

VESTIMENTIFERA – AUTOTROPHIC ANIMALS

V. V. MALAKHOV

Vestimentifera is a newly discovered class of the phylum Pogonophora. Vestimentifera lack of the gut and mouth; a specific organ, trophosome, contains intracellular symbiotic bacteria. Bacteria oxidize hydrogen sulphide and use the energy obtained for the synthesis of organic compounds. So, Vestimentiferas are the autotrophic members of biocenosis.

Вестиментиферы – недавно открытый класс типа погонофор. Вестиментиферы характеризуются отсутствием кишечника и рта, имеют специфический орган – трофосому, содержащую внутриклеточные симбиотические бактерии. Бактерии окисляют сероводород и используют полученную энергию для синтеза органических веществ. Таким образом, вестиментиферы оказываются автотрофными членами биоценоза.

© Малахов В.В., 1997

ВЕСТИМЕНТИФЕРЫ – АВТОТРОФНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

В. В. МАЛАХОВ

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Среди зоологических открытий последних лет особое место занимают находка и описание строения и физиологии новой группы морских беспозвоночных – вестиментифер. Вестиментиферы – это класс, входящий в состав типа погонофор. Первые представители погонофор – нитевидные морские черви со щупальцами, обитающие в тонких (толщиной в несколько десятых долей миллиметра) и длинных (несколько десятков сантиметров) трубках, были найдены при глубоководных тралениях в Индийском океане еще в 1914 году. В то время эта находка не вызвала интереса, поскольку первые представители погонофор были описаны просто как новый род давно известных и обычных морских кольчатых червей – полихет. В последующие годы по мере находок новых представителей этой группы систематический ранг погонофор повышался – сначала до отдельного семейства, отряда, а потом и класса, который получил название Pogonophora (от rogonos – борода и phoros – нести). В 1944 году российский зоолог В.Н. Беклемишев, проанализировавший организацию этих своеобразных организмов, предложил рассматривать их как самостоятельный тип животного царства с единственным классом, который назывался так же, как тип, – Pogonophora.

Подробное исследование организации погонофор предпринял А.В. Иванов, который описал десятки видов погонофор и подробно изучил их внутреннее строение. Конечно, выделение нового типа в середине XX столетия – крупное событие в зоологии, поэтому в 60-е годы о них много писали в научной и научно-популярной литературе. Правда, так и осталось неясной одна из загадочных черт организации погонофор – полное отсутствие у них органов пищеварения (рта, ануса, кишечника). В связи с этим высказывались различные точки зрения на механизм питания погонофор. Одни авторы предполагали, что погонофоры питаются за счет поглощения из внешней среды растворенных органических веществ (аминокислот, сахаров), которые в ничтожных концентрациях присутствуют в морской воде. Такая точка зрения предполагала крайне низкий уровень обмена веществ погонофор, их медленный рост и необычайно большую продолжительность жизни (до нескольких десятков тысяч лет). Другие исследователи считали, что погонофоры обладают наружным пищеварением, которое они осуществляют в полости, образованной собранными в бокал щупальцами (или внутри полости,

образованной свернутым в спираль единственным щупальцем). Ни одно из этих предположений не было доказано, и тайна питания погонофор не была раскрыта до начала 80-х годов. Последняя из упомянутых гипотез о механизме питания погонофор до сих пор приводится в российских учебниках зоологии для высшей школы.

Новый этап в изучении погонофор начался со второй половины 70-х годов, когда в рифтовых зонах океана были найдены представители новой группы погонофор – вестиментиферы. Рифтовые зоны – это система трещин, возникших в участках стыка литосферных плит, из которых состоит верхняя мантия Земли. В таких местах сквозь толщу океанической коры просачиваются горячие газы, нагревающие воду до температуры 300–400°C (при высоком давлении на больших глубинах вода не кипит даже при температуре в несколько сот градусов). В этой воде растворено много сероводорода и сульфидов металлов (железа, цинка, никеля, меди), которые окрашивают ее в черный цвет. Концентрации металлов в горячей воде “черных курильщиков” (так их называют из-за мощных потоков горячего сульфидного раствора, напоминающих клубы черного дыма) превышают таковые в обычной морской воде в 100 млн раз. Струи этого горячего раствора смешиваются с холодной водой придонных слоев океана, охлаждаются, сульфиды выпадают в осадок и формируют особые конические постройки высотой несколько десятков метров (рис. 1).

Само собой разумеется, что подобные районы всегда были интересны для геологов, так как позволяли воочию наблюдать, как формировались ценнейшие сульфидные руды. Целенаправленные исследования таких гидротермальных оазисов стали проводить только после создания специальных глубоководных управляемых аппаратов – миниатюрных подводных лодок с небольшим экипажем исследователей, способных погружаться на глубины в несколько тысяч метров и собирать образцы грунта с помощью механических манипуляторов.

Чего не ожидали исследователи, так это наличия в рифтовых зонах богатой фауны. На больших глубинах океана, куда никогда не проникает солнечный свет и где вся фауна питается остатками отмерших организмов, падающих из богатых жизнью верхних слоев воды, численность и биомасса животных очень малы. Рифтовые зоны с их горячими вулканическими газами, содержащими большие концентрации сероводорода, тяжелых металлов и других ядовитых для большинства организмов соединений, казалось, должны быть долинами смерти среди и так не слишком богатых жизнью морских глубин. Однако первые же фотографии, сделанные исследователями через иллюминаторы подводных аппаратов, показали обилие живых существ в составе этих гидротермальных сообществ.



Рис. 1. Подводный ландшафт гидротермального оазиса с черными курильщиками и поселениями вестиментифер и двустворчатых моллюсков

На снимках было видно, что склоны черных курильщиков почти до самых вершин покрыты толстым слоем бактерий (сплетения миллиардов бактериальных клеток образуют так называемые маты), способных выживать при температуре до 120°C. В отдалении от устья курильщиков, там, где температура опускается ниже 30°C, на уступах курильщиков были видны сплетения белых трубок гигантских (до 2,5 м) червей с ярко-алыми щупальцами, а в расщелинах сидели крупные (30–40 см) двустворчатые моллюски (см. рис. 1). В зарослях трубок ползали крабы, рядом плавали рыбы, попадались осьминоги – словом, жизнь кипела (рис. 2). Красота и богатство сообществ черных курильщиков, резко контрастирующие с бедным и однообразным населением ложа океана, так поразили исследователей, что некоторые из гидротермальных оазисов называются в научной литературе весьма поэтично: “райский сад”, “розовый сад” и т.п.

Первые фотографии подводного мира гидротермальных оазисов появились не в научных, а в научно-популярных журналах, и подписи под ними гласили: “Гигантские глубоководные кольчатые черви”. Автор этих строк был свидетелем того, как номер американского журнала “Нэшнл джиографик” с первой публикацией о гидротермальной фауне оказался в руках А.В. Иванова. Посмотрев на цветные фотографии белых трубок с красными щупальцами и прочитав подписи, А.В. Иванов уверенно сказал: “Я думаю, что это не кольчатые черви, а погонофоры”. Так и оказалось – трубки и торчащие из них

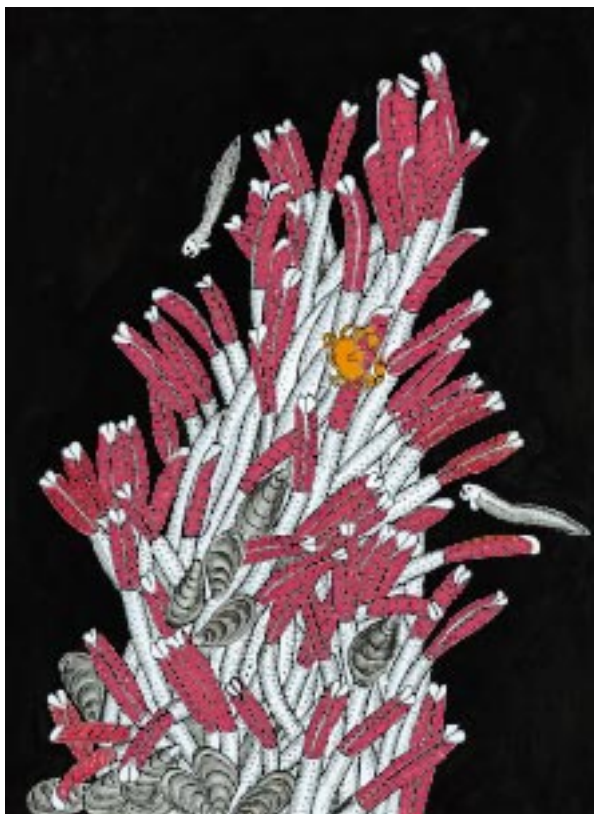


Рис. 2. Поселение гигантской вестиментиферы Рифтии (белые трубки с красными султанами щупалец), в которых обитают двустворчатые моллюски Батимодиолусы, крабы Битогрэя, рядом видны рыбы Термарцес

щупальца принадлежали представителям особого класса – вестиментиферам, который был включен в тип погонофор. Таким образом в составе типа Pogonophora оказались два класса: собственно погонофоры и вестиментиферы.

Первый представитель гигантских вестиментифер из рифтовых зон Мирового океана – Рифтия (*Riftia pachyptila*) был описан в 1981 году американским зоологом М. Джонсом. К настоящему времени известно около 15 видов этих животных. На протяжении 80–90-х годов рифтовые зоны стали объектом исследований научных учреждений разных стран, в том числе и Института океанологии Российской Академии наук. Подводные аппараты Института океанологии РАН “Пайсис” и “Мир” собрали богатые коллекции вестиментифер и других представителей фауны рифтовых зон. Эти коллекции позволили автору этих строк вместе с коллегами выполнить серию работ по анатомии и развитию вестиментифер, результаты которых частично использованы и в настоящей статье.

СТРОЕНИЕ И ПИТАНИЕ ВЕСТИМЕНТИФЕР

Несмотря на то что вестиментиферы в гидротермальных оазисах были открыты около 20 лет назад, о них все еще не упоминается ни в одном российском учебнике или руководстве. Да и в иностранных сводках строение вестиментифер рассматривается очень кратко. Вестиментиферы – крупные организмы, длина которых варьирует от 5–7 см до 2,5 м. Тело вестиментифер заключено в трубку, материалом которой (состоящий из белка и хитина) выделяется специальными кожными железами. Трубка открыта только с одного конца, а другим прикрепляется к субстрату. Обычно трубки вестиментифер образуют сплетения, состоящие из многих сотен или даже тысяч особей, в которых находят приют множество других представителей фауны гидротермальных оазисов (см. рис. 2). Из переднего конца трубки торчит ярко-красный щупальцевый отдел, который при малейшем беспокойстве стремительно вытягивается внутрь. Щупальца расположены в несколько десятков ярусов и поддерживаются двумя опорными лопастями, несущими на переднем конце хитиновые крышечки, которыми вестиментиферы могут плотно затыкать вход в трубку (рис. 3).

Следующий отдел тела имеет боковые выросты – так называемые вестиментальные крылья, загибающиеся на спинную сторону. Название этих органов (от лат. *vestimentum* – одежда) было положено в основу названия класса *Vestimentifera*. В вестиментальном отделе располагаются сердце, почки и мозг, от которого вперед отходят нервы к щупальцам, а назад – парные брюшные нервные стволы, окаймляющие брюшное ресничное поле, хорошо заметное с поверхности (рис. 3, б). На заднем конце вестиментального отдела два брюшных нервных ствола объединяются в один. У вестиментифер имеются гигантские аксоны, диаметр которых достигает 60–100 мкм. Два таких аксона выходят из мозга, огибают брюшное ресничное поле и сливаются в один, идущий до заднего конца тела. Гигантские аксоны служат для быстрого проведения нервного импульса от мозга к продольной мускулатуре, за счет сокращения которой животное вытягивается в трубку. Они характерны для многих беспозвоночных, обитающих в трубках и нуждающихся в специальном механизме, обеспечивающем быстрое вытягивание в трубку при опасности (гигантские аксоны есть также у кальмаров, где они проводят нервный импульс к мускулатуре, обеспечивающей реакцию бегства за счет резкого выталкивания воды из мантийной полости).

Самый длинный отдел тела – туловище. Он содержит массивный орган – трофосому, состоящую из крупных клеток и богато снабженную кровеносными сосудами (рис. 3, г). В этом отделе у вестиментифер располагаются половые железы. Задний конец тела вестиментифер состоит из множества коротких сегментов с поясками щетинок на каждом

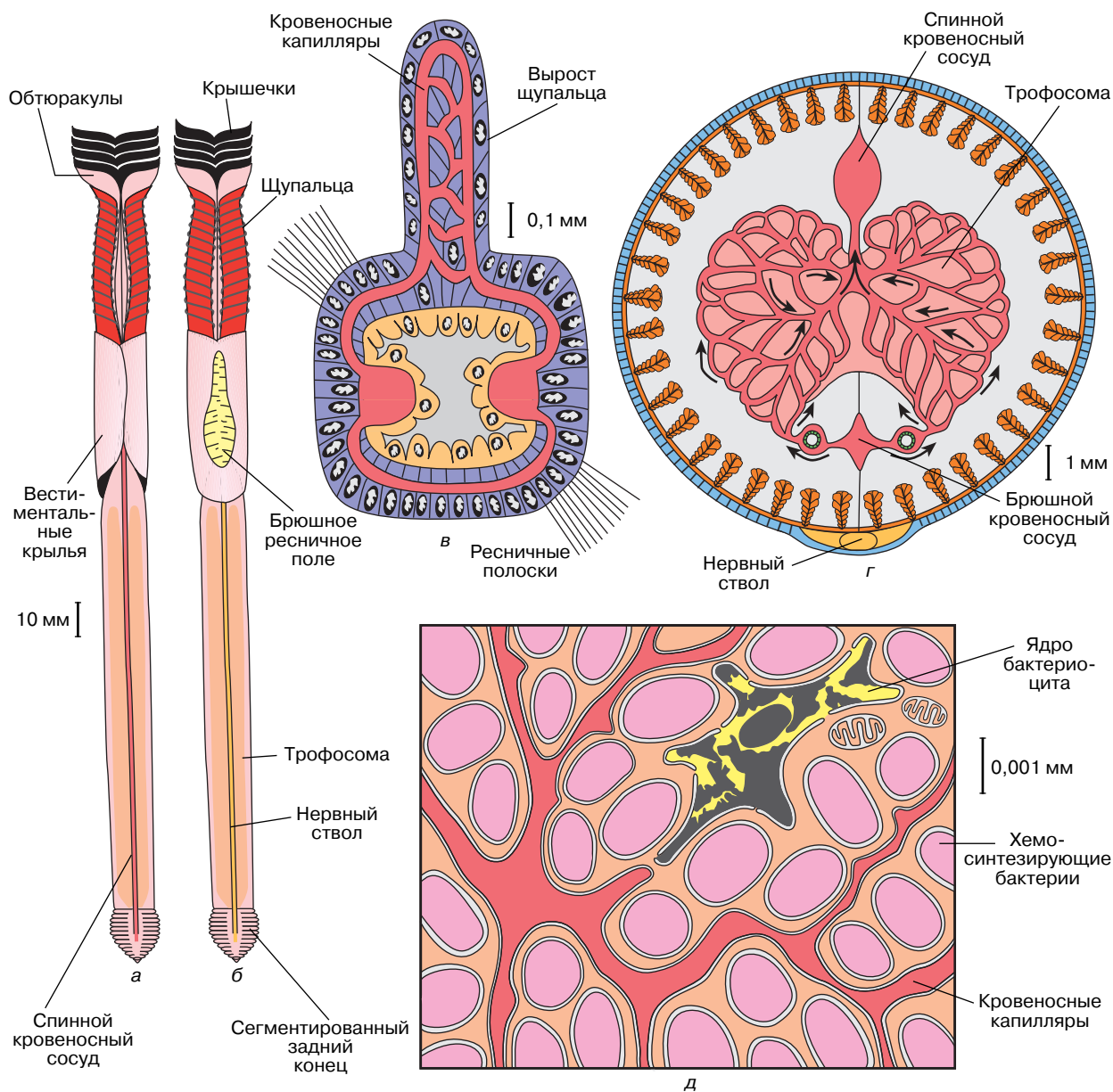


Рис. 3. Строение вестиментифер: а – внешний вид вестиментиферы Риджейа (*Ridgeia*) со спинной стороны; б – то же, вид с брюшной стороны; в – поперечный срез щупальца; г – поперечный срез через туловищный отдел, стрелки показывают направление движения крови; д – часть клетки-бактериоцита с пронизывающими ее кровеносными капиллярами

из них. За счет этих щетинок вестиментиферы закориваются в трубке.

У вестиментифер (так же как у погонофор) во взрослом состоянии нет рта и кишечника. Электронно-микроскопические исследования показали, что крупные клетки трофосомы содержат множество вакуолей с бактериями (рис. 3, д). Бактерии вестиментифер, обитающих в районах горячих источников, принадлежат к группе сероводородокис-

ляющих бактерий. Они окисляют сероводород до серы и полученную при этом энергию используют для фиксации углекислоты и синтеза органических веществ. Этот процесс носит название хемосинтеза и характерен для многих видов свободноживущих бактерий, обитающих там, где в окружающей среде много сероводорода и достаточно кислорода.

В гидротермальных оазисах сероводород поступает из черных курильщиков, а кислород – за счет

подсоса холодной и богатой кислородом глубинной воды, окружающей зоны гидротермальных источников. Как же сероводород и кислород достигают бактерий, обитающих в трофосоме в глубине тела? Как оказалось, оба вещества транспортируются кровеносной системой вестиментифер. Сложная кровеносная система вестиментифер содержит две системы капилляров: одну в щупальцах (рис. 3, в), а другую в трофосоме (рис. 3, г). Сеть капилляров кровеносной системы проникает непосредственно внутрь клеток трофосомы и при этом так густа, что любую бактерию от ближайшего капилляра отделяет не более двух других бактерий (рис. 3, д). Гемоглобин вестиментифер соединяется и с кислородом и с сероводородом, при этом сероводород обратимо связывается с белковой частью молекулы, а кислород — с гемом.

Бактерии, защищенные внутри организма хозяина от неблагоприятных воздействий, получают от него сероводород и кислород. За счет переваривания части бактерий хозяин получает органические вещества, которые служат единственным источником питания вестиментифер. Таким образом, сожительство хемосинтезирующих бактерий и вестиментифер является взаимовыгодным симбиозом.

Открытие симбиотрофного (обеспечиваемого симбионтами) питания у вестиментифер натолкнуло исследователей на мысль, что таким же способом могут питаться и типичные погонофоры, известные задолго до открытия гидротермальных оазисов. В их организме имеется загадочный орган — замкнутый с обоих концов срединный канал. В клетках этого органа были найдены бактерии, что позволило считать срединный канал гомологом трофосомы. Правда, бактерии, найденные у погонофор, принадлежат к другой группе прокариотных организмов — это метаноокисляющие бактерии. Они окисляют метан и за счет полученной энергии синтезируют органические вещества.

Откуда же берется метан в толще грунта? Оказывается, что в таких высоких концентрациях (около 1 мл на 1 дм³ грунта), при которых бактерии способны не только существовать, но еще и кормить хозяина, метан может появиться прежде всего в результате просачиваний из подводных месторождений нефти и газа. Поэтому места обитания погонофор перспективны для поисков подводных залежей этих ценнейших ископаемых. Интересно, что те районы, в которых обитают немногие относительно мелководные виды погонофор (Северное море, прибрежные районы вблизи о-ва Сахалин, Баренцево море), — это как раз районы, в которых уже ведется добыча нефти и газа или известны их запасы.

Большинство представителей класса погонофор — обитатели больших глубин Мирового океана, где пока нефть и газ не добывают и даже не ищут. Современные технологии пока не рассчитаны на добычу полезных ископаемых с больших глубин, но

недалеко то время, когда мелководные месторождения истощатся. Вот тогда погонофоры и укажут нам, где нужно искать нефть и газ на больших глубинах.

РАЗВИТИЕ ВЕСТИМЕНТИФЕР И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СИМБИОЗА С ХЕМОСИНТЕЗИРУЮЩИМИ БАКТЕРИЯМИ

Исследования яйцеклеток вестиментифер показали, что бактерий в них нет и, следовательно, бактериальные симбионты от матери к потомству не передаются. Откуда же берутся бактерии, живущие в клетках трофосомы вестиментифер? Ответ на этот вопрос удалось получить в результате изучения личиночного развития вестиментифер. Оказалось, что личинки вестиментифер имеют нормально развитый рот и кишечник (рис. 4). В течение нескольких суток они плавают в толще воды с помощью венчика ресничек (рис. 4, а), затем опускаются на субстрат и ползают по поверхности грунта (рис. 4, б). Они заглатывают хемосинтезирующих бактерий из внешней среды, заражаются ими, после чего рот и анус у молодых вестиментифер редуцируются, а кишечник превращается в орган бактериального питания — трофосому.

В одном гидротермальном оазисе обычно обнаруживается несколько видов вестиментифер. Анализ рибосомальных РНК симбионтов вестиментифер, обитающих в одном из хорошо исследованных гидротермальных оазисов, показывает, что внутри всех видов обитает один и тот же вид бактерий. Этот вид обнаруживается и во внешней среде среди других 200 видов хемосинтезирующих бактерий. Пока неясно, различаются ли виды бактерий, способные вступать в симбиоз в разных гидротермальных оазисах.

Недавние исследования показали, что личинки типичных погонофор тоже имеют нормальный рот и кишечник и заражаются симбионтами (метаноокисляющими бактериями) из внешней среды. Любопытно, что трофосома погонофор сохраняет просвет (недаром же ее раньше называли срединным каналом) и больше похожа на кишечник, чем сильно видоизмененная трофосома вестиментифер.

Личиночное развитие вестиментифер и погонофор, вероятно, рекапитулирует (то есть повторяет в сокращенной форме) определенные этапы филогенеза этих животных. Можно предположить, что предки погонофор и вестиментифер сначала просто питались бактериями (как это делают сейчас многие донные беспозвоночные), а затем некоторые виды бактерий, проникнув в цитоплазму клеток кишечника, превратились в симбионтов.

СООБЩЕСТВО ГИДРОТЕРМАЛЬНЫХ ОАЗИСОВ

Органическое вещество в обычных сообществах происходит за счет процесса фотосинтеза и далее мигрирует по пищевым цепям, пока не подвергнется распаду в организмах животных, грибов

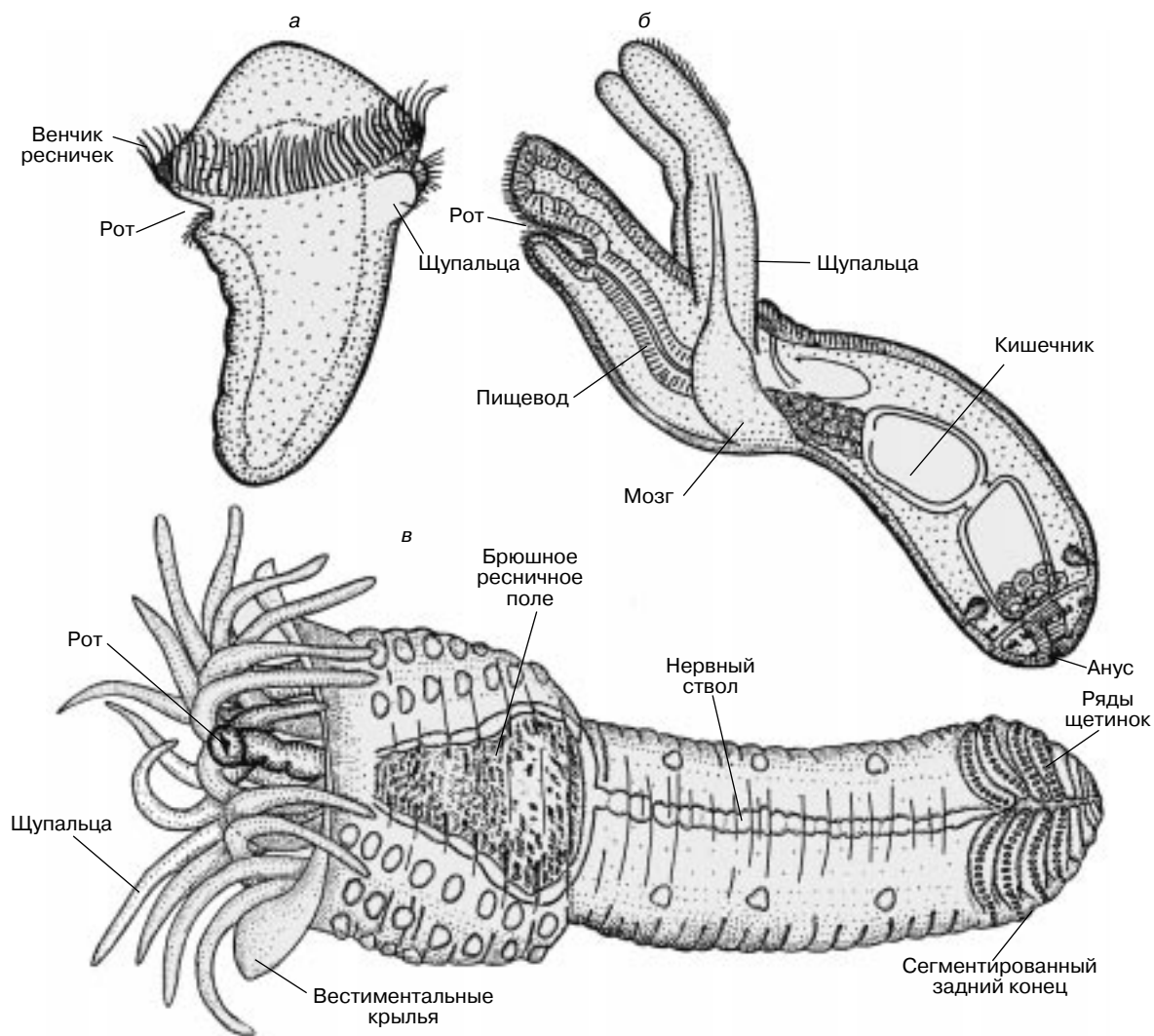


Рис. 4. Стадии развития вестиментиферы Ридджей: *а* – плавающая в толще воды личинка с венчиком ресничек; *б* – ползающая по дну молодая особь, еще не выделившая трубку; *в* – особь более старшего возраста, извлеченная из трубки

и гетеротрофных бактерий. Органическое вещество в большинстве глубоководных сообществ также имеет фотосинтетическое происхождение. Когда-то оно было произведено планктонными водорослями в поверхностном слое воды толщиной 50–100 м. Эти водоросли были съедены планктонными ракообразными, которые стали пищей планктоядным рыбам, а те, в свою очередь, – жертвами хищных рыб, кальмаров и зубатых китов. Не полностью разложившиеся остатки организмов, погибших в верхних слоях воды, опускаются в глубины океана и становятся пищей для немногочисленного донного населения. Разумеется, до дна доходит лишь ничтожная доля органического вещества, произведенного в верхних слоях воды: ведь пока трупик рачка или мертвое тело крупной акулы пройдут свой по-

следний путь длиной от 3 до 6 км по вертикали (а над океанскими впадинами этот путь удлинится до 11 км), он может быть несколько раз съеден разнообразными организмами, населяющими толщу воды (не говоря уже о бактериях, которые на всем пути продолжают свою разрушительную работу). Вот почему биомасса донных организмов на больших глубинах океана составляет всего 0,1–0,2 г на 1 м².

В сообществах черных курильщиков источник органического вещества другой – это хемосинтезирующие бактерии. Они взвешены в толще воды, образуют бактериальные маты на склонах курильщиков и живут как симбионты внутри вестиментифер и некоторых других организмов. Все остальное население гидротермальных оазисов питается за счет этих бактерий. Громадная хемосинтетическая

продукция обеспечивает биомассу гидротермальных сообществ, в десятки тысяч раз превышающую таковую на соседних участках морского дна. При этом вестиментиферы (вместе с населяющими их бактериями) выступают как автотрофные члены сообщества. Таким образом, справедливо назвать вестиментифер “автотрофными животными”.

Любопытно, что как бы далеко ни ушло органическое вещество по пищевой цепи, в большинстве случаев мы можем определить, имеет оно фото- или хемосинтетическое происхождение. Известно, что соотношение изотопов углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, включаемого в органическое вещество в процессе фото- и хемосинтеза, существенно различается. Поэтому, взяв на анализ кусочек глубоководной голотурии (собранной на глубине 6 км вдали от гидротермальных оазисов), можно определить, что в основе пищевой цепи, в которую включена эта голотурия, находятся планктонные водоросли, живущие в верхних слоях воды. А если взять кусочек ткани краба, живущего на трубках вестиментифер и отщипывающего кусочки их щупалец, то соотношение изотопов углерода в его теле будет типичным для хемосинтеза.

Среди нескольких сот видов, известных из гидротермальных оазисов, есть и другие животные, культивирующие внутри своего организма хемосинтезирующих бактерий. Это, например, виды двустворчатых моллюсков из родов Калиптогена (*Calyplogena*) и Батимодиолюс (*Bathymodiolus*) (рис. 5, 1, 2). Калиптогены – крупные (около 25–30 см) моллюски с белой раковиной, обычно поселяющиеся в расщелинах и являющиеся не менее характерным компонентом гидротермальных сообществ, чем вестиментиферы. Они имеют кишечник, но он сильно уменьшен в размерах и не содержит пищи. Один из основных органов, которым пользуются двустворчатые моллюски для добычи пищи, – ротовые лопасти у этих моллюсков сильно уменьшены и не функционируют. Зато в клетках жаберного эпителия Калиптогены обнаружены бактерии, что заставляет предполагать питание этих моллюсков за счет прокариотных симбионтов, тем более что биохимический анализ подтверждает наличие ферментов, обеспечивающих фиксацию CO_2 .

У Батимодиолюсов, достигающих размеров 20 см, в жабрах также обитают бактерии и имеются ферменты для фиксации CO_2 . Однако пищеварительный тракт и ротовые лопасти этого моллюска развиты нормально, а в кишечнике обнаружены остатки пищи – комки бактерий и раковинки простейших. По-видимому, Батимодиолюсы могут питаться различными способами: отфильтровывая пищу из толщи воды (как это делают нормальные двустворчатые моллюски) и за счет симбионтов. Способность к обычному питанию позволяет Батимодиолюсам жить как вблизи черных курильщиков, так и на значительном удалении от струй богатой сероводородом воды.

Одними из наиболее характерных членов биоценоза черных курильщиков являются Помпейские черви (*Alvinella pompejana*) (рис. 5, 3). Эти животные, принадлежащие к классу многощетинковых червей – полихет, получили свое латинское название в память о засыпанных горячим вулканическим пеплом Помпеях. Скопления трубок этих животных располагаются в зоне высоких температур (40–50°C) и непрерывно посыпаются дождем из мелких частиц серы, выбрасываемых курильщиками. Яркое тело самого червя достигает в длину 20 см и содержит около 150 сегментов (рис. 5, 3). Помпейские черви имеют нормально развитый кишечник и лишены внутриклеточных симбионтов. Зато поверхность тела у них покрыта слоем хемосинтезирующих бактерий. Учитывая, что покровы Помпейских червей обладают специальными приспособлениями для удержания бактерий, можно предполагать, что и в этом случае хозяин извлекает какую-то пользу от живущих снаружи симбионтов. Действительно, согласно проведенным измерениям, бактерии выделяют часть органических веществ во внешнюю среду, то есть в пространство между трубкой и телом червя. В то же время опыты с мечеными изотопами низкомолекулярными веществами показали, что Помпейские черви обладают способностью всасывать эти вещества через покровы тела. Вероятно, Помпейские черви питаются как за счет отфильтровывания бактерий из придонных слоев воды и переваривания их в кишечнике, так и за счет всасывания низкомолекулярных веществ, выделяемых поверхностными симбиотическими бактериями.

Вестиментиферы служат пищей многим живым организмам. На поселениях вестиментифер живут крабы Битогрэи (*Bythograea*), принадлежащие к особому, ранее неизвестному надсемейству (рис. 5, 6). Они питаются откусывая выставленные из трубок щупальца вестиментифер. Между крабами и вестиментиферами идет соревнование в проворности: краб должен ухватить щупальца быстрее, чем вестиментифера успеет втянуть их в трубку и заткнуть вход в нее крышечками. Краб не убивает вестиментифер, а откусенные щупальца быстро восстанавливаются. Поэтому крабы просто пасутся на зарослях вестиментифер, не уничтожая их полностью, так же, как это делают копытные, питающиеся травами на естественных пастбищах в степи или обгрызающие ветви деревьев в саванне. Другой краб – Цианогрэя (*Suaenograea*) живет на поселениях Помпейских червей. В его кишечнике обнаружены остатки Помпейских червей.

Внутри раковин двустворчатого моллюска Батимодиолюс обитают мелкие многощетинковые черви Бранхиполиное (*Branchiopolynoe*), питающиеся отфильтрованными моллюском пищевыми частицами, но иногда откусывающие и кусочки жабр хозяина, занимая, таким образом, промежуточное положение между безвредным сожителем-комменсалом и паразитом (рис. 5, 4).

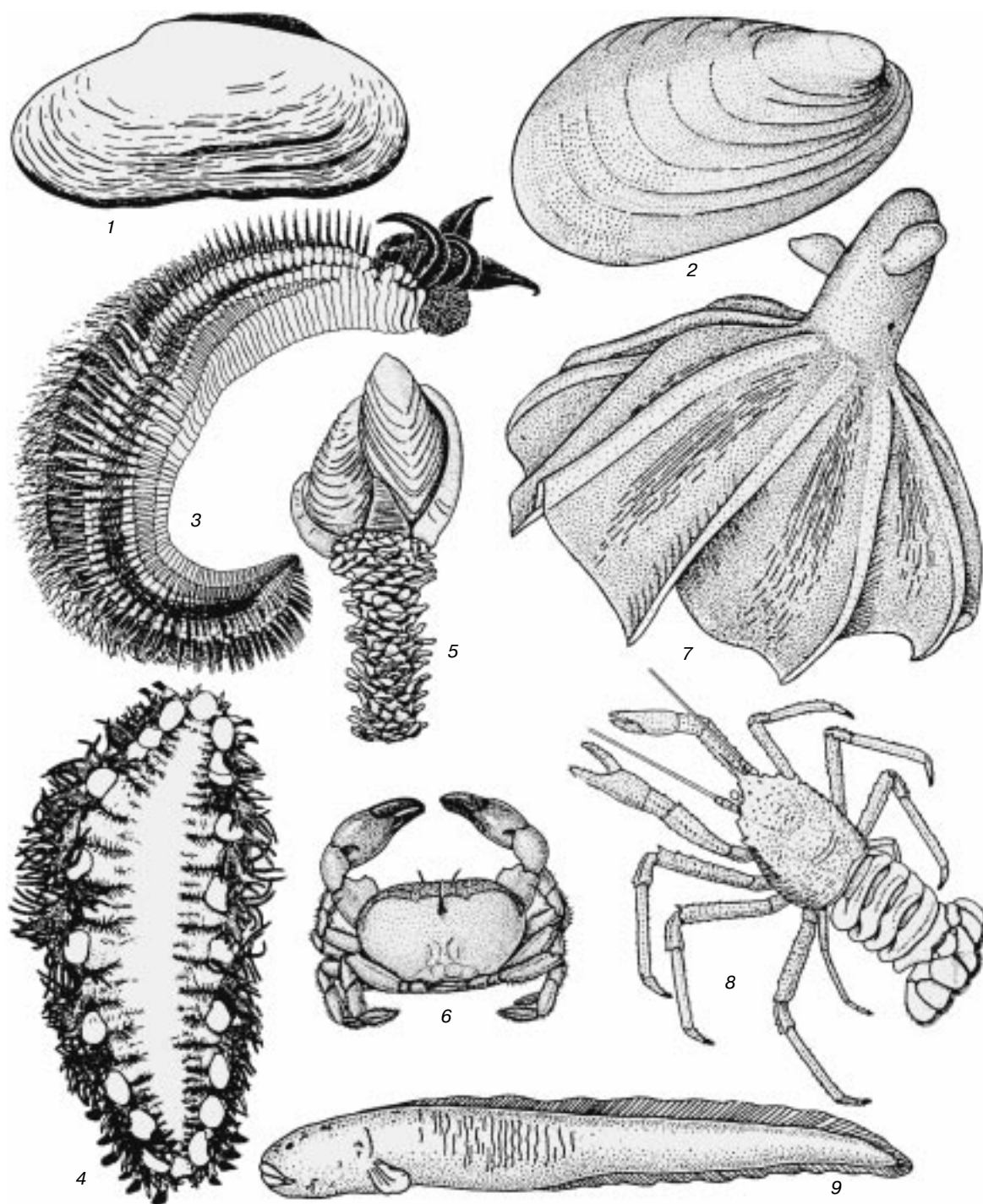


Рис. 5. Некоторые представители фауны гидротермальных оазисов: 1 – двустворчатый моллюск Калиптогена, 2 – двустворчатый моллюск Батимодиолюс, 3 – Помпейский червь, 4 – многощетинковый червь Бранхиполиное, 5 – усоногий рак Неолепас, 6 – краб Битогрэя, 7 – ушастый осьминог Гримпотейтис, 8 – десятиногий рак Мунидопис, 9 – рыба Термарцес

Некоторые организмы питаются в пределах гидротермальных оазисов, но могут встречаться и за их пределами. Так, рыба из семейства бельдюговых Термарцес (*Thermaxys*) (рис. 5, 9) питается Пом-

пейскими червями, мелкими крабами и брюхоногими моллюсками внутри оазиса, но может уплывать на расстояние до 1 км от его границ и, вероятно, способна перемещаться из одного оазиса

в другой. Ушастые осьминоги Гримпотейтис (*Grimpotheutis*) – хищники, встречающиеся как внутри оазисов, так и далеко от них над просторами пустынного океанского дна (рис. 5, 7).

Десятиногие раки Мунидопсисы (*Munidopsis*) (рис. 5, 8) принадлежат к хорошо известным обитателям морских глубин, хотя плотность их обычно очень мала (одна особь на сотни квадратных метров). По мере приближения к гидротермальным оазисам плотность Мунидопсисов возрастает и достигает на периферии оазиса 10 особей на квадратный метр. Вероятно, Мунидопсисы питаются различными организмами, обитающими в гидротермальных оазисах и затем разбредаются по соседним участкам морского дна. За счет таких форм, как Мунидопсисы, а также упомянутых выше рыб Термарцес, осьминогов Гримпотейтис и других подвижных животных органическое вещество, произведенное в гидротермальных оазисах, мигрирует в окружающие их сообщества океанского дна.

В гидротермальных оазисах были найдены представители некоторых групп животных, считавшихся вымершими более сотни миллионов лет назад. Такие формы обычно называют “живыми ископаемыми”. К их числу принадлежат сидячие усоногие ракообразные из рода Неолепас (*Neolepas*) (рис. 5, 5). Усоногие часто встречаются на малых глубинах Мирового океана (к ним принадлежат, например, морские желуди и морские уточки, поселяющиеся на камнях, сваях и днищах судов). Они питаются отфильтровывая из морской воды мелкие пищевые частицы (обычно это клетки планктонных водорослей). Неолепасы питаются точно так же: они отфильтровывают из толщи воды сгустки хемосинтезирующих бактерий. Интерес к роду Неолепас связан с тем, что его представители характеризуются особенностями строения, которые не встречаются среди современных усоногих раков. Зато Неолепасы удивительно напоминают ископаемых усоногих, обитавших на мелководьях морей 230–130 млн лет назад и считавшихся вымершими. Вероятно, гидротермальные оазисы стали убежищами для этих архаичных форм, не сумевших выдержать на мелководьях конкуренцию с более молодыми видами.

Живые ископаемые в фауне гидротермальных оазисов найдены также среди представителей брюхоногих и двустворчатых моллюсков. Так, маленький брюхоногий моллюск с колпачковидной раковиной

виной Неомфалюс (*Neomphalus*) принадлежит к группе, считавшейся вымершей около 200 млн лет назад. Мелкий двустворчатый моллюск – карликовый гребешок Батипектен (*Bathypecten*) представляет собой промежуточную форму между двумя семействами гребешков, разделившимися более 230 млн лет назад.

Что касается вестиментифер, то после открытия их в гидротермальных оазисах геологи нашли объяснения находкам окаменевших трубок, которые встречаются в полиметаллических рудах. Трубки вестиментифер известны в залежах цинковых, медных и серебряных руд, образовавшихся в раннем каменноугольном периоде, то есть около 350 млн лет назад. Таким образом, вестиментиферы также принадлежат к древнейшим представителям фауны гидротермальных оазисов.

Автор приносит благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований, финансировавшему его исследования вестиментифер.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. *Иванов А.В.* Погонофоры // Фауна СССР. Нов. сер. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. № 75
2. *Лобье Л.* Оазисы на дне океана. Л.: Гидрометеиздат, 1990.
3. *Галкин С.В.* Донная фауна гидротермали бассейна Манус // Океанология. 1992. Т. 32. С. 32–48.
4. *Малахов В.В., Попеляев И.С., Галкин С.В.* Микроскопическая анатомия вестиментиферы *Ridgeia phaeophiale*. Сообщения 1–5 // Биология моря. 1996. Т. 22, № 2/6.
5. *Gardiner S.L., Jones M.L.* Vestimentifera // *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. N.Y.: Wiley-Liss., Inc., 1993. Vol. 12. P. 371–460.

* * *

Владимир Васильевич Малахов, доктор биологических наук, профессор Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Область научных интересов: строение и развитие морских беспозвоночных, проблемы системы и филогении животного царства. Автор 170 научных работ, в том числе семи монографий.