

Краснова Елена Дмитриевна

ЭКОЛОГИЯ
МОРСКОЙ СВОБОДНОЖИВУЩЕЙ НЕМАТОДЫ
METACHROMADORA (CHROMADOROPSIS) VIVIPARA
(DE MAN 1907) В БЕЛОМ МОРЕ

Специальность: 03.00.08 — зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 2003

Работа выполнена на Беломорской биологической станции Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
профессор

А.В. Чесунов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор

И.В. Бурковский

кандидат биологических наук

В.О. Мокиевский

Ведущая организация: Институт паразитологии РАН

Защита состоится: “31” марта 2003 г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: 119992, Москва, Ленинские горы, д. 1, к. 1, Биологический факультет МГУ, ауд. М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ

Автореферат разослан “28” февраля 2003 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
канд. биол. наук

Л.И. Барсова

1. ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Свободноживущие морские нематоды — одна из руководящих групп морского мейобентоса, и, как правило, доминирующая. Большая численность (достигающая 10^7 особей на квадратный метр) и высокое разнообразие (десятки видов на одном квадратном сантиметре дна) заставляют предполагать, что нематоды играют важную роль в морских экосистемах (Platt & Warwick, 1980; Heip et al., 1985; Gee, 1989; Гальцова, 1991; Giere, 1993; Bongers & Ferris, 1999). Но, несмотря на серьезный интерес к этой группе со стороны зоологов и гидробиологов, большое количество опубликованных работ, посвященных изучению их распределения по дну Мирового океана, исследованию зависимости этого распределения от факторов среды и другим аспектам биологии и экологии, на сегодняшний день морские нематоды остаются пока группой недостаточно изученной. Место нематод в трофических цепях и количественные экологические параметры, которыми может быть описана их роль в экосистемах, далеки от исчерпывающего определения.

Один из путей познания экологии таксономической группы — подробное изучение биологии конкретных видов. Из полутора миллионов видов животных, известных современной науке, около двадцати пяти тысяч — нематоды, и из них 4-5 тысяч — морские свободноживущие (Baldwin et al., 2000). Нет ничего удивительного, что в таком насыщенном таксоне биология отдельных видов не нашла пока у исследователей должного внимания. Это — дело будущего, и настоящая работа — небольшой шаг в этом направлении.

Цель и задачи. Целью работы было изучение разных аспектов экологии морской нематоды *Metachromadora (Chromadoropsis) vivipara* (De Man 1907) (отр. Desmodorida, сем. Desmodoridae) в Белом море. Эта нематода — один из самых обычных обитателей беломорской литорали, который часто доминирует в таксоценозе нематод среднезернистых песков (Мокиевский, 1988).

Выбор объекта был обусловлен, во-первых, его массовостью, так как именно массовые виды наилучшим образом отражают характерные особенности соответствующих экосистем, во-вторых — простотой определения этого вида. Даже при небольших увеличениях микроскопа *M. vivipara* (рис. 1) хорошо отличима от других нематод сходного размера (у нее толстое короткое тело, рыжеватая окраска и очень большой бульбус), что позволяет избежать от трудоемкого этапа изготовления препаратов для микроскопирования, просматривать массовые количественные пробы под бинокуляром и застраховаться от ошибок в определении даже самых мелких личинок.

Работа выполнена на Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова.

Задачи работы:

1. Изучить изменчивость нематоды *M. vivipara* в Белом море, выявить признаки, характеризующие межпопуляционные различия.
2. Выявить ключевые параметры, определяющие пространственное распределение этого вида.
3. Описать демографическую структуру и жизненный цикл *M. vivipara* в условиях Белого моря.
4. Оценить способность *M. vivipara* к расселению в пространстве.
5. Определить роль этой нематоды в питании молоди рыб.

Научная новизна. Настоящая работа — первое многостороннее исследование биологии одного вида свободноживущих нематод и первое подробное аутоэкологическое исследование свободноживущей нематоды в Белом море. Впервые для науки изучен жизненный цикл нематоды из беломорского мейобентоса, получены данные о возможностях расселения беломорского мейобентоса путем водных миграций и о микрогеографической пространственной структуре вида. Первое исследование пищевых отношений свободноживущих беломорских нематод с рыбами.

Практическое значение. Проведенные исследования пополняют знания об одном из самых массовых компонентов мейобентоса. Полученная информация может быть использована при организации мониторинга прибрежных экосистем Белого моря в условиях усиливающегося антропогенного воздействия.

Апробация работы. Результаты работы были доложены на конференциях 2-й научно-технической конференции молодых специалистов ЦВГМО (Москва, 1982 г.), на VI и VII международных конференциях: «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (Ст.-Петербург, 1995 г. и Архангельск, 1998 г.), на Первом и Втором англоязычных международных нематологических симпозиумах (Ст.-Петербург, 1995 г. и Москва, 1977 г.), на Международной конференции: «Биологические процессы и эволюция морских экосистем в условиях океанического перигляциала», Мурманск, 1996 г.), на I, II, III, IV, и V научных конференциях Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ имени М.В. Ломоносова, 1996, 1997, 1998, 1999 и 2000 гг.), на II Международном семинаре «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей» (Кандалакша, 1997 г.), на Международной конференции «Современное со-

стояние планктона и бентоса, проблемы сохранения биоразнообразия арктических морей» (Мурманск, 1998 г.), на семинарах Беломорской биологической станции МГУ и на заседании кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 7 статей и 13 тезисов.

Структура и объем диссертации. Диссертация включает введение, 9 глав, выводы, список использованной литературы и 21 приложение. Объем работы — 186 машинописных страниц.

Благодарности. Автор считает своим долгом выразить искреннюю благодарность своему первому научному руководителю — Елене Александровне Чусовой, ныне директору Биологического музея им. К.А. Тимирязева, благодаря которой, еще в студенческие годы, эта работа была начата и чей материал, собранный в 1978—79 гг. мы использовали; научному руководителю профессору Алексею Валерьевичу Чесунову, который взял на себя труд курировать эту работу вплоть до завершающего этапа; Дмитрию Анатольевичу Воронову за всестороннюю помощь в подготовке этой работы к защите; коллегам, участвовавшим в этой работе на разных этапах и помогавшим в обработке материалов: Андрею Игоревичу Азовскому, Татьяне Лазаревне Безр, Дмитрию Николаевичу Воеводину, Дмитрию Владимировичу Добрынину, Ирине Анатольевне Молокановой, Вадиму Олеговичу Мокиевскому, Анне Николаевне Пеговой, Кириллу Валентиновичу Соколову; профессору Гальцовой Валентине Викторовне, предоставившей нам возможность пользоваться ее сборами 1978 г. и библиотекой оттисков; а также администрации и всему коллективу Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова.

ГЛАВА I. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ *METACHROMADORA VIVIPARA* (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В главе рассмотрено географическое распространение *M. vivipara*, история ее описания, имеющиеся в литературе сведения о морфометрической изменчивости, сезонности размножения, пространственном распределении и экологических требованиях этого вида в разных частях его ареала.

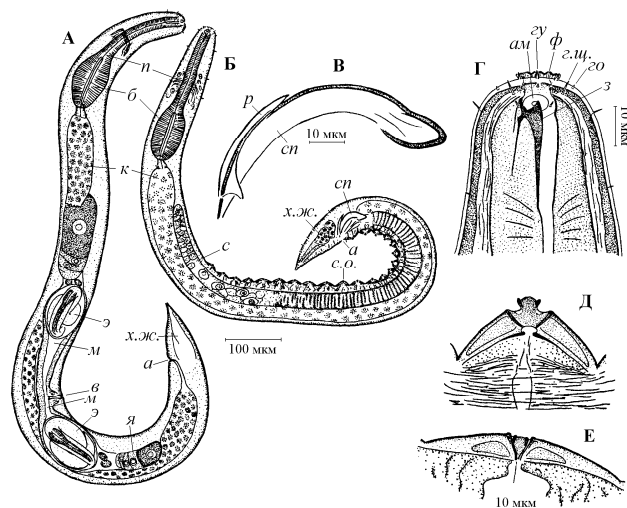


Рис. 1. Детали строения *Metachromadora vivipara*: А — самка (*n* — пищевод, *б* — бульбус, *к* — кишечник, *э* — эмбрион, *м* — матка, *в* — вульва, *я* — яичник, *а* — анус, *х.ж.* — хвостовые железы), Б — самец (*с.о.* — супплементарные органы, *сп* — спикула, остальные обозначения те же, что у самки), В — копулятивный аппарат (*р* — рулек, *сп* — спикула), Г — голова (*ам* — амфид, *зy* — губные папиллы, *ф* — фестончатая складка вокруг рта, *г.щ.* — головные щетинки, *го* — головные папиллы, *з* — зуб), Д — супплемент на согнутом вентрально участке тела с вывернутой присоской, Е — супплемент на выпрямленном участке с втянутой присоской.

В Белом море *M. vivipara* как компонент мейобентосного сообщества изучали В.В. Гальцова (Гальцова, 1976, 1991) и В.О. Мокиевский (Мокиевский, 1992). Ими получены данные о численности этого вида, распределении по литорали, в том числе мелкомасштабном, в летне-осенний сезон. *M. vivipara* отнесена к видам, ограниченным в своем распространении зоной литорали, охарактеризована как оксифонт, и причислена к сообществу нематод мелкозернистых заиленных песков, в котором этот вид, как правило, доминирует.

В главе отмечено, что специальных исследований биологии *M. vivipara* не проводилось. Данные демографической структуре отрывочны, не изучены жизненный цикл, пространственная структура вида, противоречивы сведения об экологических требованиях. В Белом море этот вид никогда не изучали зимой. Не известна роль *M. vivipara*, как и большинства других морских нематод, в трофических цепях.

ГЛАВА II. МЕТОДОЛОГИЯ РАБОТЫ

Работа выполнена на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова в период с 1978 г. по 2000 г. Использован собственный материал, собранный автором в ходе многолетних исследований на литорали Кандалакшского залива Белого моря в разные сезоны с 1988 г. по 2002 г., а также беломорские сборы Е.А. Чусовой 1978—79 гг.

Работа охватывает три направления, в которых мы использовали разные методологические подходы.

1. Изучение пространственной структуры *M. vivipara*. Это направление включало:

- исследование географического распространения этого вида в Кандалакшском заливе Белого моря;
- подробное изучение распределения в пределах отдельного пляжа, в том числе микрораспределения в масштабе нескольких квадратных сантиметров;
- анализ микрогеографической структуры вида с помощью предварительно отобранных морфологических признаков, которые хорошо описывают особенности нематод из разных поселений;
- определение возможностей пространственного расселения литоральных нематод.

Для того, чтобы охарактеризовать географическое распространение *M. vivipara*, мы выполнили 76 точечных обследований в разных частях Кандалакшского залива Белого моря, где отбирали полуколичественные пробы с площади около 1 м².

Для подробного изучения сезонной динамики горизонтального распределения нематод в пределах пляжа и их вертикального распределения в толще грунта, мы выполнили три круглогодичные количественные съемки на двух модельных пляжах: одну — в Кислой губе и две (с интервалом в 10 лет) — в бухте ББС (всего — 199 количественных проб), серию измерений температуры грунта по слоям на глубину до 10 см (86 вертикальных температурных разрезов), а также отобрали серию проб для изучения зависимости вертикального распределения нематод от фазы приливно-отливного цикла (19 проб). Эти данные позволили составить представление о годовых изменениях численности и о границах отдельного поселения. На одном из модельных пляжей мы исследовали характер размещения червей в масштабе 4-16 см² с привлечением методик анализа пространственного распределения, разработанных

Смуровым и Романовским (Романовский, Смуров, 1975; Смуров, Романовский, 1976; Романовский, 1979), для чего было собрано и обработано 240 проб площадью 4 см².

Пространственные масштабы популяций мы оценивали также и другим способом, сравнивая морфометрические особенности животных на разных литоральных пляжах. Анализ изменчивости широкого круга морфологических признаков *M. vivipara* позволил отобрать такие признаки, которые наилучшим образом отражают своеобразие поселений и не подвержены сезонной изменчивости. Мы изучили 27 мерных и один счетный признак в трех выборках из Кислой губы, отобранных в разные сезоны (летом, зимой и осенью), 11 признаков в выборках с восьми пляжей, и в выборках было по 20-130 особей каждого пола. Для того, чтобы выявить взаимозависимые признаки, мы провели корреляционный анализ (Krasnova & Molokanova, 1998). По всем независимым признакам мы сравнивали поселения, чтобы определить, есть ли статистические различия между поселениями, и достоверны ли они.

Один из независимых признаков — количество супплементарных органов у самцов — был протестирован разными способами. На двух модельных пляжах более десяти лет следили за фенетическим составом поселений *M. vivipara*, выборки нематод с восьми пляжей из окрестностей биостанции, а также 21 выборку, куда кроме них вошло еще несколько пляжей, расположенных в Кандалакшском заливе и одна из Ирсике (Северное море), сравнивали по параметрам частотных распределений по фенотипам. С помощью кластерного анализа строили деревья, отражающие их сходство, и, наконец, сопоставляли различия по этому признаку с удаленностью поселений друг от друга.

В исследовании возможностей расселения нематод, мы проанализировали население поверхностной пленки воды над литоралью (полуколичественная проба с площади около 1 м²), вероятность вымывания червей из грунта во время шторма (одна проба объемом 100 л, процеженная через сито с ячейей 70 мкм), а также встречаемость литоральных нематод в прибрежном планктоне. Использовано 29 количественных проб планктона, любезно предоставленных Т.Л. Беэр. Пробы отобраны в 2000-2001 гг. в разных частях Ругозерской губы на расстоянии около полукилометра от берега из слоев, в которых сосредоточена основная масса планктона — 0-10 м от поверхности над глубиной 20 м и 0-3 м над глубинами 4-10 м.

Для определения интенсивности и дальности водных перемещений нематод мы использовали ловушки. Их устанавливали на литорали на разной высоте

относительно нуля глубин (по паре на верхней, средней и нижней частях литорального пляжа), на участках с разным характером грунта (6 ловушек на одном уровне) и на разной высоте относительно поверхности субстрата (6 ловушек с отверстиями на высоте от 15 до 54 см). Рядом с ловушками отбирали контрольные пробы мейобентоса с площади равной сечению отверстия ловушки. В лабораторных условиях определяли скорость оседания нематод разных видов в столбе воды (21 вид, по 10 взрослых особей каждого вида и у двух видов, включая *M. vivipara*, по 10 личинок из четырех размерных групп). Все это позволило проранжировать нематод из сообщества, в котором обитает *M. vivipara*, по способности к водному переносу, и определить место изучаемого вида в этом ряду.

Особое внимание было уделено чувствительности нематод к опреснению как фактору, влияющему на их пространственное распределение. В серии экспериментов были определены пороговые концентрации, при которых *M. vivipara* и другие литоральные нематоды теряют подвижность (4 вида, по 5 особей в каждом варианте солености, для *M. vivipara* — по 5 самцов, самок и личинок; диапазон солености от 0 до 20‰ с шагом 1‰). Таким образом, были определены условия, при которых нематоды, обычно хорошо защищенные от вымывания, могут оказываться в водной толще, и значение таких событий для формирования пространственной структуры вида.

2. Второе направление — изучение жизненного цикла *M. vivipara* в природных условиях. К решению этой задачи были привлечены материалы упомянутых выше круглогодичных количественных съемок (49 количественных проб), в которых для этих целей определяли:

- численность нематод изучаемого вида;
- соотношение количества взрослых особей и личинок (тотально во всей пробе);
- размеры личинок (выборки по 40-100 особей из 11 проб);
- количество эмбрионов в матках самок;
- соотношение количества беременных и отметавших самок (для чего у 14-26 самок из каждой пробы рассматривали содержимое половых путей, всего — около 250 самок).

Для определения продолжительности эмбрионального развития при разных температурах мы провели серию наблюдений за эмбриогенезом в лабораторных условиях (104 самки — 388 эмбрионов, 4 варианта температуры).

Сопоставление всех этих данных позволило реконструировать хронологию репродуктивных событий в природных условиях, определить количество генераций, которое развивается за один год и вычислить длительность жизненного цикла в разные сезоны года.

3. Один из немногих известных науке хищников, избирательно употребляющий в пищу свободноживущих нематод — мальки полярной камбалы. Для того, чтобы определить, какие именно виды нематод едят рыбы, мы проанализировали состав пищевого комка 254 сеголеток камбалы длиной 4-5 см, отловленных на литорали, и провели лабораторный эксперимент по кормлению сытых и голодных (после 20 час. голодания) мальков концентратом мейобентоса, извлеченным из литорального грунта (по 50 рыб в каждом варианте). При анализе содержимого желудков определяли количество, видовую принадлежность и размеры всех найденных там нематод.

ГЛАВА III. РАСПРОСТРАНЕНИЕ *M. vivipara* В КАНДАЛАКШСКОМ ЗАЛИВЕ БЕЛОГО МОРЯ

Большая часть массовых поселений *M. vivipara* была найдена на Карельском берегу. Этот вид не встречен на части побережья, обращенной к открытому морю, на Кандалакшском берегу, а также на большинстве островов. В тех местах, где *M. vivipara* не найдена, тем не менее есть подходящие для нее грунты, и они заселены тем же сообществом, в котором этот вид обычно доминирует. Предложено следующее объяснение: *M. vivipara* — вид, чувствительный к сильному прибою и опреснению. Массовые поселения образуются лишь в губах и проливах — на тех участках береговой линии, которые защищены от ветров и при этом постоянно омываются водами с полной беломорской соленостью.

Это объяснение базируется на полученных нами сведениях об экологии *M. vivipara* (см. главы V, IX). В поведении этого вида есть ряд особенностей, которые характеризуют его как животное оседлое, не совершающее миграций ни в осадке вдоль поверхности, ни по воде. Они хорошо приспособлены к тому, чтобы удерживаться в грунте, и нам известен только один фактор, действию которого эти нематоды не могут противостоять: в опресненной морской воде они теряют способность двигаться, и, в случае сильного волнения, могут быть вынесены за пределы литорали. От большинства других видов из того же сообщества их отличает неспособность жить в сублиторали, поэтому именно этот вид выпадает из своего сообщества на берегах, подверженных сильному прибою или опреснению.

ГЛАВА IV. ИЗМЕНЧИВОСТЬ *M. vivipara*

Морфологическую изменчивость *M. vivipara* мы изучали для того, чтобы отобрать такие признаки, с помощью которых можно было бы изу-

чать популяционную структуру этого вида. В ходе анализа мы выяснили, что три признака подвержены сезонной изменчивости. Нематоды, отобранные зимой, достоверно отличались от червей из летней и осенней проб: они короче, с более короткими бульбусами (эти различия лучше выражены у самок), а у самцов короче оказались и спикулы. Эти признаки, а также еще несколько, изменчивость которых связана с прижизненной подвижностью органов (глубина стомы, расстояние от переднего конца головы до амфида) или с невозможностью точного измерения из-за косой ориентации (длина щетинок, диаметр амфида), мы отбрасывали, а оставшиеся — проанализировали на предмет взаимных корреляций (Краснова, Молоканова, 1998; Krasnova, Molokanova, 1998).

Оказалось, что у *M. vivipara* большинство продольных измерений частей тела и связанные с ними индексы составляют ансамбль с высокими корреляционными связями ($|r| > 70\%$). Для описания популяционной структуры вида этот ансамбль не подходит, так как он, вместе с его основным компонентом — длиной тела, подвержен сезонной изменчивости, которая может маскировать пространственную.

Несколько признаков оказались независимыми, и по каждому из них мы нашли статистически достоверные различия между поселениями *M. vivipara* из окрестностей ББС МГУ.

Используя некоторые из них, мы выстроили ряды из поселений в порядке возрастания средней. По разным признакам поселения выстроились в разные ряды (рис. 2).

По индексу Де Мана "V":	По количеству супплементов у самцов:
④—⑥—②—⑤—③—①	③—⑥—⑤—④—②—①
По высоте зуба у самцов:	По высоте зуба у самок:
③—④—⑥—⑤—②—①	③—④—⑤—②—①—⑥
По величине индекса «S _p »:	
⑥—①—⑤—③—②—④	

Рис. 2. Ряды из поселений, построенные в порядке возрастания средней. Обозначения: ① — бухта ББС; ② — бухта Биофильтров; ③ — Кислая губа; ④ — Зеленый мыс (к югу от оконечности); ⑤ — Зеленый мыс (к северу от оконечности); ⑥ — Черная речка (песчаный пляж). Индекс S_p — отношение длины супплементарного ряда к длине всего тела.

По разным признакам направления изменчивости различны, что косвенно свидетельствует об автономности поселений на этих пляжах.

Самым подходящим признаком для целей изучения пространственной организации поселений *M. vivipara* оказалось число супплементарных органов. Это сенсорно-фиксаторные образования, которые есть только у самцов, и они используются как контактные рецепторы и органы прикрепления к самке во время копуляции. Количество супплементов может варьировать от 13 до 32, и частотное распределение специфично для отдельно взятого поселения: не меняется в течение года и в череде многих поколений нематод. На одном из пляжей мы наблюдали такое постоянство в течение 20 лет, на другом — 10 лет. Кроме того, оказалось, что изменчивость этого признака сопряжена с особенностями кариотипа: в поселении, где у самцов в среднем больше супплементов, в клеточных ядрах некоторых животных найдены дополнительные В-хромосомы (Krasnova & Pego, 1996). И последнее: чем дальше расположены друг от друга поселения, тем больше различия в характере частотного распределения по количеству супплементов (рис. 3,4).

Кластерный анализ с применением трех разных мер различия показал, что из двадцати одного исследованного нами поселения с наибольшей вероятностью от общего массива отделяется единственная выборка из Северного моря. Из рассмотренных нами беломорских поселений *M. vivipara* наибольшим своеобразием отличается расположенное в Кислой губе. На это указывают все использованные нами методы анализа: с применением индекса сходства Чекановского, евклидова расстояния между средними, нормированного евклидова расстояния, стандартного расстояния Нея и показателя, аналогичного χ^2 .

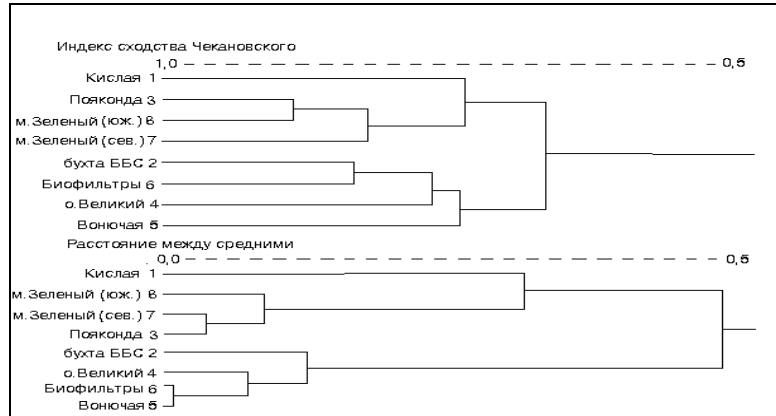


Рис. 3. Разбивка на кластеры по количеству супплементов восьми поселений *M. vivipara*.

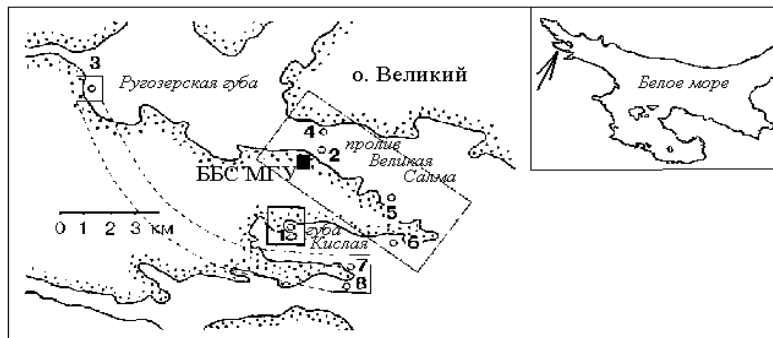


Рис. 4. Географическое положение восьми поселений *M. vivipara*. Обведены поселения, сходные по количеству супплементов. Номера те же, что и на кластерах на предыдущем рисунке.

К объяснению этой особенности *M. vivipara* из Кислой губы мы привлекли данные спутниковых съемок района исследований в период схода льда. Оказалось, что весной в вершинах узких губ, в том числе на этом пляже, ледовый припай держится дольше, чем на других участках литорали, и тает на месте. Благодаря этому в период, когда вероятность разноса нематод наибольшая из-за опреснения тальми водами, нематоды этого пляжа защищены льдом как от выноса за его пределы, так и от заноса животных извне.

Расстояние от этого пляжа до соседних исследованных — 1-2 км, а это означает, что черви из поселений, отделенных друг от друга таким расстоянием, с большой вероятностью относятся к разным популяциям не только в экологическом, но и в генетическом смысле этого термина.

ГЛАВА V. ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ И ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *M. vivipara* НА ЛИТОРАЛИ

Изучив распределение этого вида по литорали в разные сезоны, мы пришли к выводу, что в пределах пляжа *M. vivipara* не совершают горизонтальных миграций. В течение всего года они населяют нижние 2/3 осушной зоны, не поднимаются в верхнюю часть литорали и не опускаются в сублитораль. Молодь распределена так же, как и взрослые нематоды.

У *M. vivipara* на беломорской литорали нет приливно-отливных вертикальных миграций в толще осадка, но есть сезонные (рис. 5), и динамика вертикального распределения хорошо согласуется с изменениями вертикальной стратификацией температуры в грунте (рис. 6).

В летнее время, когда самый прогретый слой — поверхностный, нематоды концентрируются в верхнем сантиметре грунта. Осенью температура понижается, становится примерно одинаковой по всей охваченной измерениями глубине (10 см), и только самый поверхностный сантиметр оказывается то немного теплее, то чуть холоднее, в зависимости от соотношения температуры воздуха и воды в море. В это время часть червей мигрирует вглубь и распределение оказывается растянутым в пределах 2 см от поверхности.

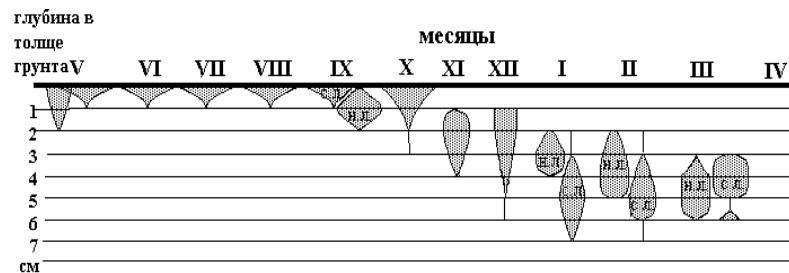


Рис. 5. Вертикальное распределение *M. vivipara* в толще грунта (Кислая губа, 1988/89 гг.). Обозначения: с.л. — средняя литораль, н.л. — нижняя литораль, где не указано — оба горизонта одинаково. Наблюдениями охвачен период с мая по март.

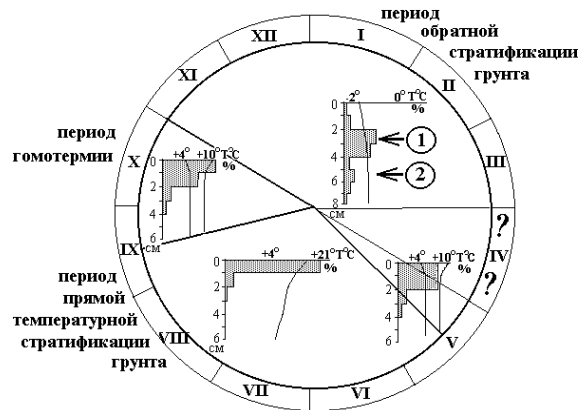


Рис. 6. Годовой цикл вертикального распределения *M. vivipara* в толще грунта (1) и вертикальной температурной стратификации грунта (2).

Зимой грунт охлаждается до отрицательных температур, и при этом в его толще температура немного выше, чем у поверхности (разница между соседними слоями — $0,1^{\circ}\text{C}$). В это время *M. vivipara* концентрируются в толще осадка на глубине 2-7 см, возле поверхности их нет. Весной литораль очищается ото льда, прогревается, и в середине мая мы наблюдали растянутое распределение в пределах двух сантиметров, а в конце этого месяца все нематоды снова оказались возле самой поверхности грунта. Подобные миграции мы вызывали в эксперименте, регулируя температуру грунта: при $+4^{\circ}\text{C}$ нематоды мигрировали вглубь, а при $+7^{\circ}\text{C}$ — собирались у поверхности.

ГЛАВА VI. МЕЛКОМАСШТАБНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *M. vivipara*

Анализ микрораспределения *M. vivipara* и других нематод в масштабе нескольких квадратных сантиметров с использованием методики, предложенной Ю.Э. Романовским и А.В. Смуровым, показал, что животные размещены агрегированно. Размер агрегаций *M. vivipara* в июне на верхнем горизонте — $12-16\text{ см}^2$, и в августе на среднем и верхнем горизонтах — 12 см^2 . Соотношение плотностей в скоплении и на фоне было постоянным в пространстве и во времени как у *M. vivipara*, так и у остальных нематод, при том что средняя плотность существенно варьировала (рис. 7).

С помощью формулы, предложенной Ю.Э. Романовским (1979), была вычислена относительная ошибка оценки средней плотности всех нематод и отдельно *M. vivipara* для двух схем отбора проб, которые были использованы нами при количественных съемках: 10 проб по 4 см^2 и 4 проб по 10 см^2 . Выяс-

нилось, что в обоих случаях точность была достаточной для оценки плотности поселения.

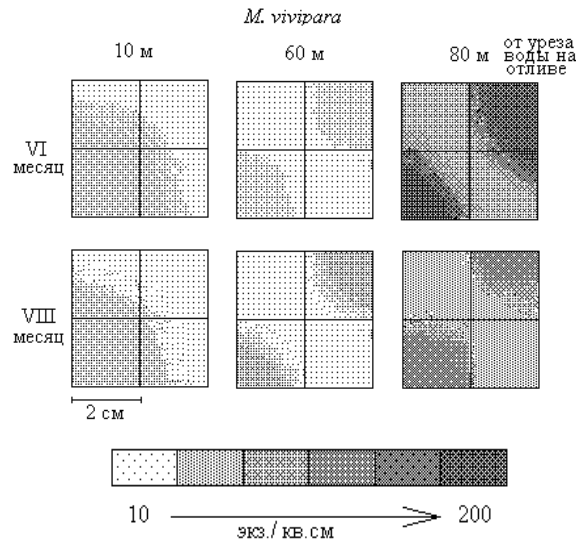


Рис. 7. Схема: размер скоплений и плотность нематод в них.

ГЛАВА VII. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СОСТАВА И ПЛОТНОСТИ ПОСЕЛЕНИЯ *M. vivipara* И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Сезонные явления в поселениях беломорских *M. vivipara* мы изучали на двух пляжах: на одном — в течение одного года, и на другом — два года с интервалом в 10 лет. Анализ годовой динамики плотности поселения, соотношения количества личинок и взрослых нематод, размеров личинок, содержимого половых путей самок, а также наблюдения за эмбриональным развитием этих нематод при разных температурах в лабораторных условиях позволили нам реконструировать последовательность репродуктивных событий в природном поселении этого вида (рис. 8).

Выяснилось, что в течение года друг друга последовательно сменяют три генерации *M. vivipara*: летняя, которая существует 4 месяца (с конца мая по сентябрь), осенняя (с сентября по декабрь) и зимняя (с декабря по май), и жизненный цикл этого вида составляет 4 месяца в летне-осенний период и 6 месяцев зимой. Полной синхронизации в природном поселении *M. vivipara* нет, генерации отчасти перекрываются. Частичная синхронизация осуществляется климатическими факторами: 1) в мае, когда после схода льда благо-

даря прогреву литорали увеличивается темп размножения; 2) в ноябре при осенней депрессии численности, которую вызывают резкие колебания температуры грунта; 3) в декабре, когда после осенней депрессии темп размножения снова повышается благодаря стабилизации условий обитания, связанной с формированием ледового покрова и миграцией нематод в толщу грунта.

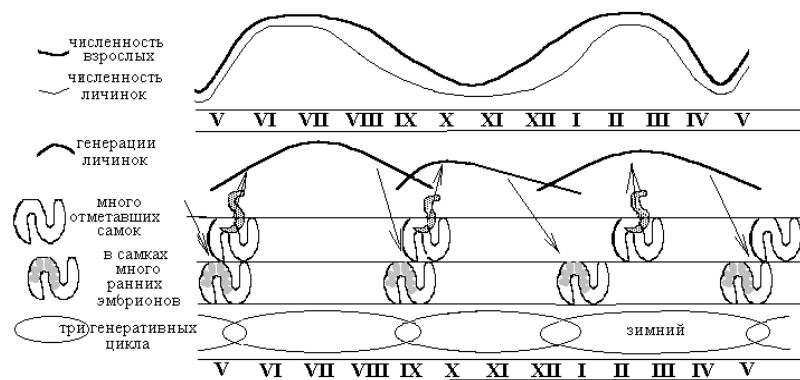


Рис. 8. Реконструкция репродуктивных событий в кислогубском поселении *M. vivipara*: динамика численности, продолжительность развития личинок и объем личиночного пула, периоды, когда в поселении появляется много отметающих самок и самок с большим количеством эмбрионов на ранних стадиях развития.

Зимняя генерация *M. vivipara* развивается в совсем иных условиях, чем летняя. Летом эти нематоды живут возле поверхности осадка и температура в слое обитания выше $+10^{\circ}\text{C}$, а зимой размножение и рост личинок проходят при отрицательной температуре и в глубине грунта. При этом зимняя генерация достигает такой же численности, как и летняя.

Среди морских нематод, у которых изучены репродуктивные циклы, немало таких, у кого за год проходит две волны численности, в частности — у некоторых нематод с песчаной литорали Северного моря: *Enoploides spiculohamatus*, *Oncholaimus brachycercus*, *Theristus blandicor*, *Daptonema setosum*, *Viscosia viscosa*, *Paracyatholaimus proximus* (Skoolmun, Gerlach, 1971). Но *M. vivipara* — первый вид, для которого показано, что генерации развиваются в столь контрастных условиях.

ГЛАВА VIII. ИЗУЧЕНИЕ ПАССИВНОГО ПЕРЕНОСА СВОБОДНОЖИВУЩИХ ЛИТОРАЛЬНЫХ НЕМАТОД ПРИДОННЫМИ ВОДНЫМИ ТЕЧЕНИЯМИ

Поскольку при изучении морфологической изменчивости *M. vivipara* мы определили, что между нематодами этого вида с разных пляжей есть различия, и черви с участков литорали, разделенных расстоянием 1-2 км могут стабильно различаться по морфологии, нас заинтересовало: а нет ли между такими поселениями обмена особями? Перемещение животных мейобентоса возможно на обрывках макрофитов, на поверхностной пленке, во льду, и в толще воды (Palmer, 1988). Нематоды изучаемого вида не живут на участках литорали, заросших фукусом, и, по некоторым сведениям, не мигрируют на их обрывках (В.О. Мокиевский, личное сообщение). Они избегают вмержания в лед во время формирования ледового покрова, так как до этого осенью мигрируют в толщу грунта; их иногда встречали в литоральном льду, но в незначительных количествах (А.В. Чесунов, личное сообщение).

Мы исследовали поверхностную пленку с пеной, которая иногда образуется на поверхности морской воды во время штиля, и нематод там не нашли. В толще воды во время шторма мы нашли некоторое количество нематод, но *M. vivipara* там были только мертвые или поврежденные. В планктонных пробах, взятых вдали от берега, мы обнаружили 16 видов нематод (от 2 до 54 экз./м³), и большая их часть — литоральные. Изучаемый нами вид тоже был найден, но единично и в виде полуразрушенных останков. Таким образом, водный перенос литоральных нематод в Белом море существует, но расселение *M. vivipara* таким путем маловероятно.

Опыты с установкой ловушек на литорали показали, что в них чаще всего оказываются нематоды, которые обитают рядом с местом установки ловушек. Но иногда в них попадают и виды, принесенные с других пляжей. По частоте попадания в ловушки, которая пропорциональна миграционной активности, мы проранжировали нематод из сообщества *M. vivipara* и для каждого вида рассчитали количество приливно-отливных циклов, которое необходимо для того, чтобы нематоды заселили безжизненный субстрат до такой же плотности, какая существует в природном сообществе, при условии, что заселение идет исключительно водным путем и условия на пляже всегда такие же, как были во время экспонирования ловушек. Оказалось, что *M. vivipara* — один из самых оседлых видов, и ему для этого понадобится более двух тысяч циклов, или более двух лет. В то же время среди нематод этого сообщества есть такие виды (*Oncholaimidae* gen. sp., *Desmodora communis*, *Timmia acuticauda*, которым для заселения потребуется всего

несколько десятков приливно-отливных циклов. В опытах по определению скорости оседания нематод в столбе воды мы обнаружили, что некоторые литоральные виды нематод способны активно плавать (*T. acuticauda* и другие мелкие виды из отр. Chromadorida), могут подолгу находиться в воде, а значит — течения могут переносить их на большие расстояния. Предельная высота над грунтом, на какой были встречены нематоды — 15 см, это меньше, чем у других представителей мейобентоса, многие из которых способны подниматься существенно выше (*Turbellaria*, *Harpacticoidea*, *Chironomidae* — до полуметра), а молодь моллюсков *Hydrobia ulvae* может совершать далекие миграции, собираясь в больших количествах на поверхностной пленке (А. Удалов, личное сообщение; собственные данные).

Взрослые *M. vivipara*, помещенные в воду, оседают на дно со скоростью около 1 см/сек, у самок скорость немного больше, чем у самцов. Оказавшись в воде, они могут свертываться в компактный клубок и тем самым ускоряют падение. У личинок скорость оседания меньше, и чем мельче личинки, тем медленнее они падают на дно. При такой скорости оседания приливно-отливные течения со скоростями порядка 1-10 мм/сек смогут отнести взрослую нематоду, по какой-то причине оказавшуюся в воде на предельной высоте их встречаемости (15 см), на расстояние около 15 см, и миграции за пределы пляжа с длиной и шириной, измеряемой десятками метров, маловероятны. Ювенильные особи длиной менее 0,5 мм (недавно родившиеся) оседают со скоростью вдвое меньшей, чем половозрелые *M. vivipara*. Следовательно, личинки этого вида могут быть при расселении пионерами, по крайней мере, в пределах пляжа.

Таким образом, изучаемый нами вид — животное очень оседлое. Он не совершает горизонтальных сезонных миграций по литорали, в поведении *M. vivipara* есть ряд особенностей, которые позволяют этим червям избегать перемещений. Они активно зарываются в грунт и с помощью секрета хвостовой железы склеивают песчинки в тяжелые гирлянды, по весу во много раз превосходящие самих червей. Так они не только заякориваются сами, но и закрепляют грунт, в котором обитают. Зимой *M. vivipara* избегают вмерзания в лед, поскольку мигрируют в толщу грунта. Но нам известна одна причина, по которой нематоды этого вида могут оказываться вне грунта: это опреснение.

Морские нематоды при опреснении теряют подвижность, под действием внутреннего тургора распрямляются, и, если момент опреснения совпадет со штормовой погодой, могут быть вымыты из грунта. Разные виды нематод

из литорального сообщества среднезернистых песков обездвигиваются с разной скоростью. Из изученных нами пяти видов дольше всех сохраняют подвижность в пресной воде самые крупные нематоды — *Enoplus demani*, а остальные становятся неподвижными через 0,5-2 минуты. Мы определили, при какой максимальной солености черви могут обездвигиваться так же быстро, как в пресной воде, и у разных видов этот порог был разным. Самой выносливой оказалась *Anoplostoma rectospiculum* (7‰), самой чувствительной — *Monopostia octalata* (более 14‰). *M. vivipara* в этом ряду оказалась посередине: ее самки быстро обездвигиваются при 10‰, самцы при 8‰, а личинки выдерживают понижение солености до 7‰.

Таким образом, опреснение до 10‰ (вдвое разбавленная морская вода) может быть одной из причин вымывания червей из грунта, и, если это произойдет при сильном волнении, нематоды могут быть вынесены за пределы пляжа. Попав в морскую воду, они через некоторое время вновь обретут способность двигаться (на это понадобится примерно столько же времени, на сколько черви были обездвигиваны), осядут на дно, но если это произойдет за пределами литорали, то они будут обречены: *M. vivipara* в сублиторали поселений не образуют. Те немногие встречи нематод этого вида в пробах из сублиторали, где они иногда единично встречаются, видимо, объясняются именно такими причинами. Сублитораль для этого вида — зона стерильного выселения.

Таким образом, обмен особями между разными, даже соседними пляжами, очень маловероятен, и границы пляжей являются в то же время и границами популяций.

ГЛАВА IX. РОЛЬ *M. vivipara* В ПИТАНИИ МОЛОДИ ПОЛЯРНОЙ КАМБАЛЫ

Наука располагает множеством данных о том, что животные из морского мейобентоса могут служить кормом для более крупных организмов, но как правило, хищников интересуют не нематоды, которые в природных сообществах доминируют, а ракообразные (Gee, 1989; Hedqvistjohnson & Andre, 1991; Nilsson et. al., 1993; Ylafsson et al., 1993; Olafsson et. al, 1997). Питание сеголеток полярной камбалы *Liopsetta glacialis* нематодами на беломорской литорали — один из немногих случаев, когда хищники избирательно питаются нематодами (Азаров, 1963; Диденко, 1993, 1994). Однако, что это за нематоды, не было известно.

Анализ содержимого желудков сеголеток полярной камбалы, отловленных на песчано-илистой литорали в Ермолинской губе Кандалакшского залива

(окрестности ББС МГУ), показал, что в 70% желудков встречаются нематоды, и в половине случаев они были самыми многочисленными объектами. 94% всех съеденных нематод составлял *E. demani* — самая крупная из литоральных нематод, которая в природных сообществах никогда не бывает многочисленной. Рыбы выбирали самых крупных представителей этого вида длиной более 4 мм, которые в природе составляют обычно не более половины популяции. Другие нематоды в пищевых комках встречались редко. На долю *M. vivipara* пришлось около 3% от общего количества съеденных нематод, и нас заинтересовало, случайность ли это?

Эксперимент по кормлению сытых и голодных мальков полярной камбалы смывом мейобентоса, состав которого был идентичен природному, и в нем практически не было крупных нематод, показал, что сытые мальки мелкими нематодами не интересуются. А голодные рыбы, напротив, их потребляли в существенных количествах. При этом доля отдельных видов в пищевых комках и в предложенном корме была разной: нематоды выбирали самых крупных нематод. В эксперименте червей длиной менее 1 мм мальки не ели. В предложенном корме было мало *M. vivipara* (около 1%), но в желудках на ее долю приходилось значительно больше — 18%, то есть в отсутствие более крупных пищевых объектов этот вид все-таки представляет для рыб интерес. У этого и других видов нематод сходной величины мальки выбирали самых крупных, взрослых особей, большая часть съеденных *M. vivipara* была длиннее 1,2 мм (рис. 9).

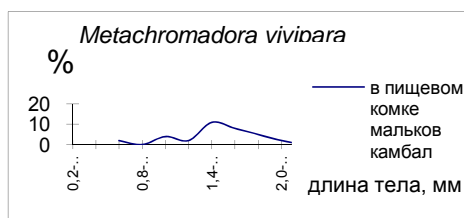


Рис. 9. Размеры *M. vivipara* из желудков мальков камбалы.

В конце эксперимента выяснилось, что у одного вида (*A. rectospiculum*) изменился размерный состав: в неиспользованном остатке корма остались только мелкие личинки. Таким образом, мы пришли к выводу, что нематоды с длиной тела 1-4 мм могут представлять интерес для мальков полярной камбалы, но только в условиях, подобных тем, что были созданы в опыте: нематоды были извлечены из грунта и легко доступны для рыб. В природ-

ных условиях черви обычно находятся в толще субстрата, и добыть их значительно труднее. Учитывая это, а также то, что сытые мальки не употребляли мелких нематод даже в опыте, мы считаем, что все литоральные нематоды, кроме *E. demani*, могут служить им только резервным кормом.

Выводы:

1. *M. vivipara* из разных поселений различаются по двум комплексам признаков:

- а) «общие размеры тела» из взаимно скоррелированных продольных измерений тела, разных его частей и вычисленных на их основе индексов. Некоторые признаки из этого комплекса сезонно изменчивы;
- б) высота зуба, длина спикул, положение вульвы на теле самки, длина супплементарного ряда и количество супплементарных органов. Эти признаки, не зависят друг от друга.

Морфометрические различия между нематодами с разных пляжей свидетельствуют о существовании обособленных пространственных внутривидовых единиц — популяций, которые соответствуют поселениям этого вида на отдельных пляжах.

2. Факторами, определяющими распределение *M. vivipara* на литорали Белого моря (при сходном характере и составе грунта) являются:

- а) для географического распространения — прибойность и опреснение;
- б) для вертикального распределения в толще грунта — вертикальная температурная стратификация грунта.

3. Демографическая структура и жизненный цикл *M. vivipara* в условиях Белого моря подвержены сезонной динамике.

- а) Динамика плотности поселения имеет двухволновой характер, за время зимней волны проходит развитие одной генерации, за время летней — две.
- б) Продолжительность жизненного цикла в условиях Белого моря — около 4 месяцев в безледный период и 6 месяцев зимой.

4. Нематоды литорального мейобентоса, в том числе *M. vivipara*, способны совершать пассивные водные миграции. *M. vivipara* — один из самых оседлых видов донных нематод, обитающих в литоральном грунте.

- а) Поселения на разных, даже соседних пляжах в значительной степени изолированы друг от друга, что позволяет определить их как популяции.

- б) Личинки менее устойчивы к вымыванию из грунта по сравнению со взрослыми особями и могут быть пионерами при распространении в пределах пляжа.
5. Для мальков полярной камбалы большая часть нематод мейобентоса длиной от 1 до 4 мм, и в том числе *M. vivipara*, могут служить:
- а) в природных условиях — лишь резервным кормом;
 - б) в экспериментальных условиях — существенной частью рациона.
- Выборочное поедание самых крупных особей может влиять на размерную, а вместе с ней и на возрастную структуру некоторых видов нематод.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

ПУБЛИКАЦИИ В РЕЦЕНЗИРУЕМЫХ ИЗДАНИЯХ:

1. Чесунов А. В., Краснова Е. Д. К морфологии и синонимии свободноживущей нематоды *Chromadoropsis vivipara* (Chromadoria, Desmodorida, Spiriniidae) из Белого моря.— Зоологический журнал // 1985, 64 (3): 347—357.
2. Krasnova E. D., Pegova A. N. Morphological difference between two population types of free-living marine nematoda *Metachromadora (Chromadoropsis) vivipara* De Man, 1907 (Desmodorida, Spiriniidae) // Russian Journal of Nematology, 1996, 4 (1): 87—88.

ПУБЛИКАЦИИ В РЕДАКТИРУЕМЫХ СБОРНИКАХ:

1. Краснова Е. Д. Пространственная организация поселения свободноживущей нематоды *Chromadoropsis vivipara*.— Материалы научной конференции Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ имени М. В. Ломоносова 17—18 августа 1996 года. — М.: Изд. Беломорской биол. ст. Моск. ун-та, 1997: 19—21.
2. Краснова Е. Д. О возможности пассивного переноса свободноживущих литоральных нематод придонными водными течениями.— Материалы научной конференции, посвященной 60-летию Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова Московского Государственного Университета им. М. В. Ломоносова ББС МГУ 12—13 августа 1998 года. — М., изд. ББС МГУ, 1998: 46—48.
3. Краснова Е. Д. Литоральный мейобентос в прибрежном планктоне.— Материалы V научной конференции Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова Московского Государственного Университета им. М. В. Ломоносова ББС МГУ 12—13 августа 1998 г. — М.: Русский университет, 1999: 38—40.

4. *Краснова Е. Д., Воеводин Д. Н.* Размерная избирательность в питании молоди полярной камбалы свободноживущими нематодами.— Материалы II научной конференции Беломорской биологической станции имени Н. А. Перцова МГУ имени М. В. Ломоносова 10—11 августа 1997 года. — М.: Изд. Беломорской биол. ст. Моск. ун-та, 1997: 42—44.
5. *Краснова Е. Д., Воронов Д. А.* Морфометрическая изменчивость свободноживущей нематоды *Chromadoropsis vivipara* De Man, 1907.— Сборник статей участников V научной конференции Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова Московского Государственного Университета им. М. В. Ломоносова ББС МГУ 10—11 августа 2000 г.— М., Русский университет, 2001: 10—17.

СПИСОК ТЕЗИСОВ ДОКЛАДОВ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. *Краснова Е. Д., Бубнова Н. П.* Жизненный цикл нематоды *Chromadoropsis vivipara* на литорали Кислой губы Кандалакшского залива Белого моря.— Тез. докл. 2-й научно-технической конференции молодых специалистов ЦВГМО.— Москва: ЦВГМО, 1982: 25—27.
2. *Краснова Е. Д., Бубнова Н. П.* О репрезентативности отбора проб, необходимых для оценки плотности нематод.— Тез. докл. 2-й научно-технической конференции молодых специалистов ЦВГМО.— Москва: ЦВГМО, 1982: 27—28.
3. *Краснова Е. Д.* Развитие эмбрионов свободноживущей морской нематоды *Chromadoropsis vivipara* de Man при разных температурах.— Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Мат. докл. конфер. — С.-Петербург, 1995: 73—74.
4. *Краснова Е. Д., Пегова А. Н.* Межпопуляционные различия свободноживущей нематоды *Chromadoropsis vivipara* de Man из местообитаний с разной антропогенной нагрузкой.— Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря Мат. докл. конфер. — С.-Петербург, 1995: 74—75.
5. *Krasnova E. D., Pegova A. N.* Morphological difference between two population types of free-living marine nematode *Metachromadora (Chromadoropsis) vivipara* De Man, 1907 (Desmodorida, Spiriniidae).— First English Language Int. Symp. held in the Zoological Inst. RAS, 23—30 Sept. 1995: Abstracts of papers and index to abstracts. — St.Petersburg, 1995: 45—46.
6. *Krasnova E. D., I. A. Molokanova.* Morphological variability of littoral nematode *Metachromadora vivipara* de Man, 1907 (Chromadoria, Desmodorida) from dif-

- ferent localities.— Second english language international nematology symposium of the Russian society of nematologists. 23—30 August, 1997: Abstracts. — Moscow, Russia, 1997: 14.
7. *Краснова Е. Д.* Пассивные горизонтальные миграции у литоральных нематод.— Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Материалы VII Международной конференции, сентябрь 1998 г., Архангельск. — С.-Пб., 1998: 90—91.
 8. *Краснова Е. Д.* Пространственная структура поселений литоральной нематоды *Chromadoropsis vivipara* de Man, 1907 в Кандалакшском заливе Белого моря // II Международный семинар «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей. Кандалакша, 3—5 августа 1997 г.»: Мат-лы докл. — С.-Пб.: изд. РГГМИ, 1998 : 76—77.
 9. *Краснова Е. Д.* О возможности переноса литоральных нематод водными течениями.— Современное состояние планктона и бентоса, проблемы сохранения биоразнообразия арктических морей: Тез. докл. междунар. конф., г. Мурманск, 27—20 апреля 1998 г. — Мурманск: ООО «МИП—999», 1998: 59—60.
 10. *Краснова Е. Д., Воеводин Д. Н.* Питание молоди полярной камбалы в литоральном садке и ее воздействие на прибрежный мейобентос Белого моря (район Великой Салмы).— Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Материалы VII Международной конференции, сентябрь 1998 г., Архангельск. — С.-Пб., 1998: 162—163.
 11. *Краснова Е. Д., Молоканова И. А.* Изменчивость морфологических признаков у беломорской свободноживущей нематоды *Metachmadora vivipara* De Man, 1907.— Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Материалы VII Международной конференции, сентябрь 1998 г., Архангельск. — С.-Пб., 1998: 92—93.
 12. *Krasnova E. D., I. A. Molokanova.* Morphological variability of littoral nematode *Metachromadora vivipara* de Man, 1907 (Chromadoria, Desmodorida) from different localities.— Russian Journal of Nematology, 1998, 6 (1): 65—66.
 13. *Краснова Е.Д., Бээр Т.Л.* Свободноживущие нематоды в беломорском планктоне.— В сб. “Проблемы изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря”, СПб., 2001: 85—86.