

Экология наземных тихоходок (*Tardigrada*): аутэкологический аспект

А.М. Авдонина

Владимирский филиал Российской академии народного хозяйства и государственной службы при Президенте Российской Федерации, ул. Горького, 59А, Владимир 600017, Россия.

e-mail: aaleksandra@mail.ru

РЕЗЮМЕ: Представленный обзор обобщает аутэкологические данные по наземным видам тихоходок за последние 100 лет, систематизирует результаты исследований воздействия на тардиград различных факторов среды и адаптаций к ним этих удивительных животных. Аутэкологические исследования тардиград не только помогают понять наблюдаемое распределение тихоходок в ныне существующих биотопах, но и показывают потенциальные возможности этих животных. Экстраординарная выносливость тихоходок к ионизирующему излучению, высокому давлению, низким температурам в состоянии ангидробиоза дает ученым ключ к решению проблемы выживания организмов во внесемных условиях. Несмотря на высокую толерантность тардиград к антропогенным воздействиям, таким как влияние выбросов транспорта, промышленное загрязнение, рубки леса, пожары и т.п., многие из этих факторов существенно меняют количественный и качественный состав фауны тардиград, что позволяет использовать тихоходок в качестве биоиндикаторов загрязнения атмосферного воздуха, в частности, диоксидом серы и соединениями тяжелых металлов.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: тардиграды (*Tardigrada*), тихоходки, экология, аутэкология, экологический фактор, влажность, кислород, температура, свет, высота, давление, ионизирующее излучение, пища, космос, ангидробиоз.

Ecology of the terrestrial and freshwater tardigrades (*Tardigrada*): autecological aspect

A.M. Avdonina

The Russian Academy of Economics and Public Administration under the President of the Russian Federation, Vladimir branch, Gorkogo Str. 59A, 600017 Vladimir, Russia.

e-mail: aaleksandra@mail.ru

ABSTRACT: This review generalizes the autecological data on terrestrial and freshwater tardigrades for the 100 past years, systematizing the research results showing the influence of the various environmental factors on tardigrades and adaptations of these amazing animals. Autecological researches help to understand the distribution of tardigrades in recent conditions, and also show the potential of these animals. The extraordinary tardigrade tolerance to ionizing radiation, high pressure and low temperatures in the anhydrobiosis gives the key to solve the problem of organism survival in extraterrestrial environments. In spite of the high tolerance to the significant anthropogenic exposure, such as

influence of transport emissions, industrial pollution, cuttings, fires, etc., many among them change the quantitative and qualitative composition of tardigradofauna. Therefore Tardigrada can be used as biological indicators of air pollution, particularly by the sulfur dioxide and the heavy metals.

KEY WORDS: tardigrades (Tardigrada), ecology, autecology, ecological factor, moisture, oxygen, temperature, light, altitude, radiation, food, space, anhydrobiosis.

Введение

«...Тихоходки происходят от вымерших в настоящее время древних членистоногих. Это все, что о них знают. Существуют наземные тихоходки, живущие во мху. На своих восьми культах они относительно неподвижны. Один из их обитающих в море родственников, «водяной медведь», живет в песке и питается органическими остатками, приносимыми течением...» — писал в 1970 г. журнал «Наука и жизнь» (Аноним, 1970). Безусловно, в настоящее время знания об интереснейшей группе организмов, открытой во второй половине XVIII века итальянским ученым Ладзаро Спалланцани (Lazzaro Spallanzani), не исчерпываются этими скромными сведениями. Джон Мюррей (John Murray), Эрнст Маркус (Ernst Marcus), Джузеппе Рамазотти (Giuseppe Ramazzotti), Вальтер Мауччи (Walter Maucchi), Владимир Иванович Бисеров — это лишь несколько имен в ряду ученых, посвятивших жизнь изучению тардиград.

Тихоходки, или «водные медвежатки», как называл их Эрнст Маркус (Marcus), — первичноротые двустороннесимметричные многоклеточные животные, выделенные в самостоятельный тип итальянским ученым Дж. Рамазотти (Ramazzotti) в 1962 г. В современной систематике на основании изучения структуры кутикулы описывают 3 таксона в ранге класса. К гетеротардиградам (Heterotardigrada Marcus, 1927) принадлежат, главным образом, морские и «панцирные» наземные тихоходки. Эутардиграды (Eutardigrada Marcus, 1927) — преимущественно пресноводные и «голые» наземные виды. Класс Мезотардиграды (Mesotardi-

grada Rahm, 1937) представлен единственным видом, *Thermozodium esakii* Rahm, 1937 (nomen dubium) из горячего источника в Японии (установление валидности этого таксона затруднено из-за отсутствия типовых экземпляров и разрушения места обнаружения в результате землетрясения) (Ramazzotti, Maucchi, 1983).

К настоящему моменту описано более 1000 видов тардиград. Эти многоклеточные животные известны своей способностью впадать в криптобиоз. Тело, у большинства видов длиной менее 1 мм, разделено на 5 сегментов: один головной и четыре несущие по паре ног с коготками и/или присасывательными дисками.

Тихоходки — широко распространенный в природе таксон — заселяют как водные местообитания (пресноводные и морские), так и многообразные наземные субстраты. Пресноводные тардиграды заселяют водоросли, мхи и иную водную растительность, ил и органические остатки (детрит) в лужах, прудах, озерах, реках и других пресноводных водоемах любых размеров. Места обитания собственно наземных тихоходок — мхи, лишайники, печеночники, почва и опад (подстилка). Численность тихоходок может быть так велика, что они доминируют в некоторых биоценозах.

Тихоходки — консументы, активно питающиеся как бактериями и растительными материалами, так и животными: коловратками, нематодами, простейшими, другими тихоходками (Монаков, 1998). В свою очередь, тардиграды являются пищей для хищных нематод, клещей и некоторых других беспозвоночных. Тихоходки могут вести паразитический образ жизни или выступать

в роли хозяев для паразитирующих на них споровиков, грибов или простейших.

Отмечалось (например, Nelson, 1975a), что традиционно специалистов, изучающих тардиград, интересует, прежде всего, систематика группы, в то время как экологических исследований явно недостаточно. Между тем едва ли не каждая фаунистическая работа, так или иначе, касается экологии изучаемого объекта (Dastych, 1985; Ковальчук, 1987; Biserov, 1996 и др.). В этом смысле показательны работы Дж. Мюррея (John Murray), который еще в 1907 г. отмечал, что «многие виды имеют ограниченную область распространения, это обеспечивает то, что каждый регион со своим набором условий имеет собственную фауну тихоходок» (Murray, 1907: 58).

Аутэкологические исследования наземных тардиград

Действие на тихоходок некоторых экологических факторов

Более или менее детально изучено влияние на тихоходок таких экологических факторов как влажность, содержание кислорода в среде, температура, пища. Часть аутэкологических исследований носит комплексный характер, ставя целью определить, если возможно, факторы среды, которые влияют на распределение тихоходок (Nelson, 1975a; Wright, 1991; Collins, Bateman, 2001; Convey et al., 2002; Guil et al., 2009; Simmons et al., 2009 и др.).

Среди антропогенных факторов исследовано действие некоторых химических веществ: нефти (Kraft, 1994), соединений тяжелых металлов (Biserov, 1996; Vargha, 1997; Vargha et al., 2002), биоцидов (Iharos, 1975; Jonsson, Guidetti, 2001), в том числе ДДТ (Barrett, Kimmel, 1972). Изучено также влияние на тихоходок дорожного транспорта (Vargha, 1998) и сплошных рубок леса (Sohlenius, 1982).

Несмотря на способность тардиград переносить значительные колебания ряда фи-

зико-химических факторов, отмечена возможность использования этих организмов в качестве биоиндикаторов состояния наземных экосистем (Ito, 1986; Vargha, 1997; 1998; Vargha et al., 2002).

Влажность

Условия увлажнения мест обитания наземных тардиград определяются большим числом факторов, таких как особенности внутренней структуры субстрата, осадки (дождь, снег, туман, роса), испарение, транспирация, ветер, температура, солнечная радиация и т.п.

Адаптацией к недостатку влаги является ангидробиоз, делающий возможным проживание видов в условиях изменяющейся влажности, в частности, в наземных субстратах (Somme, 1996). В последнее время достаточно подробно изучаются физиологические основы ангидробиоза (Rebecchi et al., 2007; Hengherr et al., 2008a; 2008b; Neumann et al., 2009 и др.). Когда тихоходки впадают в состояние ангидробиоза, формируется «бочонок», образованию которого способствуют структурные адаптации кутикулы (Wright, 1988). Для перехода в это состояние необходимы медленная дегидратация, накопление трегалозы для стабилизации фосфолипидов и белков. Выделение восков на поверхность кутикулы понижает испарение. В состоянии ангидробиоза в теле тихоходки сохраняется 5–15% начального количества воды (Somme, 1996).

Толерантность яиц и эмбрионов к высушиванию изучена хуже. Изучение *Milnesium tardigradum* Doyere, 1840 на пяти различных стадиях эмбрионального развития показало, что организмы на начальных стадиях онтогенеза были весьма чувствительны к сушке, и чем более развитым становился эмбрион, тем лучше была его способность выживать при высушивании (Schill, Fritz, 2008). Исключение составляют ангидробиотические яйца тардиград, которые способны выдерживать более долгий период иссушения, чем взрослые обезвоженные животные (Guidetti, Jonsson, 2002).

Влажность — наиболее важный фактор, который регулирует распределение наземных тардиград. Однако избыточный полив субстрата водой не только не показал ожидаемого роста численности и плотности популяций *Richtersius coronifer* (Richters, 1903) и *Echiniscus spiniger* Richters, 1904, а наоборот, продемонстрировал снижение этих показателей (Jonsson, 2007a). Видимо, каждому наземному виду для существования требуется определённая достаточная, но не избыточная влажность среды. На этом основании выделяют следующие экологические группы тардиград (Iharos, 1963; Ramazzotti, 1972; Dastych, 1980; Semeria, Elin, 1989 и др.):

1. Ксерофильные (встречаются в сухих субстратах, например, в сухих мхах, лишайниках).
2. Эвритопные (встречаются во всех типах наземных субстратов).
3. Гигрофильные (обитатели влажных субстратов, например влажных мхов).
4. Гидрофильные (обитатели водной среды, гидробионты).

Кислород

Кроме влажности, тардиграды чрезвычайно чувствительны к содержанию свободного кислорода в окружающей среде. Видимо, поэтому они встречаются на поверхностных почвенных пробах чаще, чем на глубине (Neher et al., 2009), в альфа-мезосапробной зоне водоемов чаще, чем на сильно загрязненных участках (Ковальчук, 1987). В наземно-воздушной среде на количество кислорода значительно влияют фотосинтез и движение воздуха. Ветровое воздействие увеличивает газообмен, влияя на кислородное снабжение, процесс дегидратации мха и микрофауну. К сожалению, зависимости между колебаниями количества кислорода, экологическими предпочтениями тардиград и изменением их вертикального распределения и перемещений в пределах субстрата еще не были проанализированы достаточно подробно (Ramazzotti, 1972). В водной среде со способностью выдерживать аноксию

(отсутствие кислорода) связано разделение экологических ниш тардиград. Например, в антарктических озерах один из видов рода *Isohypsibius* Thulin, 1928 предпочитает глубокие котловины, выдерживая длительную зимнюю аноксию, другой доминирует на мелководьях, свободных ото льда (McInnes, Ellis-Evans, 1990). В условиях дефицита кислорода тихоходки увеличиваются в размерах, раздуваются и не двигаются (Nelson, 1991). Для тардиград в состоянии криптиобиоза присутствие кислорода в среде может являться летальным фактором (Nelson, 1975b).

Температура

Ангидробиоз является адаптацией к перенесению не только иссушения, но и критических температур. Например, гидратированные экземпляры изученных гренландских и антарктических видов тихоходок быстро умирали при -180°C , тогда как дегидратированные показали хорошую выживаемость в течение 14 дней при -180°C и даже в течение 3040 дней при -22°C . Видимо, тардиграды могут перезимовывать как в замороженном состоянии, так и в состоянии ангидробиоза, но в последнем случае они показывают лучшие адаптивные возможности (Somme, Meier, 1995; Somme, 1996).

Тихоходки не выдерживают быстрое замораживание до -20°C , поскольку не испытывают таких колебаний (от $+4^{\circ}\text{C}$ до -20°C за 10–15 мин) ни в водной, ни даже в менее стабильной наземной среде (McInnes, Ellis-Evans, 1987). При медленном понижении температуры животные успевают синтезировать криопротекторы, позволяющие им выживать даже при значительном похолодании (Hengherr et al., 2009a).

Эу- и гетеротардиграды хорошо переносят действие высоких температур — до 80°C . При нагревании выше 100°C смертность резко возрастает (Hengherr et al., 2009b).

Широкий диапазон толерантности по температуре определяет широкое распространение видов, например, как в случае *Borealibius zetlandicus* (Murray, 1907) (Rebecchi et al., 2009a).

Температура может являться фактором, запускающим и останавливающим диапаузу и процесс образования цист (Guidetti et al., 2008).

Высота местности над уровнем моря

Сама по себе высота не является экологическим фактором. Ее влияние на организмы проявляется опосредованно, через совокупное действие таких факторов как давление, влажность и т.д. Зависимость фауны тардиград от высоты исследовали неоднократно (Bertrand, 1975a; 1975b; Nelson, 1975a; Dastych, 1980, 1985, 1987; Beasley, 1988; Kathman, Cross, 1991; Garitano-Zalava, 1994 и др.). Первые попытки таких исследований были сделаны в Испании (Rodriguez-Roda, 1951). На основании данных встречаемости тардиград показано, что высота имеет определяющее значение для их распределения, число видов растет с увеличением высоты до 2000 м н.у.м. и уменьшается выше. Д. Нельсон допускает корреляцию между частотой встречаемости некоторых видов тихоходок и высотой, имея в виду, что существенный вклад в высотную стратификацию видов вносит влажность среды, связанная с изменениями температуры и количества осадков на разных высотах (Nelson, 1975a).

В обширных исследованиях тардиград Польши (Dastych, 1980) и Западного Шпицбергена (Dastych, 1985) отмечено, что высота влияет на распределение тихоходок, но неодинаковым образом. Если с увеличением высоты в Польше число видов незначительно уменьшается, а число особей растет, то на Шпицбергене и тот, и другой показатели снижаются. Максимум обнаруженных видов и особей в обоих исследованиях приходится на диапазон высот 1000–2000 м н.у.м.

Некоторые исследователи полагают, что есть определенные виды, всегда обнаруживаемые на высоте более 500 м н.у.м. (т.н. альпийские, или горные, виды) (Ramazzotti, Maucsi, 1983). Х. Дастих (Dastych, 1988) предлагает выделять в зависимости от высоты обнаружения низинные (долинные), плоскогорные, предгорные, горные, альпийские

(высокогорные) виды. Однако часто для одного и того же вида разные авторы отмечают разную высоту обнаружения, например, для *Macrobotus harmsworthi* Murray, 1907 (Bertrand, 1975a; Nelson, 1975a; Ramazzotti, Maucsi, 1983; Dastych, 1985; Dastych, 1987; Beasley, 1988). Это связано, вероятно, с ошибочным определением видов, различиями в технике сбора проб, аналитических методах, интерпретации данных или географическом положении.

Описанные выше исследования носили качественный характер и не привлекали математические методы для выявления предполагаемой связи количества и видового разнообразия тихоходок с высотой над уровнем моря. Результаты использования методов статистики показали, что распределение и обилие этих организмов не зависит от высоты. Например, бриофильные тардиграды обнаружены в Гималаях на высоте 6600 м н.у.м. и предположительно будут встречены на любой высоте, где есть мох (Kathman, Cross, 1991).

Экспозиция склона

Экспозиция склона, где находится субстрат, как и высота, сама не является экологическим фактором, а влияет опосредованно, через совокупное действие таких факторов как температура, влажность и т.д. Интенсивность освещения и величина аккумулятивной солнечной радиации зависят от ориентации склонов. Северные накапливают меньше энергии, чем южные, поэтому там ниже максимальные температуры. В Татрах Х. Дастих выделяет экологические группы тардиград в зависимости от экспозиции склона (Dastych, 1980), но, как видно, определяются они толерантностью по отношению к температуре:

1. Холодовые стенотермные виды (оптимум расположен в зоне низких температур), встречаемые, главным образом, на участках склонов, обращенных на север, северо-восток и северо-запад.

2. Эвритермные виды, для которых обсуждаемый фактор менее важен, среди них

могут быть выделены виды, встречаемые чаще на более холодных склонах, типично эвритермные виды и встречаемые чаще на более теплых склонах.

3. Тепловые стенотермные виды (оптимум расположен в зоне высоких температур), встречаемые, главным образом, на участках склонов, обращенных на юг, юго-восток, юго-запад.

Кроме пониженной температуры, на северном склоне ниже скорость ветра и выше атмосферная влажность благодаря осадкам, большей относительной влажности, меньшим испарению и транспирации. На склоне такой экспозиции больше число видов мхов и занятые ими площади, и тардиграды встречаются чаще (Nelson, 1975a).

Свойства субстрата

При изучении географического распространения морских гетеротардиград различия между субстратами иногда отмечаются как более важные, чем, например, влияние температуры (Renaud-Mornant, 1967, 1982; Kristensen, Higgins, 1989).

Наземные эутардиграды, обнаруженные во всех местообитаниях, где есть какая-либо влага, заселяют преимущественно бриофиты — мхи, от влажных до почти всегда сухих, и печеночники, реже встречаясь в лишайниках, подстилке и почве (Ramazzotti, Maucsi, 1983; Авдонина, 2004; Avdonina, 2006). Фаунистические работы также дают ценный материал относительно распределения тихоходок по разным видам мхов и лишайников (например, Horning et al., 1978, Everitt, 1981 и др.).

Ряд авторов усматривает приуроченность отдельных видов тардиград к определенным биоморфам мхов. Установлено, что тихоходки обычно предпочитают подушечные мхи листовым, хотя, например, у убиквиста *Macrobotus hufelandi* C.A.S. Schultze, 1833 не выявлено в этом отношении каких-либо предпочтений (Hofmann, 1987). Отмечают зависимость распределения тардиград от структуры и плотности моховой подушки (Nelson, 1975a; Hofmann, 1987; Kathman,

Cross, 1991). Возможно, именно трудность прокалывания толстых клеточных стенок стилетами объясняет низкую плотность населения тихоходок в подстилочных мхах, например, *Polytrichum*, *Chorisodontium* (Jennings, 1976). Кроме того, подушковидный мох может стать местообитанием тардиград скорее, чем тонкослойный, так как менее подвержен быстрому высушиванию (Nelson, 1975a). Отмечено, что от плотности подушки зависят её влажность и биомасса обитающих в ней тихоходок (Hallas, 1975).

По мнению других исследователей (Bertrand, 1975a, 1975b; Ramazzotti, Maucsi, 1983) любые наземные виды тардиград могут быть найдены среди мха любого вида. Использование статистических методов (анализа основных компонент и кластерного анализа) подтверждает, что распределение и обилие тихоходок не зависят от вида мха (Kathman, Cross, 1991; Romano et al., 2001).

Химическая природа субстрата играет важную роль в распределении тихоходок (Dastych, 1980; 1985; McInnes, 1991). По отношению к кислотности почвы (и содержанию в ней кальция) выделяют следующие экологические группы тардиград (Dastych, 1980; 1988; Nelson, 1991; Nelson, Marley, 2000):

1. Базифилы:

- Эукальцифильные виды (на известковых скалах).
- Поликальцифильные виды (более сильно привязаны к известковым скалам по сравнению с кислыми).

2. Мезокальцифильные виды (промежуточные виды; делятся на две подгруппы —

- виды, связанные скорее с известковыми скалами, и виды, связанные скорее с кислыми скалами).

3. Ацидофилы:

- Олигокальцифильные виды (более привязанные к кислым скалам).
- Акальцифильные виды (встречаемые на исключительно известковых участках).

Положение эпифита на стволе

Высота, на которой находится подушка мха или лишайника на стволе, может влиять

на распределение тихоходок косвенно, через уменьшение влажности воздуха и размеров эпифита по мере удаления от земли. В исследованиях при сравнении образцов мха, взятых со ствола на разной высоте, встречаемость большинства изученных видов тихоходок в пробах, взятых у основания дерева, была ниже (Nelson, 1975a; Bartels, Nelson, 2006).

Экспозиция мха на дереве, вероятно, не влияет на распределение тардиград: хотя эти животные преимущественно обнаруживаются на северной стороне дерева, они достаточно широко представлены и на южной (Nelson, 1975a).

Давление

Как показали эксперименты, в состоянии ангидроброза тардиграды способны достаточно долго (20 мин) переносить значительное повышение гидростатического давления (до 1,2 ГПа) (Horikawa et al., 2009). В инертном растворителе (перфторуглеродород C_8F_{18}) тихоходки могут выдерживать аномально высокое давление, в шесть раз превышающее давление на глубине 10 км — до 600 МПа (Seki, Toyoshima, 1998). Особи в обводненном состоянии такой выносливости не показывают.

Свет

Среди тардиград для видов с глазами длина светового дня является более важным фактором, чем даже температура, значимая для видов без глаз. В городе, где интенсивность уличных ламп больше интенсивности лунного света, день для организмов продлевается до 24 ч. В экспериментах показано, что тихоходки, живущие в освещенной фонарями зоне, еще активны, когда другие особи, ориентирующиеся только на естественное уменьшение длины дня, уже входят в предзимнюю стадию. Укорочение длины светового дня – важный фактор стимуляции продукции яиц у тихоходок, установление роли которого в инициации откладки яиц требует более детального исследования (Kinchin, 1985).

В лабораторных экспериментах показаны отрицательные реакции тихоходок на свет (*Batillipes mirus* Richters, 1909 (Pollock, 1975), *Macrobiotus hufelandi* (Beasley, 2001)), носящие скорее характер фотокинеза, нежели фототаксиса, и представляющие собой ненаправленные, случайные движения животных. Была также установлена зависимость частоты таких движений от размеров тела. Для меньших особей, у которых велико отношение площади тела к его объему, такая реакция является защитной и связана с сохранением влаги (Beasley, 2001).

Ионизирующее излучение

Эксперименты по облучению тардиград показали значительную выносливость к действию высоких доз ионизирующего излучения как гидратированных, так и обезвоженных особей (Jonsson, 2007b, Rebecchi et al., 2007). Так, особи *Milnesium tardigradum* в эксперименте выдерживали облучение 4400–5000 Гр, что в 1000 раз превышает летальную дозу для человека. Однако доза излучения свыше 1000 Гр делает тардиград стерильными (Horikawa et al., 2006). Предполагается, что высокая радиационная толерантность определяется не биохимическими протекторами, синтезирующимися в клетках при иссушении, а эффективными механизмами репарации ДНК, природа которых в настоящее время неизвестна (Jonsson et al., 2005).

Удивительная выносливость тардиград к действию таких абиотических факторов как иссушение, низкая температура и ионизирующее излучение позволяет использовать их как наиболее подходящую модель при проведении космических исследований и изучении стратегий выживания во внеземных условиях (Horikawa et al., 2008; Jonsson et al., 2008; Rebecchi et al., 2009b).

Пища

Какое количество пищи требуется тихоходке, неизвестно. Очень грубо можно считать эту величину на основании фактических размеров организма и его затрат на дыхание (затраты на рост и размножение во

внимание не принимаются). При таком подходе видно, что тардиграда поглощает массу пищи, равную массе собственного тела, каждые 12 дней (Hallas, 1975).

Для многих тардиград, потребляющих клеточный сок мхов, лишайников, пища всегда присутствует в избытке. Для видов, питающихся водорослями, грибами, бактериями, органическими остатками (детритом), или хищничающих, подобно *Milnesium tardigradum* (жертвы: нематоды, коловратки, другие тихоходки), достаточное количество пищи является необходимым условием существования и, соответственно, лимитирующим фактором (Nelson, 1975a).

В антарктических озерах отмечена приуроченность тардиград-фитофагов к многолетним водорослевым «матам» на глубине 5–8 м, где наблюдается максимальная численность этих животных (McInnes, Ellis-Evans, 1990).

Антропогенные факторы

Ряд работ посвящен изучению антропогенного воздействия на население тихоходок (Utsugi, 1986; Peluffo et al., 2006 и др.). Несмотря на то, что тардиграды способны пережить некоторые изменения среды, например, вырубку леса, в резистентном состоянии (криптобиозе) (Uhiá, Briones, 2002), многие антропогенные воздействия меняют количественный и качественный состав фауны тихоходок. В частности, отмечено, что в сельских районах тардиграды обнаруживаются более часто, чем в городах, вероятно, в связи с большим загрязнением городской среды, например, диоксидом серы (Nelson, 1975b; Semeria, 1982). Показано также снижение плотности и видового разнообразия тардиград в районах, подвергшихся загрязнению ДДТ, по сравнению с контрольными районами (Barrett, Kimmel, 1972) и лесах, подвергшихся пожару (Malmstrom et al., 2009). Эту тенденцию можно трактовать как негативную, т.к., по мнению экологов, уменьшение разнообразия системы делает ее более чувствительной к дополнительным внешним воздействиям (Одум, 1975).

Интересны работы по влиянию на тардиград соединений тяжелых металлов, таких как свинец (Vargha, 1997), никель, медь (Biserov, 1996), кадмий, хром, медь, цинк, железо (Vargha et al., 2002). Показывая высокую чувствительность к этим соединениям и диоксиду серы (SO₂), тихоходки могут использоваться как биоиндикаторы загрязнения атмосферного воздуха (Steiner, 1995; Vargha et al., 2002).

Н.Е. Ковальчук (1987) утверждает, что в водоемах роль тихоходок как биоиндикаторов невелика. Это обусловлено их способностью переносить значительные колебания ряда физико-химических факторов. Однако для наземных экосистем отмечена возможность использования тардиград (род *Diphascion* (*Adropion*) Pilato, 1987) в качестве указателя зрелости лесов (Ito, 1986) или индикатора, реагирующего на увеличение интенсивности движения транспорта изменениями численности и преобразованием состава фауны (Vargha, 1997, 1998).

Экологические ниши и экологические группы тардиград

Специфические экологические потребности организмов и диапазоны их толерантности по отношению к различным экологическим факторам определяют границы распространения отдельных видов. Как установлено Р. Уиттекером (R.H. Whittaker) и Фейрбенксом (C.W. Fairbanks), «виды различны, и распределены каждый согласно его собственным уникальным физиологическим отношениям со средой» (цит. по: Nelson, 1975a: 274), т.е. каждый занимает свою экологическую нишу, что применимо и к тардиградам.

Разделение экологических ниш по глубине, неполное и постепенное, наблюдается у тихоходок в одном из озер Антарктики. Например, в пробах с мелководного шельфа обнаружены наземные виды, тогда как виды, предпочитающие глубинные участки, отсутствуют. В пробах со средних по глубине или глубинных участков встречаются иные виды тихоходок (McInnes, Ellis-Evans, 1990).

Хотя разные виды тардиград заселяют разные местообитания, результаты большинства работ не показывают корреляции между региональными климатическими факторами (температурой, осадками, относительной влажностью) и распространением тихоходок (Авдонина, 2004; Avdonina, 2006). Основные различия в видовом составе и количестве тардиград в большей степени определяются микроклиматическими условиями внутри субстрата (Grabowski, 1994, 1995; Авдонина, 2004; Avdonina, 2006).

Эволюционно к действию разнообразных экологических факторов формируются адаптации, «подстраивающие» организм к существованию в среде с набором экологических факторов определенной интенсивности. Часто на предпочтение каких-либо мест обитания (то есть на принадлежность к той или иной экологической группе) указывает даже видовое или родовое название. Например, оба вида рода *Xerobiotus* (*xeros* — греч. «сухой», *bios* — греч. «жизнь») часто обнаруживаются в сухих местообитаниях (Bertolani, Biserov, 1996).

На основании сходных адаптаций к сходным условиям среды организмы могут быть подразделены на экологические группы. Для выделения групп и изучения экологических предпочтений тихоходок использованы различные методы, в том числе, метод основных компонент (Kathman, Cross, 1991), кластерный анализ (Kathman, Cross, 1991; Villora-Moreno, Garcia-Carrascosa, 1994; Grabowski, 1994, 1995), множественная регрессия (Wright, 1991). При изучении влияния на тардиград экспозиции склона, влажности и иссушения кластерный анализ позволил выделить группы организмов, обитающих только на кислых лесных почвах с малой инсоляцией (*Mesocrista spitzbergensis* (Richters, 1903) и *Diphascion* (*Adropion*) *scoticum* Murga, 1905), и живущих на экстремально солнечных местах с нейтральной или щелочной кислотностью и исключительно каменным субстратом (*Milnesium tardigradum*, *Ramazottius oberhaeuseri* (Doyere, 1840)).

Заключение

Накопленный за столетие опыт изучения тардиград открывает новые перспективы экологических исследований этой группы. Актуальными остаются вопросы о принципах заселения тихоходками разных типов субстратов, соотношении влияния макро- и микроклиматических условий в этом процессе.

Проблема экологической классификации тихоходок, поставленная еще в работах 1950-х гг. (например, Mihelcic, 1957), к настоящему времени не решена окончательно. Для создания единой системы экологических групп и выявления общих адаптаций по отношению к отдельным экологическим факторам требуется обобщение значительного фаунистического и экологического материала.

Важным и интересным остается вопрос о выживании тардиград в условиях антропогенного пресса. Особое значение приобретают биоиндикационные возможности этой группы. Изучение механизмов феноменальной выносливости тихоходок к действию экстремальных факторов может удивительным образом открыть новые пути освоения жизнью космического пространства и других планет.

Литература

- Авдонина А.М. 2004. Тихоходки (Tardigrada) Окско-Волжского междуречья // Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Борок: ИБВВ РАН. 22 с.
- Аноним. 1970. Живущие по лунному календарю // Наука и жизнь. № 10. С.73.
- Ковальчук Н.Е. 1987. К фауне и экологии тихоходок (Tardigrada) водоемов бассейна Днестра // Зоологический журнал. Т.66. Вып.2. С.298–301.
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 320 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 742 с.
- Avdonina A.M. 2006. Tardigrade fauna of the region between Oka and Volga rivers (Russia) and patterns of their distribution in substrates and habitats // Hydrobiologia. Vol.558. No.1. P.105–109.
- Barrett G.W., Kimmel R.G. 1972. Effects of DDT on the Density and Diversity of Tardigrades // The Proceedings of the Iowa Academy of Science. Vol.78. No.3/4. P.41–42.

- Bartels P.J., Nelson D.R. 2006. A large-scale, multihabitat inventory of the Phylum Tardigrada in the Great Smoky Mountains National Park, USA: a preliminary report // *Hydrobiologia*. Vol.558. P.111–118.
- Beasley C.W. 1988. Altitudinal distribution of Tardigrada of New Mexico with the description of a new species // *American Midland Naturalist*. Vol.120. P.436–440.
- Beasley C.W. 2001. Photokinesis of *Macrobiotus hufelandi* (Tardigrada, Eutardigrada) // *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*. Vol.240. No.3–4. P.233–236.
- Bertolani R., Biserov V.I. 1996. Leg and claw adaptations in the soil tardigrades, with erection of two new genera of Eutardigrada, Macrobiotidae: *Pseudohexapodibius* and *Xerobiotus* // *Invertebrate Biology*. Vol.115. No.4. P. 299–304.
- Bertrand M. 1975a. Repartition des tardigrades “terrestres” dans le Massif de l’Aigonal // *Vie et Milieu*. Vol.25. P.283–298.
- Bertrand M. 1975b. Les biotopes des tardigrades “terrestres” dans une hetairie du Massif de l’Aigoual (Cevennes Meridionales) // *Vie et Milieu*. Vol.25. P.299–314.
- Biserov V.I. 1996. Tardigrades of the Taimyr peninsula with descriptions of two new species // *Zoological Journal of the Linnean Society*. Vol.116. P.215–237.
- Collins M., Bateman L. 2001. The Ecological Distribution of Tardigrades in Newfoundland // *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*. Vol.240. No.3–4. P.291–297.
- Convey P., Pugh P.J.A., Jackson C., Murray A.W., Ruhland C.T., Xiong F.S., Day T.A. 2002. Response of Antarctic terrestrial microarthropods to long-term climate manipulations // *Ecology*. Vol.83. No.11. P.3130–3140.
- Dastych H. 1980. Niesporezaki (Tardigrada) Tatrzańskiego Parku Narodowego // *Monografie Fauny Polski*. Warszawa-Krakow: Państwowe wydawnictwo naukowe. 0.9. 205 s.
- Dastych H. 1985. West Spitzbergen Tardigrada // *Acta Zoologica Cracov*. Bd.28. P.169–214.
- Dastych H. 1987. Altitudinal distribution of Tardigrada in Poland // *Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs*. Modena: U.Z.I. Mucchi. P.169–176.
- Dastych H. 1988. The Tardigrada of Poland // *Monografie Fauny Polski*. Warszawa-Krakow: Państwowe wydawnictwo naukowe. T.9. 288 s.
- Everitt D.A. 1981. An ecological study of an Antarctic freshwater pool with particular reference to Tardigrada and Rotifera // *Hydrobiologia*. Vol.83. P.225–237.
- Garitano-Zalava B.A. 1994. Distribution of the moss tardigrade fauna (Phylum Tardigrada) in an altitudinal transect in the “Cordillera Real de los Andes” occidental basin (La Paz – Bolivia) // *Sixth International Symposium on Tardigrada*. Abstracts. Cambridge: British Antarctic Survey. P.49.
- Grabowski B. 1994. Ecological investigations on moss-dwelling tardigrades (Tardigrada) from Hesse (Germany) // *Sixth International Symposium on Tardigrada*. Abstracts. Cambridge: British Antarctic Survey. P.17.
- Grabowski B. 1995. Ecological investigations on moss-dwelling water bears (Tardigrada) with a report on three species new to the German fauna // *Acta Biologica Benrodis*. Vol.7. P.77–98.
- Guidetti R., Boschini D., Altiero T., Bertolani R., Rebecchi L. 2008. Diapause in tardigrades: a study of factors involved in encystment // *The Journal of Experimental Biology*. Vol.211. P.2296–2302.
- Guidetti R., Jönsson K. I. 2002. Long-term anhydrobiotic survival in semi-terrestrial micrometazoans // *Journal of Zoology*. Vol.257. No.2. P.181–187.
- Guil N., Hortal J., Sánchez-Moreno S., Machordom A. 2009. Effects of macro and micro-environmental factors on the species richness of terrestrial tardigrade assemblages in an Iberian mountain environment // *Landscape Ecology*. Vol.24. P.375–390.
- Hallas T.E. 1975. Interstitial water and Tardigrada in a moss cushion. *Annales Zoologici Fennici*. Vol.12. P.255–259.
- Hengherr S., Brümmer F., Schill R.O. 2008a. Anhydrobiosis in tardigrades and its effects on longevity traits // *Journal of Zoology*. Vol.275. No.3. P.216–220.
- Hengherr S., Heyer A.G., Kohler H.R., Schill R.O. 2008b. Trehalose and anhydrobiosis in tardigrades – evidence for divergence in responses to dehydration // *The Federation of European Biochemical Societies Journal*. Vol.275. No.2. P.281–288.
- Hengherr S., Worland M.R., Reuner A., Brümmer F., Schill R.O. 2009a. Freeze tolerance, supercooling points and ice formation: comparative studies on the subzero temperature survival of limno-terrestrial tardigrades // *The Journal of Experimental Biology*. Vol.212. P.802–807.
- Hengherr S., Worland M.R., Reuner A., Brümmer F., Schill R.O. 2009b. High Temperature Tolerance in Anhydrobiotic Tardigrades Is Limited by Glass Transition // *Physiological and Biochemical Zoology*. Vol.82. No.6. P.749–755.
- Hofmann I. 1987. Habitat preference of the most frequent moss-living Tardigrada in the area of Giessen (Hessen) // *Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs*. Modena: U.Z.I. Mucchi. P.211–216.
- Horikawa D.D., Iwata K.-I., Kawai K., Koseki S., Okuda T., Yamamoto K. 2009. High Hydrostatic Pressure Tolerance of Four Different Anhydrobiotic Animal Species // *Zoological Science*. Vol.26. No.3. P.238–242.
- Horikawa D.D., Kunieda T., Abe W., Watanabe M., Nakahara Y., Yukuhiro F., Sakashita T., Hamada N., Wada S., Funayama T., Katagiri C., Kobayashi Y., Higashi S., Okuda T. 2008. Establishment of a Rearing System of the Extremotolerant Tardigrade *Ramazzottius varieornatus*: A New Model Animal for Astrobiology // *Astrobiology*. Vol.8. No.3. P.549–556.
- Horikawa D.D., Sakashita T., Katagiri C., Watanabe M., Kikawada T., Nakahara Y., Hamada N., Wada S., Funayama T., Higashi S., Kobayashi Y., Okuda T., Kuwabara M. 2006. Radiation tolerance in the tardi-

- grade *Milnesium tardigradum* // International Journal of Radiation Biology. Vol. 82. No.12. P.843–848.
- Horning D.S., Schuster R.O., Grigarick A.A. 1978. Tardigrada of New Zealand // New Zealand Journal of Zoology. Vol.5. P.185–280.
- Iharos G. 1963. The Zoological Results of Gy. Topal's Collectings in South Argentins // Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici. T.55. P.293–299.
- Iharos G. 1975. Summary of the results of forty years of research on Tardigrada // Memorie dell' Istituto Italiano di Idrabiologia. Vol.32. P.159–169.
- Ito M. 1986. Genus *Diphascion* (Eutardigrada: Hypsibiidae) from Mt Fuji, Central Japan. Proceeding of the 57th Annual Meeting of the Zoological Society of Japan // Zoological Science. Vol.3. No.6. P.1110.
- Jennings P.G. 1976. The Tardigrada of Signy Island, South Orkney Island, with a note on the Rotifera // British Antarctic Survey Bulletin. Vol.44. P.1–25.
- Jönsson K.I. 2007a. Long-term experimental manipulation of moisture conditions and its impact on moss-living tardigrades // Journal of Limnology. Vol.66. Suppl.1. P. 119–125.
- Jönsson K.I. 2007b. Tardigrades as a Potential Model Organism in Space Research // Astrobiology. Vol.7. No.5. P.757–766.
- Jönsson K.I., Guidetti R. 2001. Effects of Methyl Bromide Fumigation on Anhydrobiotic Micrometazoans // Ecotoxicology and Environmental Safety. Vol.50. No.1. P.72–75.
- Jönsson K.I., Harms-Ringdahl M., Torudd J. 2005. Radiation tolerance in the eutardigrade *Richtersius coronifer* // International Journal of Radiation Biology. Vol.81. No.9. P.649–656.
- Jönsson K.I., Rabbow E., Schill R.O., Harms-Ringdahl M., Rettberg P. 2008. Tardigrades survive exposure to space in low Earth orbit // Current Biology. Vol.18. No.17. P.R729–R731.
- Kathman R.D., Cross S.F. 1991. Ecological distribution of moss-dwelling tardigrades on Vancouver Island, British Columbia, Canada // Canadian Journal of Zoology. Vol.69. P.122–129.
- Kraft G.E. 1994. Biological aspects of Pseudobiotus megalonyx (Thulin, 1928) (Tardigrada, Eutardigrada) and other freshwater intertidal tardigrades of the Elbe River, after an oil spill // Sixth International Symposium on Tardigrada. Abstracts. Cambridge: British Antarctic Survey. P.23.
- Kristensen R.M., Higgins R.P. 1989. Marine Tardigrada from the Southeastern United States Coastal Waters. I. *Paradoxipus orzeliscoides* n. gen., n. sp. (Arthrotardigrada: Halechiniscidae) // Transactions of the American Microscopical Society. Vol.108. No.3. P.262–282.
- Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K.B., Bengtsson J. 2009. Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest // Applied Soil Ecology. Vol.43. No.1. P.61–74.
- McInnes S.J. 1991. Notes on tardigrades from the Pyrenees including one new species // Pedobiologia. Vol.35. P.11–26.
- McInnes S.J., Ellis-Evans J.C. 1987. Tardigrades from maritime Antarctic freshwater lakes // Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs. Modena: U.Z.I. Mucchi. P.111–123.
- McInnes S.J., Ellis-Evans J.C. 1990. Micro-invertebrate community structure within a Maritime Antarctic lake // Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology. Vol.3. P. 179–189.
- Mihelčić F. 1957. El problema de las bioformas de los Tardigrados // Anales de Edafologia y Fisiologia vegetal. T.16. No.12. P.1197–1200.
- Murray J. 1907. Water-bears, or Tardigrada // J. Quek. Microsc. Club. Vol.10(60). P. 57–70.
- Neher D.A., Lewins S.A., Weicht T.R., Darby B.J. 2009. Microarthropod communities associated with biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan deserts // Journal of Arid Environments. Vol.73. No.6–7. P.672–677.
- Nelson D.R. 1975a. Ecological distribution of tardigrades on Roan Mountain, Tennessee-North Carolina // Memorie dell' Istituto Italiano di Idrabiologia. Vol.32. P.225–276.
- Nelson D.R. 1975b. The hundred-year hibernation of the water bear // Natural History. Vol.84. No.3. P.62–65.
- Nelson D.R. 1991. Tardigrada // Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. San Diego: Academic Press Inc. Vol.15. P.501–521.
- Nelson D.R., Marley N.J. 2000. The biology and ecology of lotic Tardigrada // Freshwater Biology. Vol.44. P.93–108.
- Neumann S., Reuner A., Brümmer F., Schill R.O. 2009. DNA damage in storage cells of anhydrobiotic tardigrades // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology. Vol.153. No.4. P.425–429.
- Peluffo M.C.M., Peluffo J.R., Rocha A.M., Doma I.L. 2006. Tardigrade Distribution in a Medium-sized City of Central Argentina // Hydrobiologia. Vol.558. No.1. P.141–150.
- Pollock L.W. 1975. The role of three environmental factors in the distribution of the interstitial tardigrade *Batillipes mirus* Richters // Memorie dell' Istituto Italiano di Idrabiologia. Vol.32. P.305–324.
- Ramazzotti G. 1972. Il Phylum Tardigrada // Memorie dell' Istituto Italiano di Idrabiologia. Vol.28. 732 p.
- Ramazzotti G., Maucci W. 1983. Il Phylum Tardigrada // Memorie dell' Istituto Italiano di Idrabiologia. Vol.41. 1012 p.
- Rebecchi L., Altiero T., Guidetti R. 2007. Anhydrobiosis: the extreme limit of desiccation tolerance // Invertebrate Survival Journal. Vol.4. P.65–81.
- Rebecchi L., Altiero T., Guidetti R., Cesari M., Bertolani R., Negroni M., Rizzo A.M. 2009. Tardigrade Resistance to Space Effects: First Results of Experiments on the LIFE-TARSE Mission on FOTON-M3 (September 2007) // Astrobiology. Vol.9. No.6. P.581–591.
- Rebecchi L., Boschini D., Cesari M., Lencioni V., Bertolani R., Guidetti R. 2009. Stress response of a boreo-alpine species of tardigrade, *Borealibius zetlandicus*

- (Eutardigrada, Hypsibiidae) // *Journal of Limnology*. Vol.66. Suppl.1. P.64–70.
- Renaud-Mornant J. 1967. Tardigrades de la Baie Saint-Vincent, Nouvelle-Caledonie // *Exp. Fr. Recifs Coral. Nouvelle-Caledonie*. Paris: Ed. Fondation Singer-Polignac. Vol.12. P.103–118.
- Renaud-Mornant J. 1982. Species diversity in marine Tardigrada // *Proceedings of the Third International Symposium on the Tardigrada*. Tennessee: East Tennessee State University Press, Johnson City. P.149–178.
- Rodriguez-Roda J. 1951. Algunos datos sobre la distribución de los tardigrados españoles // *Boletin de la Real Sociedad Espanola de Historia Natural*. Vol.49. P.75–83.
- Romano III F.A., Barreras-Borrero B., Nelson D.R. 2001. Ecological Distribution and Community Analysis of Tardigrada from Choccolocco Creek, Alabama // *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology*. Vol.240. No.3–4. P.535–541.
- Schill R.O., Fritz G.B. 2008. Desiccation tolerance in embryonic stages of the tardigrade // *Journal of Zoology*. Vol.276. No.1. P.103–107.
- Seki K., Toyoshima M. 1998. Preserving tardigrades under pressure // *Nature*. Vol.395. P. 853–854.
- Semeria Y. 1982. Recherches sur la faune ur baine et sub-urbaine des tardigrades muscicoles et lichenicoles. II. L'espace sub-urbain: les hauteurs orientales de niceville // *Bulletin de la Societe Linneenne de Lyon*. An.51. No.10. P.315–328.
- Semeria Y., Elin D. 1989. Les Tardigrades du Groenland // *Supplément au Bulletin mensuel de la Société Linneenne de Lyon*. T.58. F.4. P.124–134.
- Simmons B.L., Wall D.H., Adams B.J., Ayres E., Barrett J.E., Virginia R.A. 2009. Terrestrial mesofauna in above- and below-ground habitats: Taylor Valley, Antarctica // *Polar Biology*. Vol.32. P.1549–1558.
- Sohlenius B. 1982. Short-term influence of clear-cutting on abundance of soil-microfauna (Nematoda, Rotatoria and Tardigrada) in Swedish pine forest soil // *Journal of Applied Ecology*. Vol.19. P.349–359.
- Somme L. 1996. Anhydrobiosis and cold tolerance in tardigrades // *European Journal of Entomology*. Vol.93. No.2. P.349–357.
- Somme L., Meier T. 1995. Cold tolerance in Tardigrada from Dronning-Maud-Land, Antarctica // *Polar Biology*. Vol.15. No.3. P.221–224.
- Steiner W.A. 1995. The influence of air pollution on moss-dwelling animals: 5. Fumigation experiments with SO₂ and exposure experiments // *Revue Suisse de Zoologie*. Vol.102. No.1. P.13–40.
- Uhia E., Briones M. J. I. 2002. Population dynamics and vertical distribution of enchytraeids and tardigrades in response to deforestation // *Acta oecologica*. Vol.23. No.6. P.349–359.
- Utsugi K. 1986. Urban tardigrades in Kyushu // *Zoological Science*. Vol.3. No.6. P.1110.
- Vargha B. 1997. Környezetcsennyező anyagok hatásának ökotoxikológiai és bioindikációs vizsgálata. II rész. Nematoda-teszt, bioindikáció mohalakkal Tardigradakkal (Ecotoxicological and bioindication examinations of the effect of environmental contaminants. Part II. Nematode-test, bioindication with moss-dwelling tardigrades) // *Egészségtudomány*. Vol.41. No.2. P.16.
- Vargha B. 1998. Fél évszázad környezeti változásának hatása a Tihanyi-félsziget medveállatka (Tardigrada) faunájára (Effect of the environmental change during a half century to the Tardigrada fauna of Tihany Peninsula, Central Hungary) // *A Janus Pannonius Múzeum Évkönyve*. Vol.41–42. P.27–36.
- Vargha B., Ötvös E., Tuba Z. 2002. Investigations on ecological effects of heavy metal pollution in Hungary by moss-dwelling water bears (Tardigrada), as bioindicators // *Ann Agric Environ Med*. Vol.9. P.141–146.
- Villora-Moreno S., Garcia-Carrascosa M. 1994. Environmental heterogeneity and the biodiversity of marine Tardigrada // *Sixth International Symposium on Tardigrada*. Abstracts. Cambridge: British Antarctic Survey. P.47.
- Wright J.C. 1988. Structural correlates of permeability and tun formation in Tardigrade cuticle: An image analysis study // *Journal of Ultrastructure and Molecular Research*. Vol.101. P.23–39.
- Wright J.C. 1991. The significance of four xeric parameters in ecology of terrestrial Tardigrada // *J. Zool. Lond*. Vol.224. P.59–77.