

ПИТАНИЕ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ХОЗЯЕВАМИ СИМБИОТИЧЕСКОЙ ПОЛИХЕТЫ *Gastrolepidia clavigera* (Polynoidae)

© 2002 г. Т. А. Бритаев, С. А. Лыскин

Представлено академиком Д.С. Павловым 26.02.2002 г.

Поступило 27.02.2002 г.

Среди полихет паразитизм распространен менее широко, чем комменсализм. Из 375 видов симбиотических полихет, отмеченных в последней сводке [1], 294 вида рассматриваются, как комменсалы и только 81 вид, как паразиты. Еще более контрастна ситуация в семействе Polynoidae, к которому принадлежит более 50% всех видов симбиотических полихет. Из 160 видов полиноид-симбионтов только один, *Thormoga johnstoni*, считается паразитическим [2], т.е. паразитизм до настоящего времени рассматривался, как явление, исключительно редкое для полиноид. Такая картина, с одной стороны, возможно, отражает эволюционные тенденции в классе Polychaeta и в сем. Polynoidae, с другой – объясняется слабой изученностью биологии симбионтов (определения терминов см. [1]0. Большинство известных видов симбиотических полихет было отнесено к “комменсалам” без проведения специальных исследований только из-за отсутствия явно “паразитических” черт в их организации.

Существуют разные подходы к изучению взаимоотношений между симбионтами. В идеале для определения их характера требуется установить влияние симбионтов на смертность и метаболизм хозяев. Однако этот подход для многих ассоциаций затруднен из-за значительных временных затрат и необходимости специального оборудования. Поэтому работы такого плана, выполненные на симбиотических ассоциациях морских животных редки (см. например, [3]), а на ассоциациях с участием полихет отсутствуют. В то же время, иногда характер взаимоотношений симбионт – хозяин может быть установлен косвенными методами, например, морфофункциональным анализом пищеводобывающей системы и пищеварительного тракта [4], прямыми наблюдениями за питанием [5] или анализом содержимого кишечника [6].

Объект данной работы – полихета *Gastrolepidia clavigera* Schmarda – относится к семейству Polynoidae. Это широко распространенный в Индо-востпацфике симбионт голотурий сем. Nolothuridae и Stichopodidae. Полихеты размещаются на теле хозяина ближе к переднему или заднему концу тела, а в случае опасности заползают в рот или клоаку голотурий [7]. Взаимоотношения с хозяевами специально не исследованы, но до настоящего времени они рассматривались, как комменсализм [7, 8].

Морфофункциональный подход для анализа взаимоотношений в данном случае мало пригоден, так как все представители сем. Polynoidae имеют сходное строение пищеводобывающих и пищеварительных органов: обладают парой хитиновых челюстей, мощной мускулистой глоткой [9], и прямым кишечником с парными метамерными дивертикулами, что вполне согласуется с их характеристикой, как хищников-полифагов [10]. Цель настоящей работы – проанализировать спектр питания полихет *G. clavigera* и оценить характер их взаимоотношений с хозяевами – голотуриями.

Голотурии с симбионтами были собраны у побережья южного Вьетнама в заливе Нячанг в 1985 и 1990 гг. Схема станций и методика отбора проб опубликованы ранее [9]. Для изучения спектра питания было отобрано 10 экз. *G. clavigera* с голотурии *Actinopyga echinites*, 10 – с *Holothuria atra* и 45 – со *Stichopus chloronotus*. В лаборатории полихет вскрывали, извлекали и препарировали кишечник, а его содержимое помещали на предметное стекло в смесь 70%-ного спирта и глицерина в соотношении 1 : 1. Препараты просматривали под микроскопом Микмед-2. Фотографии выполнены с помощью цифровой камеры Pixera pro и микроскопа Leitz diaphan.

Фрагменты пищи и непищевые частицы были обнаружены в кишечнике у 57 экземпляров полихет (86.2% от общего количества). Доля полихет, собранных с разных хозяев, с наполненными кишечниками оказалась сходной. Остатки пищи были найдены у 39 полихет из 45 (86.7%), собранных с *S. chloronotus*; у 9 полихет из 10 (90%) с *H.*

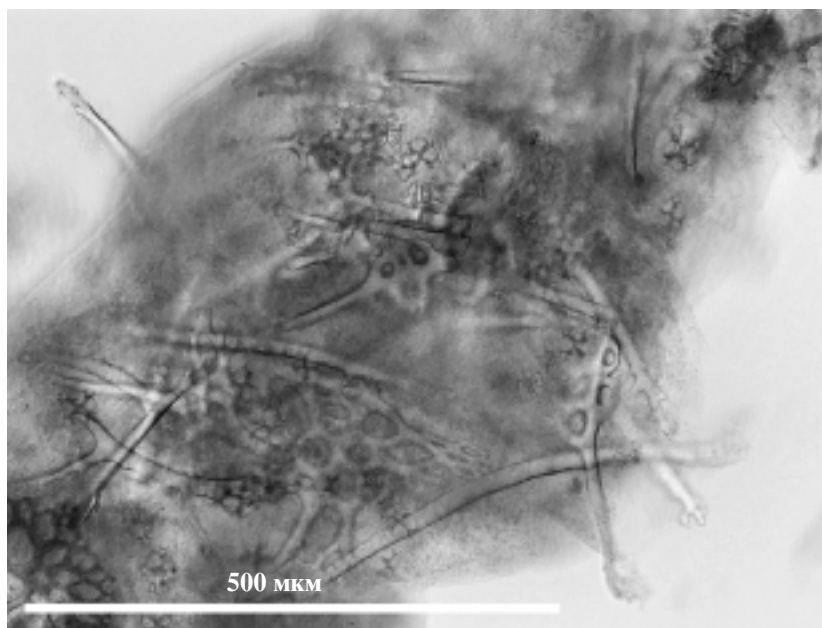


Рис. 1. Ткани и спикеры голотурии *S. chloronotus*, сформированные в тяж в кишечнике полихеты *Gastrolepidia clavigera*.

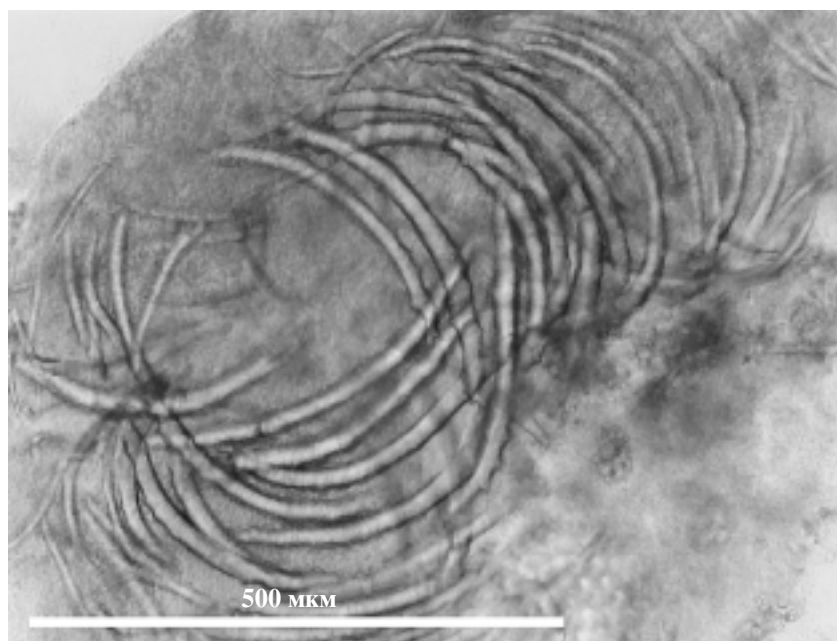


Рис. 2. Ткани и спикеры голотурии *S. chloronotus*, сформированные в комок в кишечнике полихеты *G. clavigera*.

атра; у 8 из 10 полихет (80%) с *A. echinites*. В кишечниках найдены фрагменты тканей и спикеры голотурий, фрагменты ракообразных, многоклеточные и одноклеточные водоросли, щетинки и челюсти полихет, песчинки, детрит, фораминиферы и фрагменты раковин двустворчатых моллюсков (табл. 1). Наиболее часто встречаются спикеры голотурий, окруженные фрагментами

ткани (рис. 1, рис. 2). При массовом скоплении в кишечнике полихет крупные спикеры агрегируются в особые тяжи (рис. 1) или комки (рис. 2), которые, вероятно, облегчают их прохождение через кишечник. Форма спикер является диагностическим признаком, по которому можно определить вид голотурии [11]. Разные типы спикер, обнаруженные нами в кишечнике симбионтов, при-

Таблица 1. Состав и частота встречаемости объектов питания и непищевых частиц в кишечнике полихеты *G. clavigera*, ассоциированной с разными видами хозяев

Пищевой спектр	Вид хозяев			Всего
	<i>S. chloronotus</i> (<i>n</i> = 39 экз.)	<i>H. atra</i> (<i>n</i> = 9 экз.)	<i>A. echinites</i> (<i>n</i> = 8 экз.)	
Спикулы голотурий	74.4% (29)	55.6% (5)	50.0% (4)	67.9% (38)
Фрагменты ракообразных	38.5 % (15)	22.2% (2)	25.0% (2)	33.9% (19)
Фрагменты полихет	15.4 % (6)	0% (0)	0% (0)	10.7% (6)
Водоросли	17.9 % (7)	11.1% (1)	0% (0)	14.3% (8)
Песчинки	25.6% (10)	33.3% (3)	0% (0)	23.2% (13)
Детрит	15.4% (6)	33.3% (3)	37.5% (3)	21.4% (12)
Фораминиферы	10.3% (4)	11.1% (1)	0% (0)	8.9% (5)
Остатки <i>Bivalvia</i>	2.6% (1)	0% (0)	0% (0)	1.8% (1)

Примечание. В скобках указано количество находок.1

надлежат именно к тому виду голотурии, на котором найден данный экземпляр полихеты, что, на наш взгляд, является прямым указанием на питание полихет тканями хозяина. Спикулы распределены в тканях голотурий неравномерно, что в некоторых случаях дает возможность определить, какие именно части тела голотурии были проглочены полихетой. Так, в кишечнике полихет, собранных с *A. echinites*, идентифицированы относительно крупные (около 200 мкм) спикулы из амбулакральных ножек или ротовых щупалец хозяина. У симбионтов *H. atra* найдены все типы спикул характерные для данного вида, кроме палочкообразных, встречающихся только в щупальцах. У симбионтов *S. chloronotus* найдены спикулы, характерные для щупалец, амбулакральных ножек и спинных папилл, т.е. все типы спикул, описанные для этого вида [12].

На втором месте по частоте встречаемости в кишечниках, после спикул голотурий, идут фрагменты ракообразных (табл. 1). Большинство из них плохой сохранности. Удалось идентифицировать лишь остатки *Peracarida* (3 находки) и симбиотических пецилостомовых копепод (4 находки), которые в двух случаях были определены до рода (*Scambicornus* sp.) (рис. 3). В пищеварительном тракте некоторых ракообразных обнаружены остатки детрита. Фрагменты полихет (щетинки, ацикулы и челюсти) были обнаружены в кишечнике 6 экз. *G. clavigera* (10.5%). Три находки представляют собой отдельные щетинки полихет *Gastrolepidia clavigera*. В двух случаях найдены щетинки полиноид, строение которых позволяет отнести их к родам *Adyte* или *Paradyte*, и одна находка – щетинки и челюсти, предположительно свободноживущей полихеты сем. *Nereidae* (рис. 4).

Наличие и высокая частота встречаемости фрагментов тканей и спикул голотурий – хозяев в кишечнике *G. clavigera* позволяют с увереннос-

тью говорить о питании симбионтов тканями хозяина. Анализ спектра встреченных спикул свидетельствует об использовании симбионтами в пищу всех покровных тканей голотурии, включая амбулакральные ножки, щупальца, папиллы и интегумент. Вторым источником пищи служат пецилостомовые копеподы. Представители этого отряда являются паразитами морских животных [13]. Вероятно, найденные нами виды рода *Scambicornus* паразитируют на тех же голотуриях, что и *G. clavigera*. Третьим источником пищи служат мелкие свободноживущие ракообразные и полихеты, обитающие в бентосе или придонных слоях воды.

Раковины фораминифер, двустворчатых моллюсков, песчинки и детрит представляются случайными компонентами пищевого спектра, попадающими в кишечник *G. clavigera* при заглатывании добычи. Об этом свидетельствуют: большое количество песчинок в кишечнике, найденное совместно с остатками свободноживущей полихеты (рис. 4) и, детрит в пищеварительном тракте проглоченных ракообразных.

Возможно, специального внимания заслуживает нахождение в кишечнике *G. clavigera*, водорослей. Водоросли, часто встречаются в кишечнике таких типично “хищных” свободноживущих полиноид, как *Lepidonotus squamatus* и *Harmothoe imbricata* [10, 14], и дискутируется вопрос об их роли в питании этих видов [10]. Однако независимо от того, насколько водоросли могут усваиваться полихетами, в данном случае их роль в питании *G. clavigera* нельзя признать значительной.

Таким образом, *G. clavigera* свойственно как паразитическое питание тканями хозяина, так и хищничество. При этом вырисовывается сложная картина взаимодействия гастролепидий со своими хозяевами – голотуриями. С одной стороны, *G. clavigera*, безусловно, является паразитом, по-

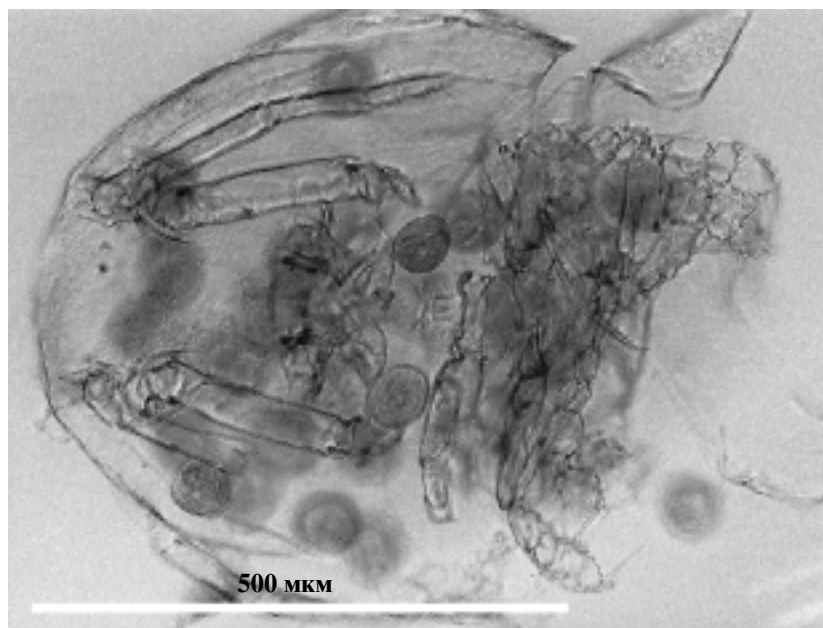


Рис. 3. Симбиотическая копепода *S. sp.* из кишечника *G. clavigera*, ассоциированного с голотурией *S. chloronotus*.

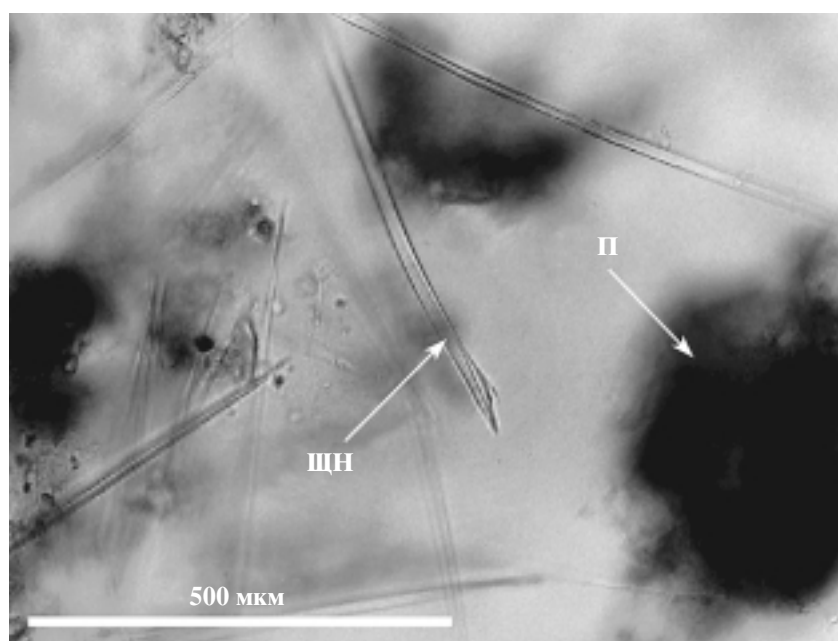


Рис. 4. Щетинки свободноживущей nereисы (ЩН) в кишечнике *G. clavigera*. Видны песчинки (П).

сколько питается тканями голотурий, а с другой – поедает пецилостомовых копепод, которые считаются паразитами голотурий. С учетом того, что вред, наносимый полихетами голотуриям, предположительно значительно выше, чем вред, наносимый копеподами, такие взаимоотношения можно охарактеризовать как паразитизм с элементами мутуализма.

Питание *G. clavigera* тканями голотурий говорит о высоко специализированном характере рассмотренных ассоциаций. Дело в том, что в тканях голотурий содержится токсичное вещество голотурин. Более того, некоторые виды, например, *H. atra*, могут воздействовать на хищников дистантно, выделяя голотурин в воду при слабом раздражении [15]. Устойчивость *G. clavigera* к воз-

действию голотурина можно рассматривать как результат длительной коэволюции. Эти данные согласуются со специфичностью *G. clavigera* и такими адаптивными особенностями в организации этого вида, как наличие прикрепительных вентральных лопастей, крючковидных щетинок и придатков тела, мимикрирующих под папиллы голотурии-хозяина [7]. Особый интерес представляют находки в кишечнике *G. clavigera* щетинок конспецифичных особей. Эти находки подтверждают вывод о возможностях у *G. clavigera* столкновений за территорию, сделанный на основе анализа их распределения по хозяевам и травматизма [7]. Авторы признательны дирекции Российско-Вьетнамского Тропцентра за предоставленную возможность выполнить эти исследования. Мы благодарны коллегам, помогавшим при подготовке этой работы: Ю.Ю. Дгебуадзе, С.П. Мусатову, О.В. Савинкину, А.В. Смурову, В.А. Иваненко, А.А. Смирнову, Е.Ю. Крысанову.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 01-04-49022.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Martin D., Britayev T. A.* // *Oceanogr. and Mar. Biol.: an Ann. Rev.* 1998. V. 36. P. 217–340.
2. *Hauenschild C., Fischer A., Hofmann D. K.* // *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.* 1968. Bd. 18. S. 254–295.
3. *Bierbaum R.M., Ferson S.* // *Biol. Bull.* 1986. V. 170. P. 51–61.
4. *Jennings J.B., Gelder S.R.* // *Biol. Bull.* 1976. V. 151. P. 489–517.
5. *Wagner R. H., Philips D.W., Standing J.D., Hand C.* // *J. of Experim. Mar. Biol. and Ecol.* 1979. V. 39. P. 205–210.
6. *Бритаев Т.А., Смуров А.В., Адрианов А.В., Бажин А.Г., Ржавский А.В.* Симбиоз у морских животных. М., 1989. С. 102–127.
7. *Бритаев Т.А., Замышляк Е.А.* // *Зоол. журн.* 1994. Т. 73. № 4. С. 39–53.
8. *Hanley J.R.* // *The Beagle, Records of the Northern Territory Museum of Arts and Sci.* 1989. V. 6. № 1. P. 1–34.
9. *Wolf G.* Bau und Funktion der Kieferorgane von Polychaeten. Hamburg, 1976. 70 s.
10. *Fauchald K., Jumars P.A.* // *Oceanogr. and Mar. Biol.: an Ann. Rev.* 1979. V. 17. P. 193–284.
11. *Clark A.M., Rowe F.W.E.* Monograph of Shallow-Water Indo-West Pacific Echinoderms. L.: Trustees of the British Museum (Natural History), 1971. 209 p.
12. *Cherbonnier G.* // *Faune de Madagascar*. 1988. V. 70. P. 1–292.
13. *Kabata Z.* // *Adv. in Parasitol.* 1981. V. 19. P. 1–71.
14. *Стрельцов В.Е.* // *Тр. Мурман. биол. ин-та.* 1966. Т. 11. С. 115–121.
15. *Bakus G. J.* // *Mar. Biol.* 1968. V. 2. P. 23–32.