

**АССОЦИАЦИЯ АТЛАНТИЧЕСКИХ ГИДРОТЕРМАЛЬНЫХ МИТИЛИД
РОДА *Bathymodiolus* spp. (Mollusca: Mitylidae)
С ПОЛИХЕТОЙ *Branchipolynoe* aff. *seepensis* (Polychaeta: Polynoidae):
КОММЕНСАЛИЗМ ИЛИ ПАРАЗИТИЗМ?**

© 2003 г. Т. А. Бритаев, Е. М. Крылова, Т. С. Аксюк, Р. Козел

Представлено академиком Д.С. Павловым 01.04.2003 г.

Поступило 02.04.2003 г.

За прошедшие 27 лет интенсивных исследований гидротермальных сообществ накоплены данные о широком распространении полихет-симбионтов в сообществах гидротерм и холодных высачиваний Мирового океана [1]. Список полихет-симбионтов включает около 20 видов и, вероятно, будет расширен. Хозяевами симбионтов являются такие часто доминирующие в гидротермальных сообществах животные, как вестиментиферы, двустворчатые моллюски рода *Bathymodiolus* spp. и *Calyptogena* spp. (сем. *Vesicomysida*), а экстенсивность заселения хозяев может достигать 90.5% (наши наблюдения). Эти данные позволяют предположить, что полихеты-симбионты играют значимую роль в усвоении и переносе органического вещества в гидротермальных сообществах. В то же время наметился разрыв между очевидно важной ролью симбионтов в структуре и функционировании сообществ гидротерм и холодных высачиваний и изученностью их биологии. Это в первую очередь связано с методическими трудностями изучения биологии глубоководных симбиотических ассоциаций. Появившиеся публикации [2, 3] затрагивают особенности репродуктивной биологии и структуры поселений гидротермальной симбиотической полихеты-полиноиды *Branchipolynoe seepensis* из Атлантики. Однако открытым остается один из самых важных вопросов – каков характер взаимодействий симбионт–хозяин в ассоциациях полихет с гидротермальными двустворчатыми моллюсками.

Исходя из наличия прикрепительных крючковидных щетинок у некоторых полихет сем. Нау-

tiliniellidae – симбионтов гидротермальных двустворчатых моллюсков везикомиид и солемиид – их взаимоотношения с хозяевами оцениваются как паразитизм [4]. Взаимоотношения представителей рода *Branchipolynoe* (сем. *Polynoidae*) с митилидами *Bathymodiolus* spp., как правило, рассматриваются как комменсализм [5, 6, 7]. В то же время в кишечнике *Branchipolynoe symmitilidae* из Галапагосского рифта отмечены фрагменты жабр моллюска-хозяина, что может рассматриваться, как указание на паразитизм [8].

В настоящей работе предпринята попытка анализа взаимоотношений симбионт–хозяин в ассоциациях митилид рода *Bathymodiolus* spp. с полихетой *Branchipolynoe* aff. *seepensis* в гидротермах Срединно-Атлантического хребта.

Использованы коллекции гидротермальных митилид, собранные экспедициями научно-исследовательского судна “Академик Мстислав Келдыш” в гидротермальные районы Срединно-Атлантического хребта Логачев, Снэйк Пит, Лаки Страйк и Рэйнбоу в 1998, 1999 и 2002 гг, а также французскими экспедициями в районы Лаки Страйк, Менез Гвен и Снайк Пит в 1993, 1995, 1997 гг. Общий объем обработанного материала составил 315 экз. *Bathymodiolus puteoserpentis* и 725 экз. *Bathymodiolus azoricus*, в которых было обнаружено 49 и 404 экз. В. aff. *seepensis* соответственно. При анализе взаимоотношений нами использованы 3 подхода. 1. Количественный анализ локализации симбионтов в хозяине. Предпочитаемая локализация может отражать способ или источник получения пищи, быть результатом внутри- или межвидовой конкуренции, быть связана с выбором наиболее защищенного участка поверхности [9]. 2. Анализ травм хозяина использован для оценки характера взаимоотношений симбионт–хозяин и для оценки общей численности хозяев, подвергающихся и подвергавшихся воздействию симбионтов. 3. Изучение содержимого кишечника симбионтов.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова
Российской академии наук, Москва
Институт океанологии
Российской академии наук, Москва
Национальный музей естественной истории
Париж, Франция

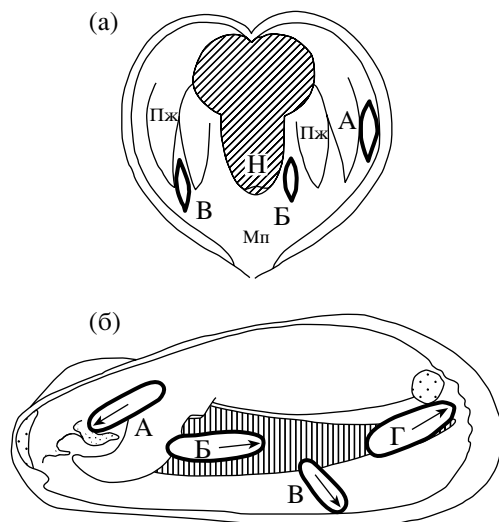


Рис. 1. а – положение симбионтов относительно мантийной выстилки и жабр хозяина: А – между мантийной выстилкой и жабрами; Б – между жабрами и ногой; В – между лепестками полужабр. Мантийная полость – Мп, нога – Н, полужабры – Пж. б – положение симбионтов в мантийной полости моллюска. Стрелка отмечает положение головной лопасти: А – к пальцам хозяина; Б – к середине тела; В – к краю створки; Г – к сифонам.

Обработку материала проводили по следующей методике: у моллюсков измеряли длину, ширину и высоту раковины, затем их вскрывали, отмечали количество и положение полихет-симбионтов, наличие травм или чужеродных образований в тканях хозяина. Полихет извлекали и под бинокулярным микроскопом по количеству нефридиальных папилл определяли пол и измеряли длину тела. Для анализа содержимого кишечника полихет вскрывали со спинной стороны, содержимое собирали пипеткой, помещали в каплю воды на предметное стекло и исследовали под микроскопом.

Локализация. Симбионты поселяются в мантийной полости хозяина, где могут занимать различное положение (рис. 1, рис. 2). У *B. azoricus* они чаще располагаются между мантийной стенкой и наружной полужаброй (68.1%), реже – между наружной и внутренней полужабрами (19.5%) и между внутренней полужаброй и ногой (12.3%, $n = 226$ экз., рис. 1). Когда симбионты находятся между мантией и жабрами, то обычно они ориентированы брюшной поверхностью к мантийной стенке (83.8%) и лишь изредка – спиной (9.6%) или боком (6.6%, $n = 167$ экз.) к ней. Важным для понимания характера трофических взаимоотношений *B. aff. seerpensis* с хозяином представляется направление головной лопасти полихеты. Было выделено четыре таких положения: головная лопасть направлена к пальцам хозяина, к сифонам, к середине тела и к нижнему краю створок (рис. 2).

Установлено, что у половозрелых экземпляров она чаще направлена к сифональному отверстию (47.8%) или к пальцам хозяина (32.6%) и существенно реже занимает другое положение (17% к середине тела и 2.7% – к нижнему краю створок, $n = 224$ экз.). В 44 случаях (19.3% от общей численности заселенных моллюсков) полихеты обитали в трубчатом образовании, расположенном на боковой поверхности жабр или между полужабрами и сформированном из жаберных филamentos. Сходная локализация характерна и для симбионтов *B. puteoserpentis*, однако в этом случае они чаще были ориентированы головой к пальцам хозяина (68.6%, $n = 35$ экз.).

Содержимое кишечника. Из 13 исследованных экземпляров симбионтов пищевые остатки были обнаружены в кишечнике шести полихет. В большинстве случаев кишечник был заполнен детритом, частичками неорганической взвеси, включая охристые частицы, встречающиеся на поверхности раковины хозяина. Кроме того, в четырех случаях встречены щетинки полихет того же вида и в одном случае – фрагменты пелагических хищных копепод сем. *Oncaeidae*.

Травматизм мягких тканей хозяина. Морфологический анализ показал, что у 34.1% ($n = 446$ экз.) моллюсков *B. azoricus* повреждены мягкие ткани: укорочены участки группы жаберных филamentos, деформирована нога, отсутствуют или укорочены ротовые пальпы (рис. 3). Чаще наблюдаются травмы пальп (65.8% от численности травмированных особей, $n = 152$ экз.), несколько реже – жабр (53.3%) и ноги (9.9%). Травмы жабр чаще располагаются в передней их части. Кроме того, на стенке мантии моллюска вдоль тела полихеты во многих случаях образуется эпителиальный бугорок или мозоль. Сходные травматические изменения наблюдаются у 23.7% особей *B. puteoserpentis* ($n = 135$ экз.).

Для проверки предположения о связи травм с присутствием полихет мы сравнили частоту встречаемости травмированных моллюсков в заселенной и незаселенной частях популяции. Установлено, что частота травм у моллюсков, заселенных полихетами, существенно выше, чем у незаселенных. Для *B. azoricus* травмы отмечены у 61.2% заселенных особей ($n = 201$ экз.) и только у 12.2% незаселенных ($n = 245$ экз., $F = 129.5$, $P < 0.001$). Так же достоверны различия в травматизме заселенных и незаселенных особей и для *B. puteoserpentis* – 87.9% ($n = 33$ экз.) и 2.9% ($n = 102$ экз.) соответственно ($F = 108.8$, $P < 0.001$). Эти данные свидетельствуют о связи травматизма моллюсков с присутствием симбионтов. Травмы незаселенных моллюсков могли быть вызваны воздействием полихет, покинувших хозяина ранее или утерянных при сборе моллюсков.

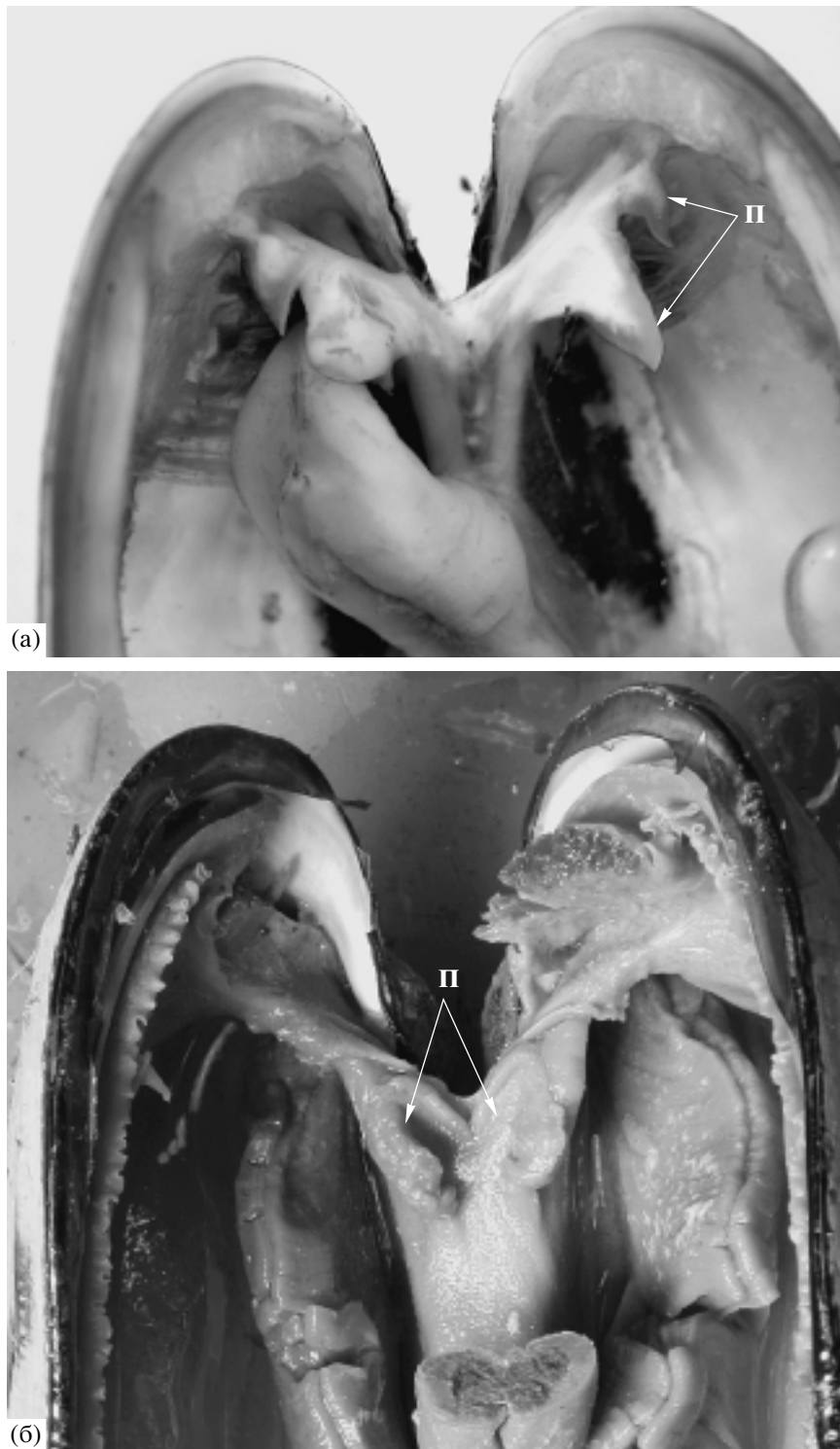


Рис. 2. а – экземпляр с хорошо развитыми пальпами. Интактные пальпы отмечены стрелками. б – экземпляр, поврежденный симбионтами. Вместо уничтоженных пальп заметны рубцы (отмечены стрелками). У этого экземпляра нога удалена.

Полихеты, вероятно, могут перемещаться в мантийной полости моллюска, однако подолгу занимают одно и то же положение. Об этом свидетельствуют эпителиальные валики на мантий-

ных стенках моллюска, возникающие вдоль тела полихеты, и трубчатые образования из жаберных филаментов хозяина, обнаруженные нами в местах локализации полихет. Предпочитаемое поло-

жение половозрелых полихет – головой к сифонам или ко рту моллюска. Такое положение тела, вероятно, связано с их пищевым поведением и указывает на использование симбионтами направляемой к ротовому отверстию хозяина пищи (отфильтрованной и агглютинированной взвеси) или взвешенной органики, поступающей в сифональное отверстие. Подобное поведение известно для других животных, например полихет *Branchiosyllis exilis* – симбионтов офиур *Ophiocoma echinata* [10], немертин *Malacobdella grossa* и декапод *Pinnotheres maculatus* – симбионтов двусторчатых моллюсков [11, 12].

Предположение о питании симбионтов взвешенной органикой, поступающей в мантийную полость моллюска извне, подтверждается присутствием в кишечнике полихет частиц детрита и неорганической взвеси, в том числе – охристых частиц, часто встречающихся на поверхности раковины моллюсков. На это же, вероятно, указывает и единичная находка планктонной копеподы сем. *Oncaeididae*.

Для понимания характера взаимоотношений между полихетами и моллюсками важен установленный нами факт о связи присутствия симбионта с травматизмом хозяина. Полихеты *B. aff. seepensis* обладают вооруженной мускулистой глоткой и вполне могут наносить хозяину травмы. Однако, как свидетельствует анализ спектра питания, в данном случае, нет оснований говорить о питании полихет тканями хозяина. Травмы, вероятно, наносятся случайно при захватывании полихетами агглютинированных комочков органики.

Полученные нами данные выявляют сложную картину взаимоотношений между полихетой *B. aff. seepensis* и батимодиолинами. Очевидно, что симбионт не питается тканями хозяина или по крайней мере они не играют существенной роли в его питании, однако само наличие травм свидетельствует о существовании негативных воздействий симбионта на хозяев. Питание моллюсков батимодиолин складывается из двух основных компонентов – органики симбиотрофно-бактериального происхождения и отфильтрованного сестона. Полихеты, могут, отрицательно воздействовать на метаболизм хозяина, перехватывая поток органики, поступающей с входящими токами воды в мантийную полость. Сходный характер

взаимоотношений описан для хорошо изученной ассоциации краба-пиннотериды *Pinnotheres maculatus* со съедобной мидией *Mytilus edulis* [13, 12]. Анализ этой ассоциации выявил негативное воздействие крабов на рост мидий [14]. Таким образом, совокупность полученных результатов и анализ литературных данных о взаимодействии симбионт-хозяин в схожих ассоциациях приводят к заключению, что взаимодействие полихеты *B. aff. seepensis* и батимодиолин, должно рассматриваться не как комменсализм, а как паразитизм.

Авторы признательны А.М. Сагалевицу, В.П. Нецете, Е.С. Черняеву, С.В. Галкину, А.В.Гебруку и группе технического обеспечения ГОА “Мир” за содействие в сборе материала и В.Н. Иваненко – за определение копеподы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 01–04–49022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Детинова Н.Н.* Биология гидротермальных систем. М., 2002. С. 142–159.
2. *Dover C.L.V., Trask J., Gross J., Knowlton A.* // Mar. Ecol. Progress Ser. 1999. V. 181. P. 201–214.
3. *Jollivet D., Empis A., Baker M.C. et al.* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2000. V. 80. P. 55–68.
4. *Miura T., Labier L.* // Zool. Sci. 1990. V. 7. P. 319–325.
5. *Pettibone M.* // Proc. Biol. Soc. Wash. 1984. V. 97. P. 226–239.
6. *Jollivet D., Comtet T., Chevaldonne P. et al.* // Cah. biol. mar. 1998. V. 39. P. 359–362.
7. *Chevaldonne P., Jollivet D., Feldman R.A. et al.* // Cah. biol. mar. 1998. V. 39. P. 347–350.
8. *Desbruyeres D., Gaill F., Laubier L., Fouquet Y.* // Bull. Biol. Soc. Wash. 1985. V. 6. P. 103–116.
9. *Бритаев Т.А., Смуров А.В., Адрианов А.В. и др.* Симбиоз у морских животных. М., 1989. С. 102–127.
10. *Hendler G., Meyer D.L.* // Bull. Mar. Sci. 1982. V. 32. P. 736–744.
11. *Gibson R.* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1967. V. 47. P. 301–317.
12. *Caine E.A.* // Forma et funct. 1975. V. 8. P. 395–404.
13. *McDermot J.J.* // Coastal and Shallow Water Res. Conf. 1962. V. 1. P. 162–164.
14. *Bierbaum R.M., Ferson S.* // Biol. Bull. 1986. V. 170. P. 51–61.