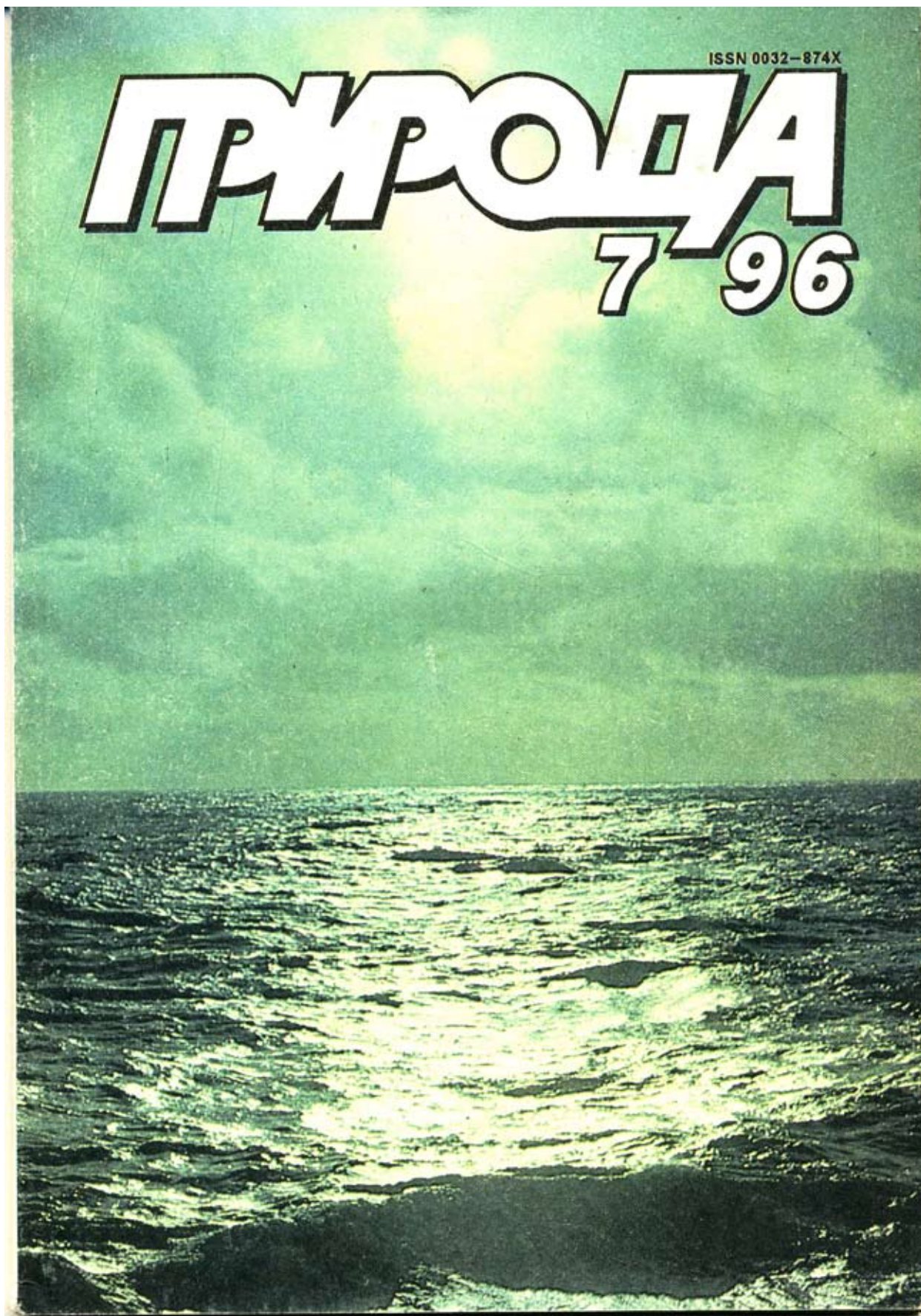


ISSN 0032-874X

ПРИРОДА

7-96



Нематоды — обитатели арктического льда

А. В. Чесунов,

кандидат биологических наук

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова,

И. А. Мельников,

доктор биологических наук,

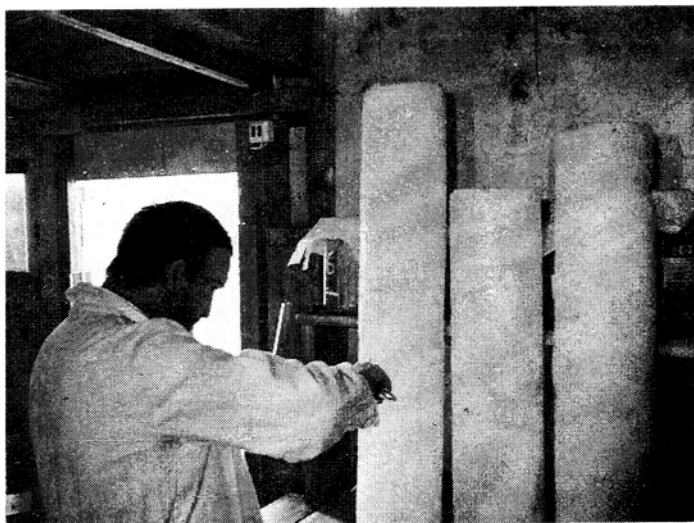
Институт океанологии им. П.П.Ширшова РАН
Москва

В 1979 г. Институт океанологии им. П.П.Ширшова Академии наук проводил свою очередную экспедицию на дрейфующей станции «Северный Полюс-22», которая в ту пору дрейфовала в центральной части Северного Ледовитого океана. Помимо стандартных гидробиологических исследований в программу работ были включены наблюдения за поведением и распределением организмов, живущих в толще многолетних льдов в полярную ночь при низких температурах. К тому времени институт уже дважды проводил экспедиционные исследования в летний период, когда происходит фотосинтез ледовых водорослей, вегетирующих в толще льда и на обеих его поверхностях. Данные о функционировании ледовых сообществ в зимний период в литературе отсутствовали. Исследования были спланированы таким образом, чтобы получить ледовые пробы, характеризующие распределение ледовых обитателей по всей его вертикальной толще, т.е. от верхней (снежной) до нижней (морской) поверхности. Сбор проб проводили один раз в 7—10 дней на небольшом ледовом участке, где с помощью специального бура высверливался ледовый керн, который затем делили на кратные части, пробы дробили на мелкие кусочки и затем их растапливали при комнатной температуре.

И вот однажды, после очередного взятия керна, когда пробы таяли в полиэтиленовых банках нашего жилого

домика, на одном из кусочков льда появилось буроватое скопление детрита. Пинцетом взяли небольшую порцию, перенесли на предметное стекло и — под микроскоп. Увиденное настолько было неожиданным, что вырвался дикий крик, разбудивший спящего в домике полярника: в поле зрения микроскопа, змеевидно извиваясь, ползали и плавали живые червеобразные существа! Полусонный сосед-полярник, оторопевший от микроскопических «змей», в оцепенении не мог произнести ни слова. Тонкие, длинные, прозрачные — они неожиданно явились нам как бы из другого мира — мира холодного, но живого льда! Никогда не забыть этот удивительный миг открытия и восторга! Пробы зафиксировали формалином, отвезли в Москву и передали на определение зоологам.

При тщательном микроскопическом исследовании оказалось, что таинственные обитатели толщи многолетнего льда относятся к классу круглых червей Nematoda, подклассу Adenophorea, содержащему преимущественно более примитивные свободноживущие формы. В отличие от своих паразитических родственников, таких как аскариды, острицы, власоглавы, ришты, микроскопически маленькие свободноживущие нематоды (круглые черви) мало известны не только широкой общественности, но и зоологам. Между тем, это самые многочисленные многоклеточные животные на планете. В грунте океанов и морей, в совокупности занимающих 71% поверхности планеты, плотность населения нематод составляет до двух



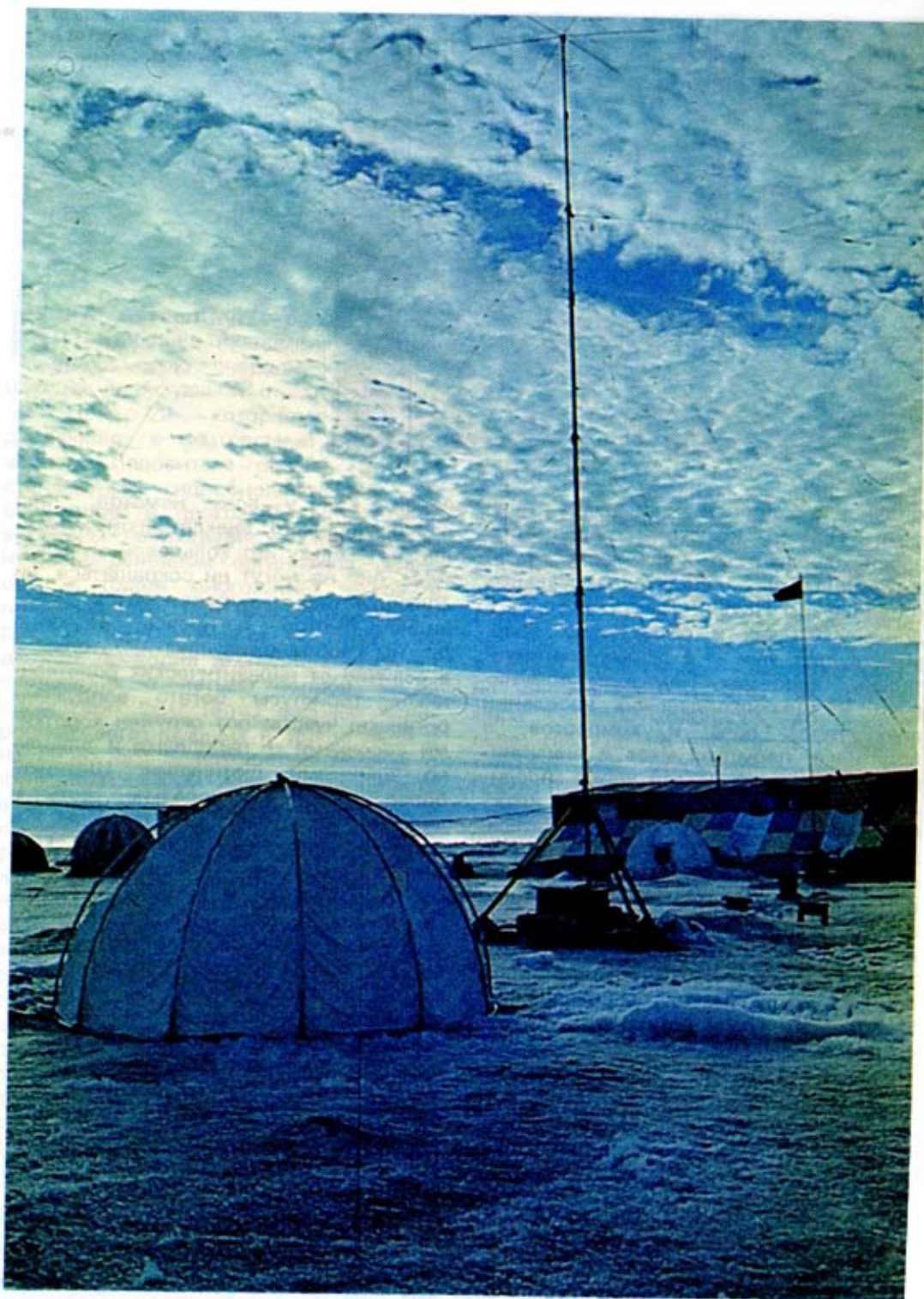
Керны многолетнего льда.
Здесь и далее
фото И.А.Мельникова

миллионов особей на квадратный метр. Причем нематоды равномерно заселяют океан от зоны заплеска до максимальных ультраабиссальных (более 6 км) глубин. Также много их в донных осадках и обрастаниях озер, рек, прудов, луж — в любых континентальных водоемах. Нематоды доминируют в микроскопическом населении всех типов почв и компостов, в подстилке, подушках мхов и лишайников. Можно сказать, эти черви заселили практически все мыслимые влажные среды, где можно двигаться, змеевидно изгибаясь между частицами субстрата. И все же открытие живых нематод в толще многолетних дрейфующих льдов Северного Ледовитого океана оказалось полной неожиданностью. Позднее эта нематода была описана на кафедре беспозвоночных Московского государственного университета и получила латинское название *Theristus melnikovi*¹. Что же это за существо и как оно может существовать в такой, казалось бы, абсолютно непригодной среде, как толща льда? Но сначала об анатомии этого вида.

Теристусы — мелкие, около 2—3.5 мм длиной, и очень тонкие

черви. Как у всех нематод, тело сплошь покрыто внеклеточной кутикулой. Поскольку нет кольцевой мускулатуры, они не могут ни сокращаться, ни сплющиваться, а передвигаются, змеевидно быстро изгибаясь. Подобно другим свободноживущим нематодам и в отличие от паразитических родственников теристусы богато вооружены органами чувств: рот окружен короткими сосочками — папиллами и довольно длинными щетинками. Щетинки, более редкие и короткие, есть и дальше на теле. И папиллы, и щетинки снабжены рецепторами контактного действия — механорецепторами, а возможно, и хеморецепторами. По бокам головы большие округлые амфиды — органы дистантной хеморецепции, проще говоря, «обоняния». Рот закрыт шестью губами, за которыми последовательно скрываются ротовая полость, длинная мышечная глотка, простая средняя кишка, ректум и анальное отверстие на брюшной стороне. Глотка как бы насыщает частички пищи и проталкивает их в среднюю кишку, совершая работу против повышенного давления внутренней полости тела. В коническом хвосте помещаются очень характерные для водных нематод большие хвостовые железы. Эти железы открываются маленькими порами на кончике хвоста

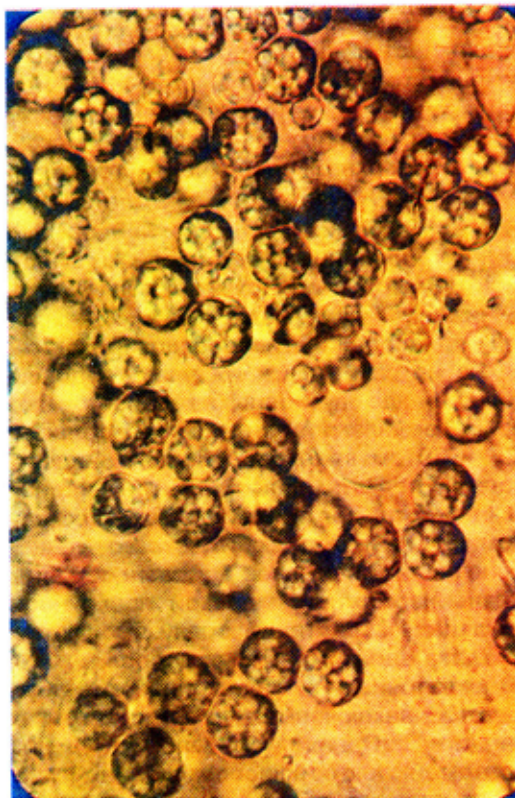
¹ Чесунов А. В. Новая свободноживущая нематода, связанная с морским арктическим льдом // Зоол. жур. 1986. Т.65. № 12. С.1782—1787.



Дрейфующая станция «Северный Полюс-22».

и выделяют клейкий секрет. Их функция прикрепительная, а возможно, и выделительная. У самки одна передняя половая трубка, где производятся оогонии и далее крупные ооциты. По мере созревания женские половые клетки продвигаются все ближе к половому отверстию и увеличиваются в размере. Рядом с половым отверстием помещаются так называемые вульварные железы — у еще неоплодотворенной самки они выпускают феромоны, привлекающие самцов. Самцы активно разыскивают и опознают самок с помощью амфидов (боковых органов химического чувства), регистрирующих феромоны. У самцов два семенника, семенной канал, а также эякулятивные железы, добавляющие некий компонент в сперму, а также супплементарные органы на брюшной стороне тела перед клоакой — последние, очевидно, служат для контактной рецепции самки. Наконец, у самцов есть копулятивный аппарат, состоящий из твердых частей: спикул и рулька. Форма спикул и рулька очень разнообразна и видоспецифична у нематод. Именно по строению копулятивного аппарата было установлено, что ледовый теристус относится к новому виду.

Среда обитания *Th. melnikovi* — морские арктические многолетние льды толщиной в среднем 3–5 м. Их кристаллическая структура меняется при переходе от верхних слоев к нижним. Так, нижние слои льда состоят из ряда параллельных друг другу кристаллов, а верхние, пограничные со снежной поверхностью, имеют хаотическую кристаллическую структуру. Такое различие объясняется тем, что верхние слои, граничащие с воздухом, подвержены резким колебаниям температуры атмосферы (летнее таяние — зимнее охлаждение), в то время как нижние слои граничат с морской водой, температура которой остается более или менее постоянной круглый год. Форма и размеры межкристаллических пространств также изменяются: в нижних и средних слоях преобладают образования в виде капилляров и



Одноклеточные водоросли рода *Koliella*.

так называемых каналов стока рассола, а в верхних — в виде ячеек. Именно эти заполненные рассолом полости, сообщающиеся с морской водой, служат жизненным пространством для теристуса и некоторых других мелких животных. Очевидно, система тесных пространств (их толщина 50–100 мкм и более) аналогична так называемой интерстициали (системе капиллярных пространств между песчинками в морском грунте) — нормальному и основному биотопу водных свободноживущих нематод.

Соленость жидкой фазы, где обитают нематоды, непостоянна: летом она близка к солености морской воды, т.е. составляет около 30‰, а зимой, когда лед охлаждается, и начинается внутриобъемное льдообразование, рассол по всей толще становится более концентрированным, достигая 100‰ и

более. Температура льда у нижней поверхности довольно постоянна в течение года: от -1.4°C до -1.8°C , что примерно соответствует температуре контактирующей со льдом морской воды. У верхней поверхности температура льда меняется от 0°C летом до -20 — -30°C зимой.

В послойных вертикальных пробах нематоды обнаруживаются только в нижнем метре льда. Однако максимум их численности нередко приходится не на самый нижний пласт ледовой толщи, где условия, казалось бы, наиболее благоприятны, а на горизонт 30 — 60 см вверх от границы раздела вода — лед².

Биота льда. Какие же существа, помимо нематод, обитают во льду? Конечно, наиболее разнообразна жизнь на нижней, морской поверхности льда. Из растений сразу бросаются в глаза диатомовые водоросли. Это одноклеточные микроскопические существа, заключенные в кремнеземные панцири. Однако у многих видов диатомей клетки после делений не расходятся, а образуют цепочные колонии, уже различимые невооруженным глазом. На нижней поверхности арктического льда таким образом растет *Melosira arctica*, образующая плотные колонии в виде шлейфов до полутора метров в длину³. Кроме того, в кавернах и трещинках микрорельефа нижней поверхности распределены сгустки до 15—20 см из планктонных диатомовых водорослей. Распреснение тонкого контактного слоя не сказывается на их фотосинтезе, поскольку все эти водоросли достаточно эвригалы, т.е. способны жить в широком диапазоне солености. Вблизи и на морской поверхности льда встречается несколько десятков видов животных, правда, большая часть которых здесь

— временные гости⁴. Целиком связаны с поверхностью льда несколько видов ракообразных, например бокоплав *Gammarus wilkitzkii*.

В толще льда, в тесных межкристаллических пространствах могут существовать, конечно, только микроскопические организмы. Это фотосинтезирующие хлорококковые, зеленые жгутиконосцы вольвоциды, динофлагелляты и, конечно, те же диатомеи. Интересно, что максимальное развитие диатомовых отмечено не на самой поверхности льда, а именно в слоях, близких к границе раздела фаз вода—лед. Здесь образуется массовое скопление клеток, придающее таким слоям темно-коричневый цвет. Численность водорослевых клеток выше, чем в воде подо льдом, а концентрация хлорофилла больше на три порядка. Из гетеротрофных организмов в толще льда отмечены грибы, бактерии, бесцветные жгутиконосцы, амёбы, фораминиферы, инфузории, веслоногие рачки. Однако в этой, интерстициальной, фауне доминируют нематоды.

Наконец, живые существа обнаружены и на верхней снежно-ледяной поверхности. В конце весны и летом снег тает, а в лужицах развиваются одноклеточные водоросли из группы *Chlorophyta*, которые сами способствуют первоначальному таянию снега. Дело в том, что пигменты-каротиноиды этих клеток поглощают солнечную радиацию и трансформируют ее в тепло, которое, помимо расходов на обмен, вызывает образование талой воды. Водоросли могут размножаться и при отрицательной температуре воздуха, доказательством того служит появление мокрого снега под поверхностной коркой снежного пласта. Эти и другие водоросли при оптимальной для них температуре талой воды образуют на поверхности льда пятна розового, фиолетового или красного снега.

Итак, нематоды составляют основу криоинтерстициального сообщества

² Мельников И.А. Биология Центрального Арктического бассейна. М., 1980. С.61—97.

³ Мельников И.А. Жизнь во льду и подо льдом // Природа. 1984. № 1. С.68—77; Мельников И.А., Бондарчук Л.Л. К экологии массовых скоплений колониальных диатомовых водорослей под арктическим дрейфующим льдом // Океанология. 1987. Т.27. Вып.2. С.317—321.

⁴ Мельников И.А., Куликов А.С. Биология Центрального Арктического бассейна. М., 1980. С.97—111.

и, как другие известные обитатели толщи льда (инфузории, амебы, солнечники, турбеллярии, копеподы, амфиподы), видимо, существуют за счет богатой для этих условий флоры — одноклеточных и колониальных диатомовых водорослей, динофлагеллятных и других жгутиконосцев и, возможно, одноклеточных хлорококковых. Все эти водоросли вегетируют в недолгий летний период, когда сквозь лед проходит солнечная радиация. Водорослей может быть так много, что они образуют сплошную причудливую бахрому на нижней поверхности, а толщу льда окрашивают своими пигментами в бурый цвет. Животные, подобные теристусам, не имеют специального ротового вооружения, позволяющего отковыривать створки диатомей, как консервные банки, и выпивать их содержимое. Они глотают диатомей целиком, как пилюли, и в кишке обычно видны выстроенные в ряд «раковинки». Другим источником питания могут быть бактерии, также интенсивно размножающиеся летом. В зимних и весенних пробах кишечники нематод были пусты. Очевидно, в период длинной полярной ночи нематоды вообще не питаются. При этом они не находятся в состоянии глубокой летаргии или по крайней мере быстро из нее выходят: по наблюдениям на дрейфующей станции, нематоды из растаявших кернов льда сразу были очень подвижны.

Адаптация к условиям среды.

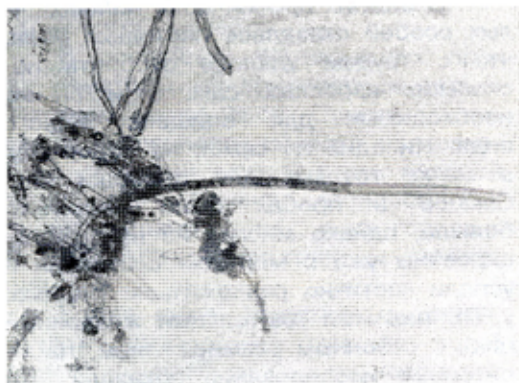
Известно, что прибрежные литоральные нематоды морей умеренного климата способны выживать при низких отрицательных температурах. Опыты по замораживанию образцов грунта с живыми интерстициальными животными показали, что свободноживущие нематоды могут в течение суток выдерживать понижение температуры до -5 — -10°C и даже до -20°C . При этом наиболее сильное и длительное замораживание выносят эвригалинные виды. Несомненно, способность переживать замораживание связана со способностью противостоять осмотическому стрессу. Ведь при образовании льда соленость оставшейся меж-

кристаллической воды сильно возрастает. Очевидно, у нематоды *Th. melnikovi* способность выносить долгое время низкую температуру в гипергалинном растворе выражена в высшей степени.

В зимних пробах доля половозрелых особей оказалась настолько мала, что с трудом удалось отобрать нескольких взрослых самцов и самок, необходимых для описания нового вида. Ни одна из самок не содержала в матке готовых для откладки яиц. Самцов в пробах было несколько больше, однако многие из них зафиксированы уже в мертвом состоянии и успели частично разложиться. Видимо, у *Th. melnikovi* длительный жизненный цикл с сезонным размножением. Лабораторные исследования показали, что при низких температурах жизненный цикл литоральных нематод может затягиваться на месяцы. Возможно, максимум питания, роста и размножения теристуса приходится на летний световой период, когда улучшаются условия среды, несколько повышается температура, вегетирует и размножается ледовая флора. Зимой же нематоды проводят преимущественно на личиночных стадиях.

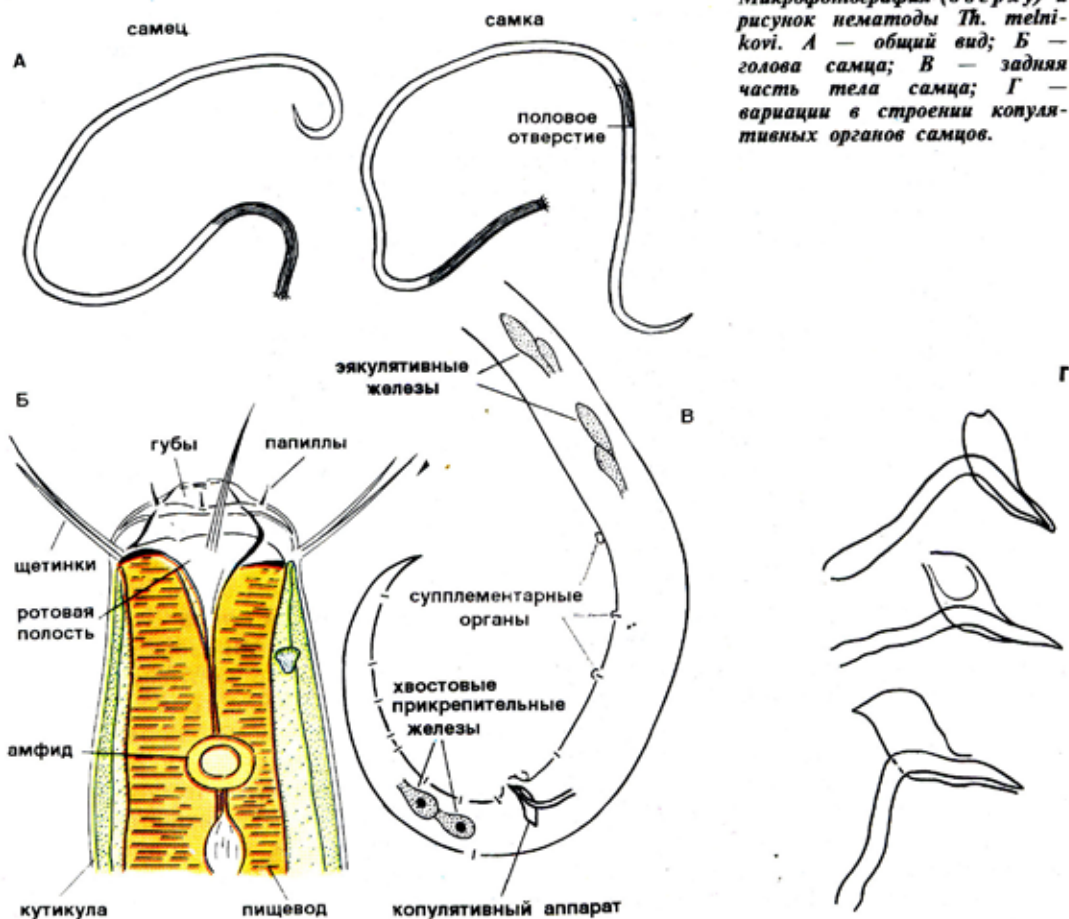
В течение холодного периода года толщина льда увеличивается за счет нарастания на нижней поверхности. В результате растительное и животное население нижней поверхности постепенно заключается в его толщу. Летом верхняя поверхность льда «нагревается» и, когда начинается таяние, образовавшаяся сверху талая пресная вода стекает вниз по трещинам и каналам стока, а вместе с ней возвращаются вниз и ледовые организмы. Таким образом поддерживается стабильность популяций в пределах льда в течение года. Очевидно, также пассивно могут перемещаться вверх и нематоды, чем можно объяснить сдвиг максимума их численности вверх от нижней поверхности льда в течение зимы. За год толщина льда обновляется примерно на 1 м — примерно на такой высоте обнаружены и нематоды. Но нематоды способны и

к активному движению — например, в летний период, по окончании зимней диапаузы, нематоды могут активно перераспределяться в толще льда и снова мигрировать вниз, где факторы среды для их развития оптимальны.



Позднее оказалось, что *Th. melnikovi* — не единственный ледовый вид нематод. Во время российско-немецкой вертолетной экспедиции в 1991 г. собраны пробы толщи льда первого года существования в нескольких точках моря Лаптевых⁵. В них также оказались нематоды, в том числе (помимо теристуса), несколько новых видов, из которых два из нового для науки рода. Несмотря на плохое качество консервации экземпляров — на морозе и ветру сборщики очень торопились и, к сожалению, вместо формалина зафиксировали пробы

⁵ Tchesunov A.V., Riemann F. Arctic sea ice nematodes (Monhysteroidea), with descriptions of *Cryonema crassum* gen.n., sp. n. and *C. tenue* sp. n. // *Nematologica*. 1995. V.41. P.35–50.



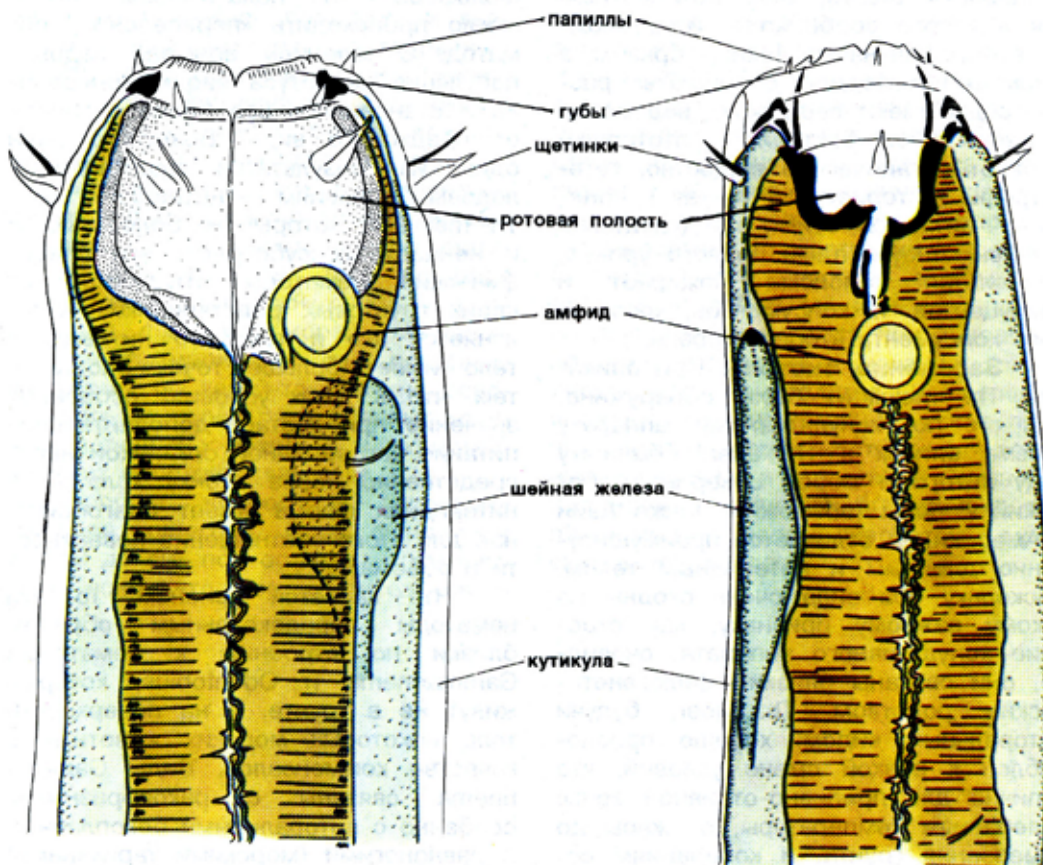
Микрофотография (вверху) и рисунок нематоды *Th. melnikovi*. А — общий вид; Б — голова самца; В — задняя часть тела самца; Г — вариации в строении копулятивных органов самцов.

сильно разбавленным спиртом, — удалось сделать морфологическое исследование и таксономическое описание. Эти нематоды изучались совместно с известным немецким зоологом Ф. Риманном в Институте полярных и морских исследований им. Альфреда Вегенера в Бремерхафене (Германия) — одном из центров по изучению морских нематод. Новый род назван *Cryonema* («ледовая нить»), оба его вида, заметно различные по длине и, особенно, по толщине тела, — *C. crassum* («толстая») и *C. tenue* («тонкая»).

Своеобразные черты *Cryonema* — большая ротовая полость с плотными склеротизированными стенками, а также утолщенные, как бы вздутые

головные щетинки. Этими признаками *Cryonema* отделяется от других, ранее известных родов своего семейства. В отличие от теристуса оба вида крио-нем обладают так называемой шейной железой. Это — большая грушевидная клетка с ядром в толстой части; другая часть клетки вытянута в шейку и выводной канал, который кончается поровым отверстием на брюшной стороне, в области губ. Шейной железе обычно приписывается функция выделения. Оба вида представлены в коллекции несколькими десятками самок, самцов среди пойманных экземпляров обнаружить не удалось. Возможно, обе нематоды действительно размножаются партеногенетически — об этом говорит не только отсутствие самцов, но и упрощенная половая трубка самок, в составе которой нет ни специального органа семязприемни-

Схематическое изображение голов самок *C. crassum* (слева) и *C. tenue*.



ка и никаких клеток, напоминающих сперматозоиды.

Интересно, что оба вида очевидно различаются по объектам питания. Как и другие свободноживущие нематоды, крионеи почти прозрачны, содержимое их кишечника можно увидеть под микроскопом без анатомирования или приготовления срезов. У более мелкой и тонкой *C. tenue* если в кишке что-то есть, то это масса зернистого материала, возможно, бактерии. У более крупной и толстой *C. crassum* в кишке помимо тонкозернистой массы могут оказаться и более крупные частицы, отдельные шаровидные клетки в плотных оболочках, тетраспоры грибов, а также останки проглоченных нематод — и теристуса, и крионем, в том числе, возможно, и своего вида. В кишке *C. crassum* найдены даже части нематод, принадлежащих к видам, еще неизвестным для ледового сообщества, и, возможно, новых для науки. Таким образом, в ледовом нематодном сообществе разные виды имеют свои роли: водоросли и, возможно, бактерии (автотрофы) создают органическое вещество, гетеротрофы — теристус и тонкая крионема — питаются этими продуцентами, являясь консументами первого уровня, а толстая крионема пожирает и продуцентов и консументов, занимая роль консумента второго уровня.

Заселение биотопа. При описании *Th. melnikovi* было обнаружено, что он по копулятивному аппарату весьма близок к *Th. aser*, обычному виду литорали морей северных побережий Европы (возможно, также Азии и Америки), а отличается преимущественно длинным и нитевидным телом. Поскольку оба вида очень сходны по такому важному признаку, как строение копулятивного аппарата, очевидно, они связаны близким филогенетическим родством. *Th. aser*, будучи литоральным видом, хорошо приспособлен к резкой смене условий, что типично для приливно-отливной зоны: колебаниям температуры, от жары до замерзания грунта, и колебаниям солености, от повышения солености при

сильном испарении в жаркий день во время отлива до распреснения во время дождя. Как уже говорилось, у эвригалинных видов, в том числе у *Th. aser*, способность переживать замораживание связана со способностью противостоять осмотическому прессу. Этот вид как бы преадаптирован к жизни во льду. Представляется, что *Th. aser* мог перейти на нижнюю поверхность льда, когда зимой окраинный лед ложится на грунт во время отливов. Оторвавшиеся льдины дрейфуют в море, унося на своей поверхности вмерзший грунт с нематодами, долгое время остающимися живыми. В силу особенностей дрейфа льдов в Северном Ледовитом океане льды, выносимые с шельфа арктических морей, рано или поздно включаются в крупномасштабную океаническую циркуляцию, где в результате контакта шельфовых и пелагических льдов могло происходить «переселение» нематод. С течением времени ледовая популяция теристуса эволюционировала и становилась все более отличной от предкового вида. Возможно, еще один из результатов адаптации к ледовым условиям — нитевидное тело *Th. melnikovi*, которым на более зыбких и ненадежных субстратах эти специфические нематоды отличаются от своих грунтовых родственников. Объясняется это и тем, что нитевидное тело имеет больше точек опоры, и тем, что в таких условиях особое значение приобретает дополнительное питание растворенной органикой непосредственно через стенку тела — а нитевидная форма имеет благоприятное для этого соотношение поверхности и объема.

Что касается крионем, то эти нематоды парадоксальным образом близки по строению к нематодам *Gammarinema* и *Odontobius*, которые живут не в грунте, а на поверхности тела некоторых морских животных в качестве комменсалов. Виды *Gammarinema* связаны с ракообразными, особенно с литоральными бокоглавыми и равноногими (морскими тараканами) Северного полушария. Единственный

вид *Odontobius*, *O. seti* уникален среди нематод по местообитанию: он живет в слизи, покрывающей цедильный аппарат усатых китов. Вместе с одонтобиусом там же обитают некоторые диатомеи, инфузории и веслоногие рачки. И гаммаринемы, и одонтобиусы отличаются тонким нитевидным телом, облегчающим быстрое передвижение по подвижному «несплошному» субстрату. Кроме того, у них гипертрофирован железистый аппарат — мощные хвостовые и шейные железы, имеющие функцию прикрепления. Тесное родство *Cryonema* с *Gammarinema* и *Odontobius* обосновывается совпадением в строении ротового аппарата, выводной поры мощной шейной железы, женского полового отверстия, состоящего из двух склеротизированных полуколец, хвостовых желез и их выводного аппарата. Предполагается, что один из видов *Gammarinema* был доставлен к нижней поверхности льда неким носителем из ракообразных, скорей всего бокоплавом. На нижней поверхности арктического льда обитает несколько видов бокоплавов, из них один из наиболее массовых — *G. wilkitzkii*. На этих гаммаридах, правда, не обнаружено комменсальных нематод. Однако гаммаринемы обитают на близких видах того же рода *Gammarus* в прибрежных водах и на литорали северных морей. В новом биотопе гаммаринемы или подобные им формы по какой-то причине освободились от своих ракообразных хозяев и перешли к жизни в межкристаллических пространствах льда.

Вообще вопрос о заселении новообразующегося льда флорой и фауной до сих пор остается открытым. Ныне ясно, что все растительное и

животное население морских арктических, как, впрочем, и антарктических, льдов является производным от водных сообществ, т.е. от фито- и зоопланктона и (или) микрофито- и микрозообентоса. Об эндемизме населения льда на данной стадии изученности мы можем говорить, пожалуй, только по фауне нематод: из всех идентифицированных во льду видов только *Th. melnikovi* постоянно связан с ледовым субстратом; все остальные виды широко представлены и в планктоне, и (или) в бентосе. При льдообразовании, когда формируется экосистема льда, происходит отбор тех видов флоры и фауны, которые оказываются наиболее приспособленными для обитания в экстремальных условиях ледового субстрата. Нематоды — именно те животные, форма и размеры тел которых, а также их удивительная подвижность, способствовали их отбору из бентоса и дальнейшей эволюции в условиях межкристаллических пространств. Заселение новообразующихся морских льдов нематодами скорее всего происходит вследствие их пассивного переноса течениями и, возможно, активного переноса другими животными, например гаммарусами. До настоящего времени остается много неясного в том, как происходит отбор тех или иных видов из планктона и бентоса при льдообразовании, непонятен и механизм заселения льда нематодами. Дальнейшие исследования, несомненно, могут пролить свет на особенности распределения, развития и адаптации нематод, процессы формирования ледовых сообществ и в целом экосистемы морских льдов Арктики.