоки вещества и энергии. Можно говорить о двух основных трофических цепях в гидротермальном сообществе, которые существуют в значительной степени параллельно:

(1) тиотрофные/метанотрофные эндосимбионты – митилиды детритофаги/хищники/стервятники;

(2) Хемосинтезирующие свободноживущие/прикрепленные бактерии – креветки (кроме альвинокарисов) – детритофаги/хищники/стервятники.

Важнейшим элементом пищевых цепей в сообществах Атлантики являются креветки и моллюски-митилиды. Гидротермальные креветки делятся на две группы:

(1) все креветки, кроме *R. exoculata*. Их личинки оседают на дно при длине карапакса 2–4 мм, незначительно перемещаются в пределах микробиотопов в течение жизни. Живут относительно долго, на донной стадии многократно линяют. Рост во время линьки незначителен. Половозрелые креветки вынашивают икру до момента появления потомства.

(2) *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.

Моллюски-митилиды представлены двумя видами – *B. puteoserpentis* и *B. azoricus*, область распространения первого включает поля Логачев, Снейк-Пит и Брокен-Спур (глубины от 3000 до 3500 м), второго – Лост-Сити, Рейнбоу, Лаки-Страйк и Менез-Гвен (от 850 до 2400 м). Вероятно, одним из основных факторов, определяющих распределение двух рассматриваемых видов мидий, является глубина, и именно по этому параметру происходит расхождение обоих видов вдоль САХ. Оба вида имеют комменсала – полихету *B. seepensis*. Интересно отметить, что *B. azoricus* и *B. puteoserpentis* имеют асинхронные репродуктивные циклы, в то время как репродуктивные циклы комменсала синхронизированы с циклами хозяев.

Похоже, что заселение отдельных микробиотопов митилидами в пределах гидротермальных полей происходит относительно одновременно, что находит отражение в существовании «молодых» поселений, с резким преобладанием мелких форм. В случае относительно благоприятных условий в таких поселениях накапливается большое 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. Молодые особи распределены на поле более широко, что может быть связано с большей толерантностью молодых моллюсков к локальным условиям микрообитания. Очевидно, не каждое молодое поселение может достичь зрелости. Лишь в местах наиболее сильных и устойчивых высачиваний развиваются популяции с преобладанием крупных взрослых форм.

Интересен вопрос о происхождении гидротермальной фауны Северной Атлантики. Имеющиеся биогеографические данные указывают на вселение большинства гидротермальных видов в Атлантику через район Южной Африки или через Центрально-Американский район. Очень важна возможность обмена между сиповой и гидротермальной фаунами. Ярко выражено сходство между гидротермальными и сиповыми сообществами Атлантики

по домини
гидротерм
вую очере
вах. Несмо
местной эв
лика. Силь
ния, чем ги
ции, облегч

Гидрот
на от фаун
эволюцион
же в предел
впервые по
объясняет
идет по нап
а пульсир
сов на атла
привел к по

Гидрот
и на толщ
ческими во
гидрохимич
тенсивные
термальных
сивные плю
плюмы хар
чивостью. В
изменяется
осенью 1999

Лаборат
щихся устой
вить, что ве
закручивани
окружающей
нии вертика
лабораторн

Продукц
воздействия
раженного у
ние – аппеди
сальной чер
океана вне ги
всего океана
в придонном

Формиро
скими гидрот
ванного хемо
своеобразны

е бактерии –
рвятики.

антики явля-
ветки делятся

дно при дли-
микробиото-
стадии много-
елые кревет-

акса 5 мм, на
дним в пре-
елые куриль-
озрелые кре-
развивается в

teoserpentis и
оля Логачев,
го – Лост-Си-
ооятно, одним
матриваемых
у происходит
нсала – поли-
oserpentis име-
дуктивные ци-

дами в преде-
временно, что
резким преоб-
условий в та-
собой, а вновь
отражение в
нниках. Не ис-
олодыми осо-
размеров (по
астом, в кото-
пределены на
интностью мо-
евидно, не ка-
стах наиболее
преобладани-

уны Северной
от на вселение
и Южной Аф-
ажна возмож-
око выражено
ми Атлантики

по доминирующим формам указывает на то, что переход из атлантических гидротермальных в сиповые сообщества или обратно осуществлялся в первую очередь видами, достигающими руководящего положения в сообществах. Несмотря на сравнительно небольшое число таких видов, их роль в совместной эволюции гидротермальных и сиповых сообществ, чрезвычайно велика. Сипы более долговечны, имеют менее экстремальные условия обитания, чем гидротермы, более доступны для вселения и стимулируют адаптации, облегчающие освоение гидротермальных биотопов.

Гидротермальная фауна Атлантики на видовом уровне четко обособлена от фаун других океанов, что свидетельствует о значительной роли микроэволюционных процессов в ее формировании. Скорость этих процессов даже в пределах одного гидротермального поля необычайно велика, что было впервые показано на примере креветок альвинокарисов. Высокая скорость объясняется интенсивным потоком генов, который с большой вероятностью идет по направлению с юга на север. Характер этого потока – непостоянный, а пульсирующий. С другой стороны, скорость макроэволюционных процессов на атлантических гидротермах невысока, процесс видообразования не привел к появлению облигатных таксонов высокого ранга.

Гидротермальные флюиды оказывают воздействие не только на дно, но и на толщу воды над гидротермальным полем. Они смешиваются с океаническими водами и существенно влияют на локальные гидрофизические и гидрохимические процессы в окружающей толще воды, образуя плюмы. Интенсивные аномалии мутности присутствуют на всех обследованных гидротермальных полях с высокотемпературными источниками, наиболее интенсивные плюмы характерны для полей ТАГ, Лаки-Страйк и Рейнбоу. Причем плюмы характеризуются значительной пространственно-временной изменчивостью. Впервые показано, например, что на поле Рейнбоу длина плюма изменяется как минимум в двукратном размере: от 6 км в 1997 г. до 3–4 км осенью 1999 г. и до 6–7 км в июле 2002 г.

Лабораторное моделирование плавучих струй в неподвижных и вращающихся устойчивых линейно-стратифицированных средах позволило установить, что вертикальное расслоение плюма происходит за счет спирального закручивания вторгающейся турбулентной струи и вовлекаемой в процесс окружающей ее жидкости. Это расслоение хорошо заметно при сопоставлении вертикальных профилей мутности на поле Рейнбоу и на фотографиях лабораторных экспериментов.

Продукция гидротермальных сообществ не оказывает существенного воздействия на фоновые планктонные сообщества, так как не отмечено выраженного увеличения количества планктона в плюмах и у дна. Исключение – аппедикулярии. Но увеличение их численности у дна является универсальной чертой, характерной для всех изученных глубоководных районов океана вне гидротермальных полей и, вероятно, связано с характерным для всего океана увеличением количества взвешенного органического вещества в придонном слое.

Формирование бентопелагической компоненты над североатлантическими гидротермами приводит к тому, что идущий вонне поток новообразованного хемосинтезированного органического вещества потребляется этим своеобразным живым фильтром. То, что продуцируется и проходит сквозь

внутренний ярус, перехватывается обитателями первого, а затем – второго внешнего ярусов. В результате поток органики в фоновые системы оказывается минимальным, чем объясняется отсутствие увеличения биомассы фоновых глубоководных сообществ.

Глубина гидротермального поля, по-видимому, определяет и качественное, и количественное развитие жизни на гидротермах. На средних глубинах из-за относительного обилия планктона вокруг гидротермального поля не существует достаточного трофического градиента. Таким образом не создаются энергетические предпосылки для возникновения и длительного существования специализированного гидротермального сообщества. Мы не наблюдаем выраженного гидротермального сообщества на глубинах основного термоклина (Лост-Сити), а на глубинах, незначительно превышающих глубину термоклина, пространственная структура сообществ заметно упрощена. Напротив, на больших глубинах биомасса фоновых донных сообществ очень мала: крайне низкое содержание органики в толще воды не создает существенной кормовой базы для сестонофагов, а экстремально малые скорости осадконакопления – кормовой базы для детритофагов. Неудивительно, что именно на гидротермах больших глубин наиболее ярко выражен трофический градиент.

Единственные известные примеры глубоководных гидротерм без характерных сообществ (Стейнахолл и Hook Ridge), расположены в высоких широтах. Именно там из-за несбалансированности продукционно-деструкционных сезонных циклов увеличен поток фотосинтетической органики на дно, а следовательно, трофический градиент невелик. Высокая скорость продуцирования автохтонного органического вещества на фоне окружающей почти безжизненной пустыни создает энергетические предпосылки для существования высокоспециализированных гидротермальных сообществ.

- Агапова Л.В., ...
ний форм п
Алейник Д.Л. Т
ного течени
гические ис
Под ред. М.
С. 25–65.
Алейник Д.Л., Л
долины и г
Т. 41, № 5. С
Алексеев Ф.А., Б
Арзамасцев И.С
морья. М.: На
Бельтнев В.Е.,
поле в осевом
№ 1. С. 78–82
Беляев Г.М. Донн
М.: Наука, 19
Беляев Г.М. Глубе
Берестов А.Л., Б
и динамически
данным экспе
моклинные ви
С. 35–49.
Биология гидротер
Богданов Ю.А. Гид
го хребта. М.:
Богданов Ю.А., Бо
нералообразов
14°45' с.ш., Ср
1997. Т. 39, № 1
Богданов Ю.А., Бо
особенности гид
ированного с се
Там же. 2002. Т.
Богданов Ю.А., Бо
гидротермальн
тического хребт
Богданов Ю.А., Сага
таемых аппарате
Богданов Ю.А., Сага
дования гидротер
Докл. РАН. 1999