

Хемобиос океанских глубин

Г. Виноградов



Георгий Виноградов, 6-й выпуск биокласса (Лучшие), школа № 57 (1982 г.), закончил кафедру зоологии беспозвоночных Биофака МГУ (1987 г.), к.б.н., старший научный сотрудник в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, egor@ocean.ru

От автора

Сначала были звери. Странные, непонятные, таинственные в своих банках. Большие. И я прекрасно знал, что такое биология моря. Залитый парафином лоток, на котором булавками расправлен, расколот Некто, и рядом — матовый отблеск на черном эбонитовом боку бинокля. Запах спирта и формалина. Холодный серый ил в куту трала, сквозь который смутно проступают розовые звезды, и заледеневшие пальцы ощущают их шероховатость и вес... Вместо звезд появились рачки. Смешные, головастые рачки из планктонных амфипод-гипериид. Тонкие стекла препаратов. Неловкие препаровальные иглы в световом кружке микроскопа. Ноги, ноги, ноги, щетинки, пузырьки. Формалинная вонь, ошалевшие, усталые глаза. И заветные буквы «sp. n.» у впервые звучащих имен.

Рачки прятались в каше. В розовой каше, слипшейся, отцеженной, вывалившейся из стакана планктонной сетки. Мелкие, неощутимые твари. Планктон. Не образ — слово. И это слово вдруг развернулось веером, сонмом очаровательных существ, прозрачно светящихся в лучах прожекторов в иллюминаторе подводного аппарата.

И биология моря обернулась потоком этих существ, неспешно скользящих, то реже, то гуще, оседающих на границах вод... и превращающихся в зубчатые диаграммы графиков, в кривые вертикального распределения, и уже эти кривые оказывались впереди, а звери отступали в темноту, становились бледными тенями позади кривых, становились символами, знаками в счетной рамке.

Зато у кривых появился характер, они выгибались, как пляшущие змеи, и узор их танца

являл картины слишком большие, чтоб глаз мог увидеть их так. Падения и взлеты биомассы складывались в нескончаемый дождь погибших тварей, занесенных в убийственно-теплые воды Гольфстрима столкнувшимся с ним Лабрадором, и в стаи красных креветок, жиреющих на этом дожде. Большая и малая продукция наверху, северный перенос вод, отравленные струи гидротермальных плюмов, глобальные круговороты течений и танец жизни вокруг них.

И Океан оказался вихрем, клубком потоков энергии и вещества, лентами скользящих вдоль материков, замкнутых в кольца круговоротов, низвергающихся в бездну и отражающихся от неожиданно близкого дна. И в этом вихре клубящихся потоков несутся маленькими огоньками, мелькают перед взглядом и уносятся прочь искорки организмов.

Вначале были звери...

В глубинах ночных океана,
Куда не дотянемся мы,
Из черного дна неустанно
Крутые восходят дымы...
А.Городницкий

An endless multitude of forms appear,
Some grim, some frail, some beautiful, some queer,
Each alien...
J.R.R. Tolkien

Введение: чем кормится Океан

Всем нам хорошо известна основная пищевая цепочка Земли: под воздействием солнечного света зеленые растения фотосинтезируют, создавая из углекислого газа и воды новое органическое вещество (и сбрасывая в атмосферу отходы этого производства — кислород), созданную растениями органику потребляют травоядные, травоядных ловят и едят хищники, а доедают всё животные, питающиеся падалью и навозом. Потом остатки вышеперечисленных разлагаются бактериями вновь до неорганических веществ, замыкая цикл. Конечно, дорогой скользящие по цепи потоки органики ветвятся и пересекаются, идут через тех или этих потребителей, возникают и исчезают дополнитель-



Рисунок 1. «Сухопутная» фотосинтетическая цепь.

ные звенья, и вместо простой и ясной трофической цепочки мы видим весьма запутанную трофическую сеть. Но это сейчас неважно, а важна вот эта самая базовая пищевая цепь, идущая от солнечного света и зеленых растений, назовем ее «фотосинтетической».

Эта базовая фотосинтетическая пищевая цепь существует в двух версиях: сухопутной и океанической. На привычной нам суше в ее начале стоят крупные многоклеточные растения, а все дальнейшие участники цепочки резвятся на той же самой лужайке, на которой эти растения выросли. Или рядом с ней.

Другое дело Океан. Во-первых, фотосинтетическая цепь начинается в нем с микроскопических одноклеточных планктонных водорослей (крупные прибрежные водоросли не в счет, в масштабах Океана их почти что не существует). А во-вторых, производители и большинство потребителей органики в Океане разнесены по разным «этажам». Необходимый для фотосинтеза солнечный свет проникает в воду очень неглубоко: метров на 200, не больше. Эта освещенная часть Океана называется фотической зоной. И только в этом 200-метровом слое и обитает

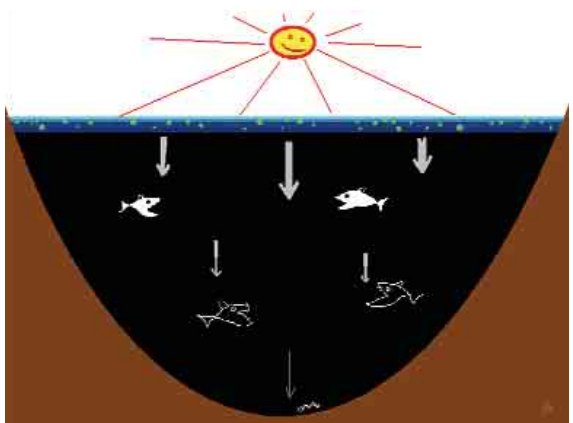


Рисунок 2. Океаническая фотосинтетическая цепь.

создающий новую органику фитопланктон. Во всей остальной многокилометровой толще воды его нет. Обитатели этих черных, лишенных света, глубин кормятся той органикой, что падает сверху, из фотического слоя. А там и своих едоков хватает! Опускаясь вниз все глубже и глубже, органическое вещество неоднократно перехватывается обитателями столба воды, пропускается через их тела, и количество его стремительно падает. Именно поэтому обычно океанское дно почти безжизненно, биомасса глубоководного бентоса обычно не превышает десятых долей грамма на квадратный метр. Даже термин такой есть: «глубоководная бентическая пустыня»¹.

Однако в 70-х годах XX века простая истина, что вся жизнь в Океане кормится за счет того органического вещества, которое создали в освещенном верхнем 200-м слое воды планктонные водоросли, перестала быть таковой.

Еще в 1887 г. русский микробиолог С.Н. Виноградский открыл бактериальный хемосинтез. Оказалось, что некоторые бактерии тоже умеют создавать новое органическое вещество из неорганического, но тратят на это энергию, получаемую не от солнечных лучей, а от химических реакций, при окислении аммиака, водорода, соединений серы, закисного железа и др. Интересно, конечно. Куда на выдумки природа таровата! Но где они есть, такие бактерии? В ржавых мочажинах на обочинах загнивших болот? В других подобных выморочных биотопах? Несерьезно. Нет, конечно, с теоретической точ-

¹По современным оценкам, годовая продукция первичного органического вещества в Океане, образующегося в результате процессов фотосинтеза, которая измеряется в гигатоннах (10⁹ тонн) органического углерода, составляет не менее 70–100 Гт C_{орг} (продукция суши – 50 Гт C_{орг}), из которых 90–95% дает фитопланктон и около 5% – донные водоросли – макро- и микрофиты. Из органического вещества, образующегося в зоне фотосинтеза, большая часть в ней же и минерализуется, и образовавшиеся неорганические компоненты вновь используются при создании продукции (так называемая продукция рециклинга). Ниже фотического слоя, на глубину более 200 м, в виде отмерших организмов, остатков пищи и мигрантов опускается, в зависимости от структуры сообществ, 10–25% созданного органического вещества, т.е. 6–15 Гт C_{орг}/год. В глубинных водах около 90% поступившей туда органики окисляется до минеральных солей и CO₂, которые в дальнейшем вновь выносятся в фотический слой, где служат основой для синтеза «новой продукции». До глубин в 3–4 км (на которые приходятся основные площади океанского дна) доходит примерно 1–2% той органики, которая опустилась глубже 200 м, т.е. около 0,1% общей величины первичной фотосинтетической продукции.

ки зрения существование хемосинтеза как альтернативного источника органики — принципиальнейшая вещь. Вероятно, в эпоху зарождения жизни на Земле он был крайне важен. Но в наши дни бактериальный хемосинтез — натуральнейшая экзотика, и в современных экосистемах Земли никакой реальной роли он не играет... Еще недавно в этом были уверены все. И были не правы.

Отступление в геологию

Здесь придется отвлечься. Если взглянуть на современные карты рельефа морского дна, то сразу можно увидеть, что в каждом океане лежит гигантский горный хребет, не похожий ни на что из того, что есть на суше. Такие хребты называются срединно-океаническими, потому что обычно они тянутся вдоль всего океана по его середине, и только в Тихом океане такой хребет прилегает к материкам Америк. Система срединно-океанических хребтов — это самая большая горная система Земли, ее общая протяженность превышает 60 тысяч километров. И вдоль всех этих хребтов, по центральной их части, проходит узкая продольная долина, именуемая рифтовой. Срединно-океанические хребты проходят на стыке гигантских литосферных плит, там, где близко к поверхности подходит раскаленная мантия Земли и рождается новая земная кора. Здесь, со скоростью от 1 (в Атлантике) и до 18 (в Тихом океане) сантиметров в год, расширяется Океан.

А с другой стороны, у берегов Океана, родившаяся когда-то давно, в незапамятные времена, океаническая земная кора подныривает под плавающие по мантии Земли глыбы материков, и вещество ее вновь уходит в земные недра. Именно такие места маркируют дуги глубоководных желобов и выстроившиеся вдоль них цепочки островов. Здесь плиты земной коры трутся одна об другую, и возникшее в них напряжение выплескивается землетрясениями. Не случайно районы желобов и островных дуг (включая те же Курильские острова и Японию) — одни из самых сейсмически активных районов Земли. Впрочем, это совсем другая история...

Во многих местах рифтовых долин срединно-океанических хребтов (а также в районах расхождения земной коры между материками и дугами островов, в так называемых зонах задугового спрединга, но в эти дебри мы не полезем), где магма подходит к поверхности особенно близко, поток тепла из глубин литосферы особенно высок. В таких местах базальты рифтовой долины, благо они молодые и раздвигающиеся,

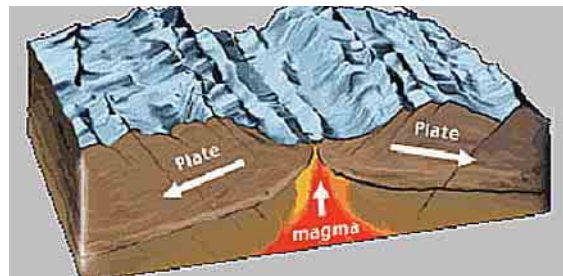


Рисунок 3. Схема движения литосферных плит в рифтовой долине на дне Океана.

достаточно трещиноваты, и по этим трещинам морская вода просачивается внутрь скал. Тепло близкой магмы разогревает ее до 300–400 °С, и она начинает со страшной силой растворять в себе разные вещества (соединения серы и тяжелых металлов) из окружающих пород: базальтов и серпентинитов. Превращение океанической воды в гидротермальный высокотемпературный раствор происходит постепенно, начинаясь еще тогда, когда вода опускается вниз. Потом этот перегретый раствор (не закипающий из-за чудовищного давления в сотни атмосфер: в море давление увеличивается на одну атмосферу на каждые 10 м глубины, а тут глубины многокилометровые) вырывается вверх и фонтанами бьет из дна. Смешиваясь с холодной (2–3 °С) придонной водой, он быстро остывает, и некоторые растворенные в нем вещества начинают выпадать обратно. Например, из растворенных сульфатов получаются мелкие кристаллики сульфидов, нерастворимых и черных. Мириады их взвешены в бьющей из дна струе, и эта струя начинает напоминать густой черный дым, очень похожий на дым от горящей резины. Сульфидный порошок оседает вниз, и из него, подобно сталагмитам в пещерах, начинают строиться растущие из дна черные башни, покрытые рыжим налетом сернистых охр. Такие башни с бьющими из них черными «дымами» известны сейчас под именем «черные курильщики». Если струя бьет в одной точке постоянно годами, то высота таких башен может достигать нескольких десятков метров, если струя мечется, то вместо высоких башен получаются удивительнейшие каменные леса.

Впрочем, иногда, из-за особенностей местных растворов, сульфиды не выпадают, и тогда бьющая вода остается прозрачной или чуть желтоватой, но ее мерцающие и клубящиеся потоки роскошно видны на фоне обычной придонной воды из-за разности их плотности и температуры. В паре к черным курильщикам такие источники получили название курильщиков белых. Практически всегда, раз уж циркуляционная система здесь работает, а трещин в базальтах

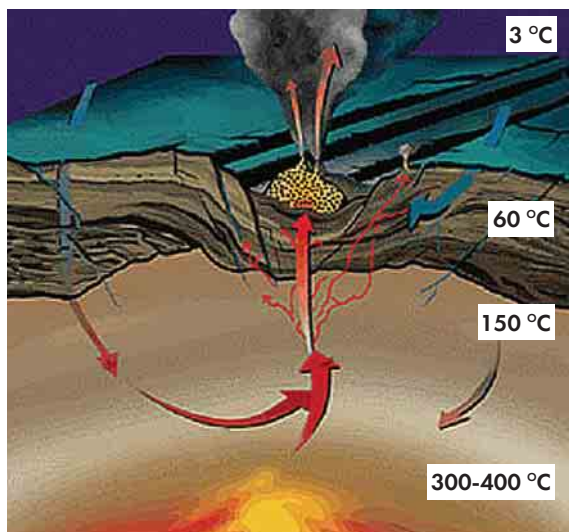


Рисунок 4. Циркуляция и разогрев воды под поверхностью рифтовой долины, на выходе имеем черный курильщик.

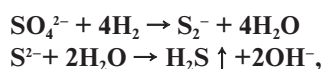
много, курильщики располагаются группами (сайтами), которые объединяются в гидротермальные поля. Размеры сайтов — десятки метров, типичные размеры полей — первые сотни метров.

Но вернемся к нашей биологии

В 1977 г. американские геологи затеяли изучать рифтовую зону у Галапагос, в точке 0°47' с.ш.; 86°10' з.д. В этом районе на дне, на глубине двух с половиной километров, фиксировались температурные аномалии: из глубин земной коры шло тепло. Здесь ожидалось интереснейшие геологические открытия. 17 февраля глубоководный обитаемый аппарат «Алвин» ушел вниз... Экипажу аппарата открылась фантастическая картина: в мерцающих струях теплой воды в углублениях дна, как булочки в корзине, десятками лежали огромные снежно-белые двусторчатые моллюски, гроздьями висели крупные коричневые мидии, стадами бродили белые раки и крабы, торчали трубки странных червей с красными султанами щупалец... И все это на глубине, где полагалось бы быть «бентической пустыне»! «Пять часов времени пребывания на дне мы провели в состоянии, близком к помешательству», — писали позже Дж. Корлисс и Дж. Эдмонд, участники первых погружений. Так люди впервые увидели фауну гидротерм, глубоководных «оазисов» на дне океана. Экспедиция была геологической, биологов в ней не было, не было фиксаторов, и поднятые образцы пришлось консервировать русской водкой, закупленной в Панамском канале для личных нужд исследова-

телей. Зато химики были, и они определили, что та самая мерцающая вода, в которой купались обитатели Райского сада (именно это название было присвоено открытому полю), сильно насыщена сероводородом (впрочем, это стало ясно, едва открыли батометры с пробами), другими соединениями серы и азота, водородом и метаном. (Скажем сразу, что метан гидротермальных растворов — идущий из недр Земли, а не продукт разложения былой жизни.) Причем всего этого там много: как мы знаем сейчас, концентрация того же сероводорода в гидротермальных флюидах составляет от 10 до 80 мМ/литр.

Конечно, вы уже все поняли: основу фантастических биомасс гидротермальных оазисов (до десятков килограммов животных на квадратный метр дна) составляют хемосинтезирующие бактерии, образующие новое органическое вещество (новую еду!) за счет окисления того химического букета, который выносит горячая вода. В зоне смешения идущей из курильщика струи (так называемого флюида) и окружающей морской воды создаются благоприятные условия для процесса так называемой водородной сульфатредукции, с участием термофильных (т.е. живущих в горячих водах) микроорганизмов, в том числе археобактерий (которые, по современным понятиям, и не бактерии вовсе, а еще одна группа микроорганизмов), восстанавливающих сульфат по реакции:



а потом в дело вступают настоящие бактерии, окисляющие H_2S , S , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, NO_2^- , Fe^{2+} , Mn^{2+} , а также водород и метан (строго говоря, метанотрофы — это не то же, что хемосинтетики, но не будем излишне занудствовать). И все они синтезируют органику, органику, органику... Конечно, на голодных глубинах на эту органику немедленно находятся потребители.

Сейчас с гидротермальных оазисов (найденных уже во всех океанах, числом более 100) описаны сотни видов животных: беспозвоночных и рыб, причем более 80% из них **никогда** не встречаются на «спокойном» дне и обитают **только** на гидротермах. Еще больше видов уже поймано, но все еще ожидает описания, и среди них уникалов не меньше. Это понятно: условия обитания на гидротермах более чем специфические. Ядовитый для дышащих кислородом животных сероводород, тяжелые металлы, температурные градиенты в десятки градусов. И необходимость как-то усваивать продукцию бактерий. Конечно, не все обитатели гидротерм питаются бактериальной органикой напрямую. Система устроена слож-

нее: имеется несколько (немного) *видов-эдификаторов*, определяющих «лицо» сообщества. Эдификаторы достигают огромной численности и живут именно бактериями. И имеется многочисленный шлейф из подьедал, хищников и трупоедов, существующий уже за счет видов-эдификаторов.

В разных океанах эдификаторы разные. На востоке Тихого океана это в первую очередь характерные только для этих мест «трубчатые черви» рифтии, *Riftia pachyptila*, достигающие полутора метров в длину, обладатели белых кожистых жилах трубок и красных щупалец. Рифтии и их более мелкие родичи риджеи, также обильные на гидротермах, относятся к вестиментиферам (обособленной группе погонофор). Первых, не гидротермальных (но, как теперь выяснилось, тоже живущих в местах со слабым сочением метана), погонофор нашли в начале XX века, в 1944 г. На основании сравнительно-анатомических данных их выделили в отдельный тип животных, а сейчас, на основании данных молекулярных анализов строения РНК, пробуют считать своеобразной группой многощетинковых червей.

Двустворчатые моллюски-митилиды батимодиолусы (их несколько видов) — это вторая группа эдификаторов, распространенная на гидротермах всех океанов. Третий и четвертый эдификаторы Восточной Пацифики — это найденные и в других местах, но по-настоящему обильные только здесь гигантские снежно-белые

двустворки-везикомииды, и обитающие в самых «жарких» участках гидротерм полихеты-альвинеллиды.

Черные курильщики Западной Пацифики покрыты слоем крупных, больше сливы, брюхоногих моллюсков *Alviniconcha* и *Ifremeria*. А в Атлантике бушуют креветки, толстые серые креветки-римикарисы, как шубой покрывающие здешние курильщики там, где на них не висят батимодиолусы. Римикарисы лишены обычных глаз, зато у них развился специальный орган, работающий в инфракрасном диапазоне и позволяющий видеть струи кипятка. Что творится в Индийском океане — еще не совсем понятно, потому что первые гидротермальные поля найдены там совсем недавно, но римикарисы на них тоже есть. А в Северном Ледовитом океане гидротермальные поля пока никто из биологов не обследовал, хотя гидрологические исследования и фотографии дна подтверждают их наличие и там.

Нелегко жить в гидротермах

Конечно, просто собирать бактерий всем этим видам неудобно. Хотя бактерий на гидротермах много, и иногда они покрывают грунт толстым слоем, образуя маты сантиметровой толщины. Но не всегда и не везде. Поэтому надежнее самим культивировать их где-то под рукой. А именно — на или в собственном теле.

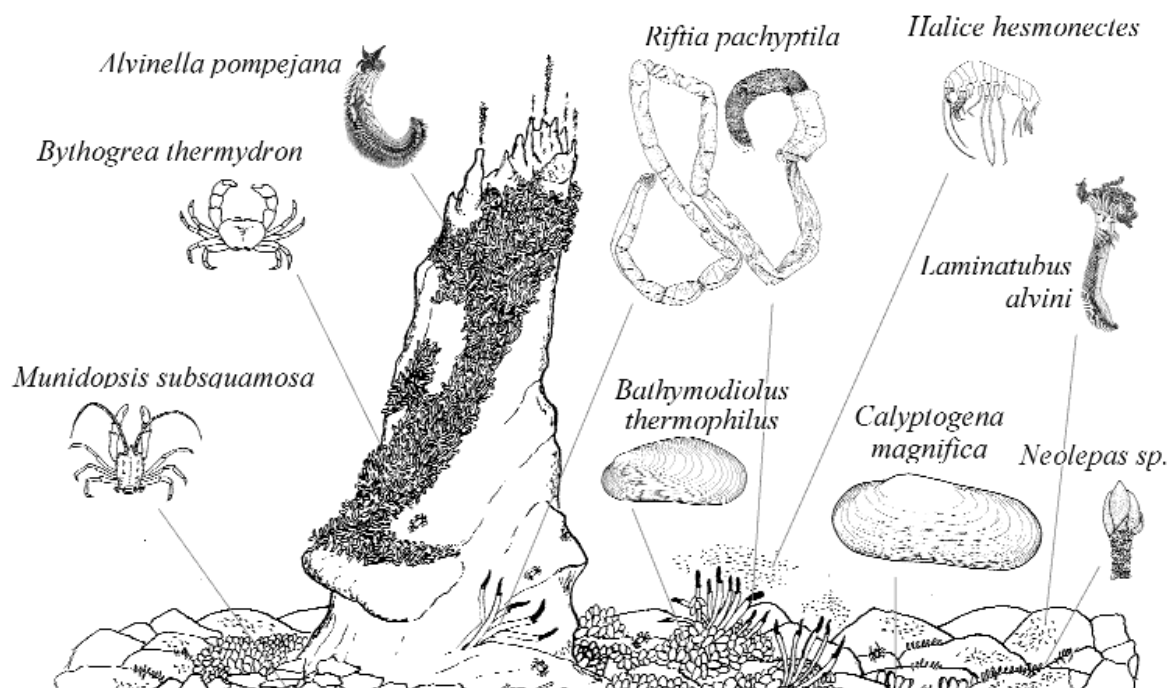


Рисунок 5. Фауна курильщика на 9° с.ш. Восточно-Тихоокеанского поднятия.
По S.V. Galkin et al., 2004. InterRidge News, 13: 27–33, fig. 5.

Двустворчатые моллюски разводят симбиотических бактерий в жабрах. Креветки-римикарисы растят бактериальные огороды прямо на собственных ротовых конечностях и по мере надобности счищают их в рот. Дело это тяжелое: бактериям нужна максимальная концентрация всякой химии, а она там, где струи гидротермального флюида еще не разбавлены придонной водой. И поэтому очень, очень горячие. Креветки лезут выпастить своих бактерий в самые черные дымы, балансируя на тонкой грани: пролез слишком близко — сварился, недостаточно близко — сидишь голодный. Поэтому среди римикарисов то и дело попадаются особи с обожженными ногами и антеннами, а однажды автор лично наблюдал римикарису со здоровенной пробойной, прожженной на боку грудного панциря, что не мешало ему снова крутиться вокруг струи кипятка... Но хитрее всех устроились вестиментиферы. Рта и кишечника у них попросту нет, а бактерии-симбионты живут внутри тела, в специальном губчатом органе, называемом трофосомой. И тут возникает проблема: для хемосинтеза бактериям нужен сероводород, но для дышащих кислородом животных (к которым относятся и вестиментиферы, они дышат с помощью пронизанных кровеносными сосудами щупалец-жабр) сероводород, проникший в тело, — яд. Как же они обходятся?

Самыми яркими представителями гидротермальных вестиментифер являются рифтии. На их примере мы и разберем, как. Рифтии (как и все погонофоры) живут в плотных трубках, которые создаются самим животным из белка и хитина. Трубки рифтии создают при помощи желез, находящихся на своеобразном «воротничке», расположенном на переднем конце животного, сразу под щупальцами. И этот же «воротничок», как пробка, закрывает вход в трубку. Эти трубки, вместе с прочными коллагеновыми покровами тела рифтии, содержащими ферменты, способные очень быстро окислять сульфиды, не дают растворенному сероводороду (точнее, его аниону HS^-) проникать в тело рифтии где попало. Разумеется, они препятствуют и проникновению кислорода. И весь газообмен животного идет только через выставленные из трубок щупальца. Щупальца богато снабжаются кровью — настолько, что у живых рифтий они имеют ярко-красный цвет. Гемоглобин рифтий отличается от гемоглобина большинства животных (например, позвоночных) и, помимо высокого сродства к кислороду, обладает способностью обратимо связывать HS^- . При этом кислород, как и у всех животных, связывается с гемом, а сульфиды — с другими частями молекулы, в результате чего их соединение с гемоглобином не мешает последне-

му переносить кислород. При этом связь HS^- с гемоглобином достаточно прочна, чтобы «не отдать» его обычному дыхательному ферменту цитохром-С-оксидазе (соединение HS^- с этим ферментом и приводит к отравлениям дышащих кислородом организмов сероводородом). В таком надежно связанном виде опасное вещество путешествует по кровеносной системе рифтий и попадает в трофосому, снабженную великолепно развитой капиллярной сетью, где и передается непосредственно симбионтам. Другие компоненты крови рифтий доставляют туда CO_2 , также необходимый для процессов хемосинтеза.

Остается проблема высокой концентрации сульфидов в самой трофосоме. Для рифтий (и еще для некоторых обитающих в гидротермах моллюсков, также имеющих бактерий-симбионтов), показано присутствие в тканях, служащих домом для симбионтов, необычных содержащих серу аминокислот (речь идет о таурине и его аналогах), которые могут служить ловушкой для избыточных сульфидов.

Дальнейшее распределение хемосинтезированной органики от видов-эдификаторов по прочим членам сообщества можно проследить, измеряя соотношение более легких и более тяжелых изотопов углерода ^{12}C и ^{13}C и азота ^{14}N и ^{15}N в их тканях, благо при передаче по пищевой цепи при переходе на новый трофический уровень соотношение изотопов углерода смещается на 0,5–1‰, а соотношение изотопов азота — на 3–4‰. Полученная картина весьма напоминает самые обычные «фотобиосные» (т.е. существующие за счет фотосинтеза) трофические сети.

Замкнутые миры

И все небольшие (сотни метров в поперечнике!) мирки гидротерм плотно замкнуты сами на себя, на свой источник питания. Альтернативная жизнь. Их обитатели когда-то давно пришли из



Рисунок 6. Рифтия, вытасненная из трубки. Видны щупальца, воротничок и длинное колбасовидное тело, преимущественно забитое трофосомой.

внешнего мира – и закрыли за собой дверь. До того, что происходит вокруг, до того, что происходит наверху, им больше нет никакого дела. Одно время казалось, что замерзши завтра Океан – а они не заметят. Потом выяснилось, что это все-таки не так. Гидротермальное поле существует не вечно, от десятков до тысяч лет, но потом все-таки угасает. Отдельные источники в пределах поля живут и того меньше. Уходит гидротермальный флюид, кончается бактериальный хемосинтез. И только мертвые створки моллюсков и трубки рифтий маркируют места былых оазисов. Но в это время где-то неподалеку, в том же сегменте рифтовой долины, проснется другое поле. И его надо успеть заселить.

Короче, все обитатели гидротермальных полей имеют планктонных личинок. Миллионы их постоянно висят над всей рифтовой долиной, отдельным счастливым удастся осесть на старые и новые гидротермальные поля, поддерживая жизнь гидротермальных оазисов, не прерывавшуюся по меньшей мере с Силура (к которому относятся наиболее ранние из известных ископаемых гидротерм). И, пока личинки живут в планктоне, они включены в обычные фотобиотические сети питания.

За без малого тридцать лет, прошедших с начала исследования гидротерм, в океанах были найдены многие десятки гидротермальных полей. Их научились искать по аномалиям теплового потока дна, выслеживать по облакам плюмам воды с измененным химическим составом и физическими свойствами, тянущимися на

десятки километров от источников. На них работали американские, французские, российские и японские глубоководные аппараты: «Алвин», «Наутилус», «Пайсисы», «Миры» и «Шинкай», ибо изучать гидротермы могут только они, да еще телеуправляемые модули. Поверхностным судам очень трудно попасть приборами в маленькое гидротермальное поле сквозь трехкилометровый слой подвижной воды.

И уже можно не только поражаться этой альтернативной жизни, но подойти к ней с числом и мерой, попытаться оценить масштаб первичной продукции гидротерм. Имеющиеся оценки пока еще сильно колеблются, но, кажется, на гидротермах производится немногим менее одной десятой процента от того количества органики, которое создается в фотическом слое Океана.

Вам это ничего не напоминает? Правильно, это примерно столько же, сколько доходит до дна океана с поверхности. На глубинах океанского дна продукционные потоки от фото- и хемосинтеза сопоставимы. Такая вот «экзотика». Правда, фотическая органика размазана по всему океанскому дну, а хемосинтетическая сосредоточена в цепочках булавочных уколов гидротермальных полей, и, похоже, в основной своей части все-таки заперта внутри них.

Действительно, в гидротермальных экосистемах отмершие животные и продукты их метаболизма потребляются широким спектром хищников, падальщиков и детритофагов, в большом количестве окружающих скопления бактериотрофов-эдификаторов: крабами, креветками,

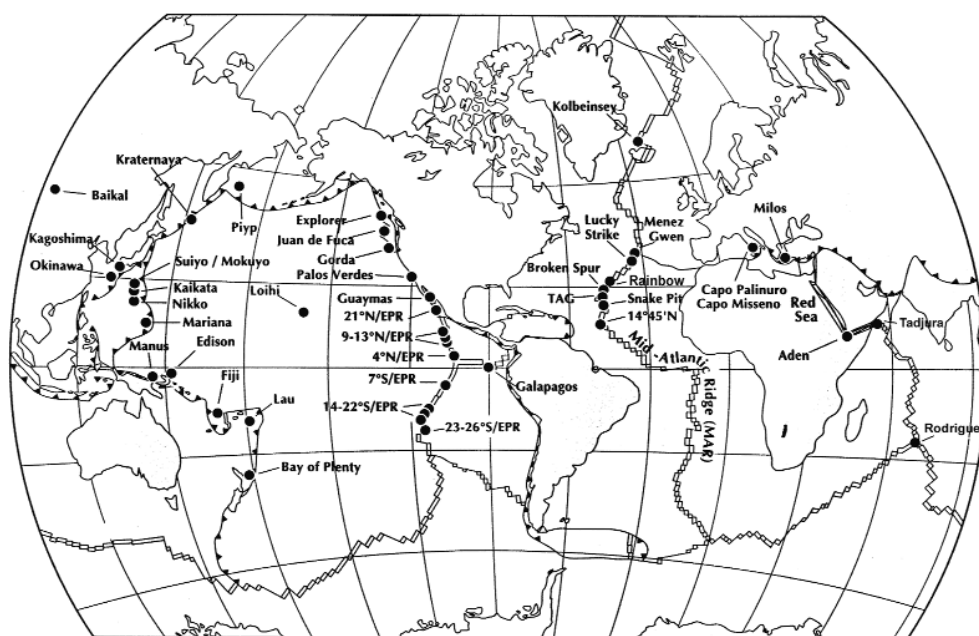


Рисунок 7. Известные гидротермальные поля (карта вполне могла устареть за время подготовки книжки).

актиниями, полихетами, хищными гастроподами, рыбами и др. Именно через бактериотрофов-эдификаторов в фауну «шлейфа» проходит основной поток органического вещества и энергии от бактериального хемосинтеза. Также очевидно, что поток этот, хотя и очень велик, но сугубо локален, т.к. на границе гидротермального поля (десятки или первые сотни метров от источников) все эти виды исчезают. Это дает основание считать, что основная масса первичного органического вещества, созданного в гидротермальной экосистеме в результате бактериального хемосинтеза, потребляется (минерализуется) внутри нее же и в окружающее пространство Океана попадает лишь незначительная его часть.

Что происходит вокруг

Можно предположить и существование механизмов, обеспечивающих вынос органики за пределы сообществ гидротерм.

Во-первых, такой выброс может идти как непосредственно, так и в виде «продукции в плюмах». Гидротермальными плюмами называются струи распространяющихся от курильщиков вод, насыщенных сероводородом, метаном, ионами серы, NO^2 , Fe^{2+} , Mn^{2+} и других металлов, которые могут использоваться бактериями в процессе хемосинтеза в самом плюме. Наиболее очевидным, на первый взгляд, кажется путь, связанный с возможностью выноса горячими струями флюидов детрита, обрывков шкурки ракообразных и прочих остатков животных гидротермали. Однако значительная, если не основная, часть потока «восходящего» детрита перехватывается в непосредственной близости от черных курильщиков представителями местного биофильтра, создаваемого в толще воды над гидротермами специфическими пригидротермальными бентопелагическими животными, и таким образом возвращается обратно в сообщество.

Гораздо более реален второй вариант — поток, связанный с выбросом в окружающее пространство живых гидротермальных животных, либо их яиц и ранней молодежи, в том числе и входящих в вышеупомянутый биофильтр. Например, в Северной Атлантике основную долю «уходящих» с гидротерм организмов составляют молодь креветок-эдификаторов *Rimicaris*. Однако, из-за гигантских объемов воды, в которой рассеиваются личинки, их численность вне пригидротермальных «облаков» не превышает 1–1,5 экз на 10 000 м³ воды в нижней половине столба воды в районе гидротермального поля. При удалении же от него на несколько десят-

ков километров эта численность падает еще на порядок, и их значение для пищевых цепей практически равно нулю. Поэтому, хотя с точки зрения расселения и самого существования гидротермальной фауны этот поток личинок играет важнейшую роль, влияние его на фоновое глубоководное население мало и носит очень локальный характер.

Взрослые гидротермальные животные могут либо заноситься вверх бьющей из источников нагретой водой, либо активно подниматься для размножения. Поток поднимающейся от курильщика нагретой воды выносит их на расстояние сотен метров от дна. Однако эта струя достаточно узка (первые сотни метров — даже в ее верхней, расширенной, части) и в масштабах планктонных сообществ всей толщи воды крайне незначительна. Таким образом, хотя вынос придонной фауны — возможный путь включения гидротермальной органики в трофические цепи батипелагиали Океана, в результате разбавления в несоизмеримо больших массах воды поток органики из гидротермального источника становится ничтожно малым уже на расстоянии первых сотен метров по горизонтали от гидротермального поля.

Третий путь подпитки окружающих сообществ хемосинтетической органикой с гидротерм, как мы уже говорили, связан с плюмами распространяющейся от них воды с измененными химическими и физическими характеристиками, в которых еще наблюдаются процессы бактериального хемосинтеза.

Соответствующие измерения показали, что бактериальная продукция органического вещества в плюмах, включающая как автотрофные, так и гетеротрофные процессы, в полтора раза превышает фоновые значения². Доля автотрофной бактериальной продукции составляет приблизительно 80–60% в ядре плюма и 10% на его периферии. Вновь образованное внутри плюма

²Величина локальной первичной продукции, образующейся в результате процессов хемосинтеза в истекающих флюидах непосредственно над гидротермальным полем, может быть очень высокой. Так, в Северной Атлантике в гидротермальных флюидах над полем ТАГ в результате бактериального хемосинтеза образуется 90–370 мгС_{орг} • м² • сут⁻¹ (миллиграмм органического углерода на квадратный метр в сутки), над полем Рейнбоу — 100–300 мгС_{орг} • м² • сут⁻¹, над полем Логачев — 195 мгС_{орг} • м² • сут⁻¹ и над полем Брокен-Спур — 20 мгС_{орг} • м² • сут⁻¹. Эти величины превышают величину фотосинтетической продукции в фотическом слое олиготрофных вод центральной тропической Атлантики над названными гидротермальными полями. Разумеется, при удалении от гидротерм продукция в плюмах резко падает.

органическое вещество может быть источником питания для планктонных животных; во всяком случае, оно может привлекать их из более бедных фоновых вод.

Плюм представляет собой динамичную структуру, постоянно меняющую свои очертания. Очевидно, отдельные плюмовые массы могут отрываться, подобно облакам, возможно, закручиваясь при этом во вращающиеся линзы воды. Эти «облака» гидротермально измененной воды, на которые распадается плюм, дрейфуют вдоль рифтовой долины, постепенно смешиваясь с окружающими водами. Находящийся в них и возле них запас органики, образовавшийся в результате бактериального хемосинтеза, может служить источником питания для чрезвычайно бедного глубоководного планктона. В результате возможно образование локальных пятен повышенной концентрации планктона, постепенно размывающихся вследствие рассеивания энергии в окружающей пустыне, хотя роль таких возмущений в огромных объемах глубинных вод исчезающе мала. Во всяком случае, специальные поиски обогащения «обычного» океанического планктона вблизи гидротерм, проводившиеся в ряде научных экспедиций, на сегодняшний день такого обогащения не выявили. Так что «утечка» гидротермальной продукции за пределы сообществ гидротерм если и есть, то очень небольшая. И фоновые сообщества океанских глубин кормятся все-таки по старой доброй «фотосинтетической» схеме.

И последнее...

Но постепенно выяснилось еще вот что. Блеск и кипение жизни гидротерм заставили людей пристальнее присмотреться к процессам хемосинтеза на океанском дне. И сейчас, вот в наши дни, выясняется, что не гремящие и бурлящие, а тихие и незаметные сочения, в первую очередь метана, имеют место быть. И перерабатываются бактериями по склонам желобов, и, главное, на огромных площадях материковых шельфов, где в воду попадает метан. Зря, что ли, там тоже находили погонофор... Метан холодных истечений есть, в основном, продукт разложения захороненного древнего органического вещества (главным образом, различных углеводов), поэтому существующих на основе его окисления бактерий нельзя считать «чистыми» первичными продуцентами. Они получают энергию из того, что все-таки когда-то, хотя и очень давно, входило в состав живых организмов. Но для современных сообществ они несомненно являются таковыми. Важно, что, в отличие от

«точечных» горячих гидротерм, холодные истечения могут происходить в достаточно обширных районах. И масштабы этого явления, его вклад в продукционную копилку Океана и всей биосферы Земли, еще только предстоит оценить. Возможно, вклад этот гораздо больше, чем представляется в настоящее время. Во всяком случае есть основания полагать, что, помимо локальных специфических сообществ, с ними связано массовое развитие фораминифер на материковом склоне и некоторых участках шельфа арктических морей (Баренцева, Норвежского, Карского). Есть сведения, что в дальневосточных российских морях (Охотском, Беринговом) скопления рыбы часто приурочены к районам с нефтепроявлениями, т.е. опять-таки к выходам метана. Пока это только предположения. Но, несомненно, они должны быть детально изучены, что, возможно, приведет к кардинальной переоценке источников продуктивности в присклоновых районах океана.

P.S.

Кроме гидротерм и холодных метановых сочений хемобиосные цепи питания могут возникать еще в одном, крайне любопытном, биотопе: на скелетах гигантских водных позвоночных, в наше время — китов, а в былые эпохи, возможно, и плезиозавров с ихтиозаврами.

После того, как глубоководные стервятники счищают с упавшей на дно туши все мясо, в костях скелетов сохраняется еще много органики, в первую очередь жира. Но стервятникам до него уже не добраться. И что же, пропадать добро? Как бы не так! На костях начинают развиваться бактерии: и те, что разлагают остатки китовой органики, и те, что перерабатывают возникающий при этом сероводород, запуская цепочки хемобиоса.

И, точно так же, как на гидротермах, за счет этих бактерий существуют многоклеточные организмы, в том числе двустворчатые моллюски, вступающие с бактериями-хемосинтетиками в настоящий симбиоз, культивируя их в собственных жабрах. Такие моллюски могут как шубой покрывать кости кита... На китовых костях селятся не только моллюски — смотри рассказ Ани Жадан на стр. 127.

Животные, подобные тем, что селятся на китовых костях, могут осваивать и другие источники медленно гниющей органики. Например, подобная фауна поселилась на судне с грузом бобов, затонувшем в Бискайском заливе. Существуют и более любопытные находки. Например, в 2001 г. международная экспедиция на

нашем научном судне «Академик Мстислав Келдыш» с помощью глубоководных аппаратов «Мир» исследовала лежащую недалеко от Багамских островов на глубине пяти километров шхуну, затонувшую около 200 лет назад с грузом кокосовых орехов. Во время работ выяснилось, что палуба шхуны сгнила, и остатки орехов грудой лежат в открывшемся трюме. Когда несколько орехов были подняты на поверхность, оказалось, что они буквально оплетены прикрепленными к ним трубками, служившими жилищем для многощетинковых червей хетоптерид, явно питавшихся развивающимися на гниющих кокосах бактериями.

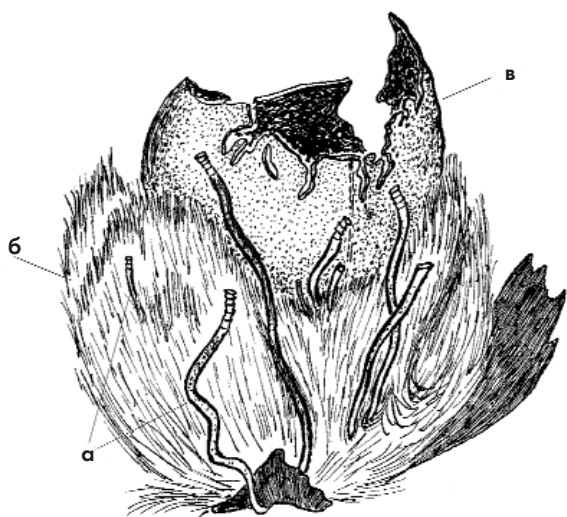


Рисунок 8. Остатки кокосового ореха. (а) — трубки; (б) — полусгнившие волокна околоплодника, (в) — остатки ядра ореха. (НИС «Академик Мстислав Келдыш», 46 рейс, 06.07.2001 г., ст. 4178. Зарисовка с натуры.)

Приложение: Операция «Орлиное гнездо», или Как мы не нашли обогащения

Как уже говорилось выше, некое локальное обогащение окружающей «фоновой» биоты вблизи гидротермальных полей, происходящее за счет их хемосинтетической органики, теоретически может случиться.

В частности, следы такого обогащения можно попытаться поискать по сгущению «обычного» океанского планктона вблизи дна в районах истечений. Чем я, собственно, в последних лет и занимаюсь. И, хотя, похоже, подобного обогащения, во всяком случае хотя бы отчасти заметного, все-таки скорее нет, чем есть, вопрос остается открытым. И новых фактов на этот счет ощутимо не хватает (а пойдти, достань их с трехкилометровых-то глубин!).

И тут (вроде бы) подвалило.

Аккурат на сколе веков, в 2000 году, на вершине горы Атлантис Срединно-Атлантического хребта (30°07.5' с.ш.; 42°07.2' в.ш.), нашли новое гидротермальное поле, Лост-Сити. Геологически поле уникально. Во-первых, оно сидит на вершине горы, на глубине всего 800 м. Во-вторых, из-за особенностей бьющего из дна раствора, здесь нет «черных дымов», отлагающих сульфидные колонны. И вместо них формируются белые карбонатные башни, потрясающие вертикальные столбы до 60 (шестидесяти) метров высотой, врезающиеся в проходящий над вершиной Атлантики поток воды. И из-за своего высокого положения поле омывается не беднейшими водами абиссали, а вполне себе обитаемыми водами меньших глубин, и мимо башен Лост-Сити в большом количестве проносит пелагических креветок, хетогнат, сифонофор и прочую живность.

В 2002 г. здесь работала наша экспедиция на научно-исследовательском судне «Академик Мстислав Келдыш», и во время спуска глубоководного обитаемого аппарата (ГОА) «Мир» ходивший наблюдателем А.Л. Верещака обнаружил, что вокруг башен вьются рои планктонных рачков (эуфаузиид и гипериид), а ловы планктонными сетями вроде бы тоже дали повышенную концентрацию планктона над вершиной Атлантики и расположенным на ней полем. О чем мы и напечатали статью в 2003 г.

В 2003 г. здесь, снова с «Келдыша» и «Миров», велись киносъемки полудокументального фильма Джеймса Камерона «Aliens of the Deep», и на фрагментах подводных видеосъемок, показанных на борту, снова можно было видеть, как некие эуфаузииды вновь в большом количестве роились у прожекторов работающих на Лост-Сити аппаратов. В том же году американцы работали здесь с глубоководным аппаратом «Алвин», и тоже видели прибашенные рои пелагических рачков. То, что они их видят не первыми, им в голову не пришло (ну разве они могут быть не первыми?), так что они радостно оповестили всех посредством Интернета, что поле Лост-Сити «Alive! Alive!» («Живое! Живое!») и возле его башен вьются «small shrimp-like creatures» («мелкие креветкоподобные существа» = эуфаузииды), а также рачки-амфиподы, причем some amphipods found at Lost City look very different than a «typical» amphipod («некоторые амфиподы, найденные в Лост-Сити, сильно отличались от типичных амфипод»). Последнее утверждение они проиллюстрировали фотографией, на которой легко можно опознать амфиподу-гиперииду рода *Primno*, одного из наиболее обычных родов планктонных амфипод Мирового океана. Прав-

да, надо признать, что к моменту публикации своих данных в 2005 г. они большинство багов исправили, но, похоже, до сих пор свято уверены, что кроме них там никто не работал. Ладно, кончаю кусаться: важно, что они тоже видели здесь рои.

Казалось бы: вот оно, искомое обогащение! Радуйтесь, нашли!

Но кое-что смушало. Смушало, что увеличение концентрации планктона показано единственной серией сетных ловов (т.е. забросов планктонной сети), а над вершиной горы, где течение рвется и завихряется, можно ожидать большой горизонтальной пятнистости в распределении планктонных животных, и кто знает, не вlepили ли мы сеть в богатое пятно. Смушало, что рачки, в массах наблюдавшиеся у дна, хорошо идут на свет, а аппараты там работают, естественно, с включенными прожекторами. Много чего смушало. И вот летом 2005 г. нам удалось снова попасть на Лост-Сити.

Что-то я расписался, так что не буду о том, как выяснилось, что та старая сетная серия и в самом деле, похоже, именно пришлась на пятно побогаче. Как прикидывали, откуда у вершины могли взяться эуфаузииды с гипериидами, если предположить, что они «левые» и, как оказалось, что в этом случае им взяться неоткуда, кроме как из набегающего на гору потока, тем более, что глубины тут для них привычные. Но вроде нет их столько в этом потоке. Значит — прожектора аппаратов?

Тем летом было два спуска «Мир» по планктонной программе, в одном наблюдателем ходил ваш покорный слуга. Хорошие были спуски. С просчетом планктона во всем столбе воды от начала темноты до дна. С работой у основания башен. При проходах ГОА вблизи дна неоднократно отмечались хетогнаты и планктонные рыбы, преимущественно циклотоны, реже — миктофиды и топорики (*Sternopychidae*), а также мелкие мизиды и пелагические креветки. Были обильны эуфаузииды, однако точное их количество определить было затруднительно, так как рачки (действительно!) активно собирались на свет ГОА и роились вокруг прожекторов.

И с подсчетом планктона в воде набегающей. Я уже говорил, что Лост-Сити украшено 60-метровыми карбонатными башнями, лучшими насестами для наблюдения за потоком.

...И вот аппарат выходит к самой здоровой из них и начинает всплывать вдоль отвесной стены. Долго всплывает. Снежно-белые свежие и грязно-белые старые участки карбонатной колонны скользят перед иллюминатором, сидящий в расщелине здоровенный краб машет клешней...

Вершина. Небольшая, с маленькую комнату, площадка, окруженная тремя тупыми зубцами. В центре мутными клубами поднимается прозрачный, опалесцирующий в свете прожекторов флюид. Аппарат выворачивает носом навстречу течению и подходит к обрыву. Центральный иллюминатор в обитаемой сфере аппарата ориентирован немного вниз, так что видно, как край башни уходит «из-под ног» и теряется в темноте. Сбоку вьется здешний хозяин — полуметровый каменный окунь. Аппарат принимает в балластные танки немного воды и опускается на вершину столба. Яркие искорки планктонных животных выныривают из темноты в лучи прожекторов, и, пока течение тащит их мимо, зверя надо успеть определить и записать, — впрочем, для записи существуют диктофоны...

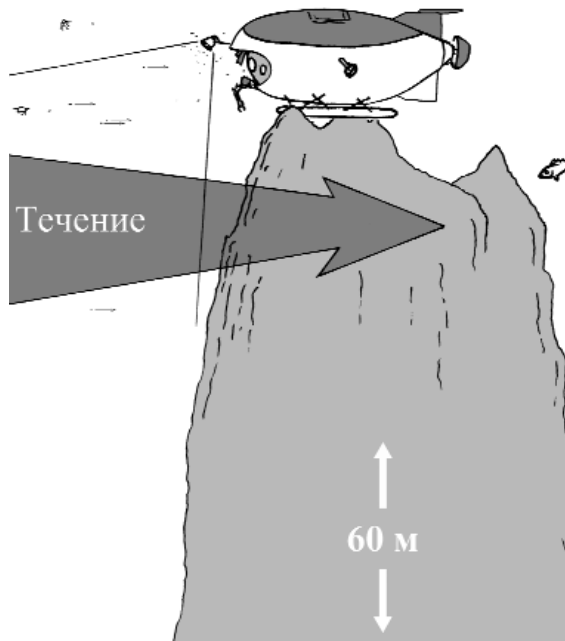


Рисунок 9. Аппарат «Мир» на башне Лост-Сити: наблюдения планктона в набегающем течении.

Из «отчета наблюдателя»: «Специальные наблюдения, проведенные при работе ГОА на вершине ~60-метровой башни с меткой «Echo-tag-12», подтвердили, что эуфаузииды рода *Nematoscelis* не держатся у дна и построек постоянно, а проносятся мимо них течением из «внешней» толщи воды. Через некоторое время после того, как аппарат сел на вершину постройки, был погашен весь свет как вне, так и внутри аппарата. Через 10 минут свет был зажжен вновь, и оказалось, что все кружившиеся возле аппарата планктеры за это время были унесены набегающим течением, у иллюминаторов было пусто. Затем течение периодически приносило эуфау-

зиид и гипериид, которые не уплывали дальше, а активно плыли к светильникам аппарата и постепенно образовывали новый рой. Таким образом, задерживаясь у светильников ГОА, рачки постепенно накапливаются в поле зрения наблюдателя, что и создает видимость присутствия придонных роев».

Кроме эуфаузиид, в состав наблюдавшихся в 2005 г. роев входили (в меньшем количестве) гиперииды *Platyscelus ovoides* (свободно плававшие в воде, преимущественно спиной вниз) и *Primno*, а также мальки рыб-топориков *Sternopychidae*, все — обычные представители фауны столба воды на этих и меньших глубинах, обна-

руженные и в сетных ловах, и в столбе воды при спусках ГОА.

Короче, не было там никакого обогащения. А был артефакт, когда непрерывно наносимые потоком и изначально даже не очень и многочисленные обычные планктонные рачки «открытой воды» цеплялись за свет аппарата и начинали виться вокруг и таскаться за ним по полю, создавая роскошную иллюзию густых придонных роев...

Такие дела. Отрицательный результат — тоже результат. Остался вопрос открытым.

...Просто маленький рассказик о том, как выглядит иногда современная биоокеанология...