



УДК 551.464(26)

М. Б. Гулин, канд. биол. наук, ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

К ИЗУЧЕНИЮ РОЛИ ГИПОКСИИ И АНОКСИИ В ЖИЗНИ МОРСКИХ ЭУКАРИОТ

Проанализированы основные достижения последних лет в исследовании глубоководных зон гипоксии и аноксии Средиземного и Чёрного морей, впадины Кариак и некоторых других районов Мирового океана. В дискуссионной форме дано описание кислород-дефицитных биотопов и населяющих их микроаэрофильных сообществ бентоса и планктона, приведены характеристики аноксических местообитаний. Показано, что гипоксия и аноксия являются принципиально разными состояниями морской среды, определяющими различные стратегии развития или выживания эукариотных организмов. При этом выявлены противоречия и неопределённость в оценках возможности существования облигатной анаэробности эукариот. Рассмотрены проблемные вопросы в использовании современных методов исследования морских редокс-систем.

Ключевые слова: эукариотные гидробионты-аэробы, гипоксия, аноксия, сероводородное заражение

Одним из важнейших проявлений жизни В. И. Вернадский считал газовый обмен организмов с окружающей средой, главным образом – процессы дыхания, основанные на потреблении кислорода. В современной гидросфере базовым принципом существования гидробионтов также служит борьба за кислород [2, 3], т.е. способность обитателей водоёмов адаптироваться (в процессе эволюционного развития) и преодолевать ограничения для респирации в условиях постоянного или возникающего периодического дефицита кислорода в среде.

Явление “кислородного минимума” (oxygen-minimum zones или OMZ) довольно распространено в различных морских акваториях и известно достаточно давно. Например, Л. Левин приводит историческую справку об экспедиции НИС “Метеор” (Германия), обнаружившей в 1925 г. у атлантических берегов южной Африки на глубинах 300 – 400 м мощный слой водной толщи, характеризующийся пониженным содержанием кислорода [40]. Впоследствии другие OMZ, крупномасштабные или мезомасштабные, были найдены в акваториях побережий Перу, Чили, Коста Рики, южной Калифорнии, мексиканского штата Байя-Калифорния, в заливе Кау-Бей на Гавайях. Глубинные воды Аравийского моря, Оманского и Бенгальского заливов, отдельных районов у побережья за-

падной Африки – это также крупные кислород-дефицитные участки гидросферы [40, 44].

Таким образом, зоны дефицита кислорода в океане описаны и изучены, казалось бы, достаточно подробно. Вместе с тем, OMZ в настоящее время вновь привлекают повышенное внимание. Это объясняется, главным образом, наблюдаемой в последние годы в различных морских бассейнах тенденцией к активизации заморных явлений. К примеру, в первом десятилетии 21 века вблизи побережья штата Орегон (США) ежегодно летом появляются водные массы со смертельно низкими для рыб и крабов концентрациями кислорода – ниже $1.43 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ [36]. Усиление заморных процессов связывается с предполагаемым глобальным изменением климата. Математическое моделирование показало, что дальнейшее повышение температуры в поверхностных водах Океана может оказаться в будущем ключевым фактором, всё более препятствующим вертикальному водообмену и, соответственно, аэрации глубоководной зоны. Кроме того, повышение температуры поверхностного слоя водоёмов уменьшит растворимость кислорода в воде [36]. Оба эти явления способны привести к сокращению концентрации O_2 в гидросфере до уровней, чувствительных для основных групп гидробионтов-аэробов.

Другой причиной усиления интереса к ОМЗ стало появление публикаций, содержащих новые сведения или новые концепции о биологии морских глубоководных зон с низким уровнем содержания O_2 или его полным отсутствием. Особо следует выделить работы, посвящённые изучению возможности существования в таких биотопах сложных анаэробных форм жизни – эукариотных одноклеточных и многоклеточных животных.

Пожалуй, наиболее ярким примером подобных разработок является исследование Р. Дановаро с коллегами [31]. На дне Средиземного моря в гиперсолёной котловине Атланта, имеющей глубину около 3500 м, было отловлено несколько особей Metazoa из малоизученного типа беспозвоночных Loricifera. Как предполагают авторы: “это первое свидетельство возможности осуществления полноценного жизненного цикла многоклеточными животными в постоянно аноксических донных осадках”. Открытие облигатно анаэробных лорицифер уже привлекло внимание специалистов из различных областей океанологии и стало резонансным событием последнего времени, о чём, в частности, свидетельствуют две интересные рецензии [25, 41].

Многие факты, изложенные в указанных рецензиях, также как и в анализируемых оригиналах, действительно заслуживают самого глубокого осмысления, поскольку затрагивают и важные вопросы истории возникновения гипоксии/аноксии в биосфере, и современные проявления этих аномальных природных явлений в морских водоёмах.

Вместе с тем, представляется, что в строгих рамках жанра научной рецензии не вполне приемлемы формулировки типа “такое сенсационное открытие”, “научное сообщество восприняло с восторгом” и т. п. [25]. Кстати, сходную реакцию продемонстрировала и Л. Левин [41], которая после краткого анализа работ группы Дановаро и нескольких других публикаций из смежных с гидробиологией наук сразу перешла к оптимистическому обсуждению возможности существования многоклеточных организмов на других планетах.

Указанные особенности первых откликов на [31] и, прежде всего, их несколько избыточный энтузиазм по отношению к анализируемому материалу побуждают сделать детальный анализ данной работы, а также некоторых других научных открытий последнего времени, касающихся существования жизни в глубоководной зоне океана, где наблюдает-

ся нехватка кислорода, возникают сложные условия для респирации оксифильных гидробионтов.

Основная цель настоящей работы – дать развёрнутые экологические характеристики гипоксии и аноксии в морских водоёмах, показать области, где видны их взаимоисключающие различия или, напротив, где грани между ними всё ещё чётко не определены. Представленное обсуждение литературных данных не охватывает все направления изучения морских меромиктических водоёмов. В частности, не рассматриваются (за исключением отдельных примеров) малоразмерные морские редокс-системы, такие, как эвтрофные норвежские фьорды или стратифицированные донные осадки [34, 35, 37]. Сделано это намеренно, поскольку лишь в немногих случаях корректно сравнивать между собой редокс-градиентные экотопы, имеющие существенно различающиеся пространственные масштабы. Население бентали отличается, как правило, ограниченным миграционным потенциалом, поскольку бентосные животные, в особенности одноклеточные-протисты неспособны к быстрым перемещениям на большие расстояния, в сравнении с nekтоном или некоторыми представителями зоопланктона. Поэтому распространение оксифильных гидробионтов в крупных морских биотопах может в гораздо меньшей мере, чем в их компактных природных аналогах, определяться активными миграциями гидробионтов по сравнению с пассивным пространственным переносом водными массами. Важное значение для малых меромиктических систем должна иметь также очевидная неустойчивость их границ под воздействием регулярных сезонных факторов или из-за кратковременных возмущений, вызванных неблагоприятными погодными условиями. Подобные внешние воздействия способны приводить к эпизодическим сменам жизненно важных условий в локальных местообитаниях – от окислительных к восстановительным и наоборот [34]. Иными словами, те миграционные свойства и возможности, которые имеет микро/мейобентос в интерстициальных биотопах литорали или зообентос и зоопланктон в меромиктических озёрах и фьордах, очевидно, окажутся недостаточными в огромных пространствах таких редокс-систем, как Чёрное море или впадина Кариакко.

“Гипоксия–аноксия” – оксюморон стратифицированных водоёмов. При характеристике потенциально анаэробных Metazoa Л. Левин использовала редко употребляемое в

научной литературе греческое слово “оксюморн”, обозначающее сочетание слов с противоположным смыслом [41]. В публикациях о пространственной структуре и экологии морских редокс-систем нередко можно встретить подобное смешение понятий при использовании терминов “гипоксия” и “аноксия”. Поэтому, по нашему мнению, в первую очередь целесообразно дать аутентичные характеристики зон с дефицитом кислорода и бескислородных местообитаний, а также выделить принципиальные отличия между ними.

Гипоксические зоны (OMZ) возникают, главным образом, в высокопродуктивных районах с ограниченной вертикальной циркуляцией водных масс. Иногда они простираются на тысячи миль и способны существовать в течение тысяч лет [40]. Тектонические процессы могут быть дополнительным важным фактором формирования локальных участков гипоксии. Так называемые “горячие курильщики”, как и диффузные гидротермальные потоки сквозь осадочные породы дна являются очагами проникновения в нормоксические воды бескислородных растворов и газов, обогащённых сероводородом, метаном и аммонием [37].

В отношении кислородного режима бентали океана были сделаны глобальные оценки с применением специальных компьютерных технологий. Оказалось, что зоны дефицита O_2 охватывают примерно 2 % площади дна континентального шельфа [40]. Это, возможно, не воспринимается как существенная величина. Вместе с тем, при оценке масштабов гипоксических зон бентали следует учитывать, прежде всего, их средообразующую и экологическую значимость в кардинальном изменении биогеохимических параметров среды, высокой продуктивности хемолитоавтотрофных бактерий и др.

Уровень содержания растворённого кислорода в естественных водоёмах определяется балансом между поступлением O_2 , регулируемым физическими факторами и его изъятием из среды [40, 44]. Различные авторы в разное время пытались определить нижнюю поро-

говую величину $[O_2]$, за пределами которой наступает кислородное голодание аэробов.

Для зообентоса нижней границей кислородного оптимума принято считать концентрацию O_2 менее $2 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ [46], хотя эта оценка заведомо условна и нуждается в уточнении для различных групп оксибионтов. Например, показано, что на северо-западном шельфе Чёрного моря у дна на глубинах 144 – 163 м могут встречаться скопления шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (иногда очень плотные) и мерланга *Merlangius merlangus euxinus*. При этом сульфидные условия в придонной воде района начинаются с глубин 146 – 168 м, т. е. указанные виды рыб способны проникать в глубоководные горизонты водной толщи, непосредственно примыкающие к верхней границе сероводородной зоны [12]. Содержание O_2 в придонном слое не превышало $0.1 - 1.1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, что намного или существенно ниже пороговых концентраций кислорода для большинства гидробионтов в обычных условиях [36]. Однако, в глубоководных кислород-дефицитных (субоксидных) слоях Чёрного моря столь жёсткий режим гипоксии не вызывает какой-либо заметной дисгармонии в поведении обнаруженных особей шпрота и мерланга [12].

Причины, позволяющие рыбам обитать в субоксидной зоне Чёрного моря, становятся более понятными, если учесть, что на респирацию аэробов воздействуют не только концентрация растворённого кислорода, но и гидростатическое давление и температура, прямо влияющие на растворимость газов в воде и, вероятно, в цитоплазме и крови организмов. Уместно предположить, что для относительно нормальной жизнедеятельности глубоководных оксибионтов даже ультрамалые количества O_2 могут оказаться вполне достаточными, тогда как в обычных условиях, т. е. у поверхности моря, при столь же низкой концентрации O_2 они испытывали бы острое кислородное голодание, вплоть до летального исхода.

Суммируя сказанное, можно сделать вывод, что дефицит кислорода в водоёмах –

один из наиболее важных лимитирующих факторов среды для аэробов. Он способен ограничивать активность жизненных процессов обитателей вод и их развитие, а в сочетании с некоторыми гидрофизическими факторами определять и характер распространения оксифильных организмов в пространствах водоёмов.

Гипоксические экотопы можно представить как промежуточную, переходную зону между нормоксическими водами и бескислородными зонами. Вместе с тем, по типу газового режима все гипоксические участки океана остаются аэрированными биотопами; это лишь одна из их разновидностей, сколь бы мало кислорода в них не содержалось.

Очевидную противоположность зонам гипоксии составляют участки с аноксическими условиями среды. Согласно прямому переводу, “аноксия” – это полное отсутствие O_2 , по сути, термин с одновариантной трактовкой. Обозначаемое им природное явление не может иметь разновидностей по уровням содержания кислорода, в отличие от нормоксии и гипоксии. Соответственно, иногда встречающиеся в литературе определения “степень аноксии”, “глубокая аноксия” и т. п. нельзя считать корректными, а их употребление способно внести дополнительную путаницу в попытках разграничить понятия “гипоксия” и “аноксия”. Показательна, например, следующая цитата: “Живые фораминиферы были обнаружены в *анаэробных* или, по крайней мере, *кислород-дефицитных* осадках” [35, курсив наш – М. Г.].

Распространённой практикой, к сожалению, является также использование в качестве синонима к термину “аноксия” такого экологического фактора, как сероводородное заражение. Однако совершенно очевидно, что отсутствие кислорода в среде и, наоборот, наличие в ней сероводорода, – это явления различной природы, несмотря на то, что зачастую они действительно сопутствуют друг другу.

В Мировом океане наибольшим аноксическим бассейном является Чёрное море, водная толща которого, начиная с глубин примерно 100 м в центральной части водоёма и 200

– 250 м на периферии, отличается полным отсутствием растворённого кислорода. Постоянные аноксические условия характерны также для впадины Кариако в Карибском море. Здесь, при наибольшей глубине бассейна около 1400 м, аноксическая зона начинается с горизонта 250 – 350 м [48]. Сравнительно недавно в центральной части Средиземного моря обнаружено несколько глубоководных котловин, заполненных сверхплотными, близкими к насыщенному состоянию рассолами хлоридов и сульфатов. Четыре таких озера – Атланта, Баннок, Дискавери и Урания расположены на глубинах около 3.5 км в районе подводного Средиземноморского Хребта. Это естественные природные резервуары, сформировавшиеся в результате растворения древних подземных соляных отложений – эвапоритов, их возникновение оценивается в 5000 – 40000 лет [31, 49]. Меромиктическая структура водной толщи, сложившаяся в данных котловинах, представляет собой ещё один пример экстремальных гипоксических и аноксических местообитаний.

Бескислородные условия могут быть встречены и в менее глубоководных районах Мирового океана, например, в Балтийском море и в отдельных норвежских фьордах. Периодические заморные явления возникают также в некоторых морских заливах, конфигурация которых делает их частично обособленными от открытого моря. Аналогичное явление часто встречается в полузамкнутых бухтах, а также в устьях рек [34].

Ограничения существующих методов исследований гипоксии и аноксии. Анализ литературных данных и наш собственный опыт показывают, что трудности в определении пространственного положения границ “гипоксия-аноксия” возникают уже на стадии выбора методов измерения растворённого кислорода. В настоящее время в качестве наиболее чувствительного и надёжного способа определения малых концентраций O_2 в гипоксических морских средах следует, видимо, признать

колориметрический метод Боренкова-Клина. Ещё в 1988 г. во время черноморской экспедиции НИС “Knorr” (США) большинство колориметрических измерений O_2 , выполнявшихся в двух повторностях, показали систематическую погрешность метода не более $\pm 0.5 \text{ мкМ} \cdot \text{л}^{-1}$ [29]. Вместе с тем, в последние годы всё большую популярность приобретает другая категория измерительной аппаратуры – кислородселективные датчики [34]. Очевидное достоинство подобной техники состоит в том, что она даёт возможность максимально автоматизировать процесс измерений. Однако чувствительность существующих кислородных сенсоров находится пока на недостаточно высоком уровне: даже у лучших образцов пределы обнаружения растворённого O_2 не превышают $5 \text{ мкМ} \cdot \text{л}^{-1}$ [20], что нельзя считать удовлетворительным. Например, в [37] есть данные о результатах теоретических расчётов и прямой регистрации скорости потребления O_2 , показавших, что некоторые мейобентосные группы способны осуществлять аэробный метаболизм при концентрациях O_2 до $0.1 \text{ мкМ} \cdot \text{л}^{-1}$, т. е. намного ниже порога чувствительности большинства сенсорных электродов.

Более того, можно предположить, что датчики современных моделей оксиметров малочувствительны к O_2 , находящемуся в составе газовых пузырьков, рассеянных в пелагиали и придонном слое, а также к кислороду, сорбированному на частицах минеральной взвеси или на детрите, как в водной толще, так и в верхнем слое донных осадков. Последний случай – эффект сорбции O_2 – способен, по нашему мнению, играть немаловажную роль в формировании структуры, функционировании и экологии гипоксических редокс-систем водоёмов [5, 6].

Таким образом, при использовании гидрохимических баз данных для характеристики кислородного режима биотопов следует, прежде всего, оценить качество применявшихся методов измерений. Иначе, так называемое “аналитическое отсутствие кислорода” может быть принято за аноксию, тогда как в среде, возмож-

но, ещё сохранялись гипоксические условия, вполне пригодные для некоторых видов оксибионтов. Только разработка новых технологий, например, *in-situ* масс-спектрометрии, позволит в будущем дать однозначный ответ, где в стратифицированных водоёмах проходит граница раздела субоксидных и бескислородных зон.

Metazoa как потенциальные обитатели аноксических зон – гипотеза Дановаро. Авторы упомянутой публикации [31] выполнили три океанографические экспедиции с целью поиска живой фауны на дне гиперсолёной меромиктической котловины Атланта (Средиземное море). Главным объектом исследований были лорициферы – редко встречающаяся группа интерстициальных бентосных Metazoa. Работы проводились с использованием большого набора современных методов и аппаратуры. На основе полученных результатов авторы обосновали гипотезу о том, что многоклеточные организмы – лорициферы – способны обитать в аноксических донных отложениях котловины в течение всего цикла жизни, обладая адаптациями для активного анаэробного метаболизма.

Некоторые материалы, полученные группой Дановаро, в частности обнаружение в телах лорицифер органелл, подобных гидрогеносомам, выглядят, хотя и не в полной, но в достаточной мере убедительно. По современным представлениям, гидрогеносомы, ранее известные только у некоторых одноклеточных прокариот-анаэробов [35], являются аналогом митохондрий – дыхательных центров эукариотических клеток [25].

Вместе с тем, ряд других данных [31], а также интерпретации полученных результатов вызывают некоторые сомнения.

Прежде всего, возражением против способности лорицифер обитать на дне гиперсолёной впадины являются сведения о плотности живого вещества, из которого состоят их тела и сравнение этих данных с плотностью водных рассолов, заполняющих котловину [31]. Плотность Loricifera, извлечённых, как утверждают авторы, из осадков Атлантики, составляет $1.15 -$

$1.18 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$. Эти величины близки к осреднённым значениям плотности в целом для многоклеточных бентосных животных – $1.13 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$ [19]. Однако солёность воды в котловине может достигать 365 ‰, а плотность – $1.23 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$ [50, 51]. Это значительно выше аналогичного показателя у лорицифер. В величинах относительной плотности (без учёта $\rho_{\text{воды}}$) разница значений может составлять 22 – 34 ‰. По указанной причине трудно понять, как могут бентосные лорициферы удерживаться на дне или в придонном слое гиперсолёной Атлантики, имея здесь положительную плавучесть?

Анализ методов отбора проб, использованных в [31], позволяет предположить, что лорициферы могли быть выловлены не только в самой котловине, но и в любом другом соседнем местообитании. Во всех трёх экспедициях при отборе образцов грунта применялся “Бокс-корер” – коробчатый дночерпатель с площадью захвата 0.2 м^2 . Однако, наша практика морских работ показала, что подобная массивная конструкция способна вызывать значительные вихреобразные возмущения в водной толще и в придонном слое, нарушая стратификацию водных масс и увлекая за собой планктонные, а, возможно, и эпибентосные организмы, перенося их в другие слои вод. В данном случае важно не упускать из виду, что толщина гиперсолёного “озера” Атлантики достаточно мала: с учётом чашеобразной формы котловины диапазон её глубин составляет 0 – 60 м [50].

Не менее важным замечанием по качеству пробоотбора может быть тот факт, что бокс-корер – не герметичное устройство. Нельзя исключить, что в процессе его подъёма с глубины 3.5 км во внутреннюю камеру с пробой грунта могли попадать посторонние объекты, включая демерсальные и планктонные организмы.

Картографический материал, имеющийся в дополнительных файлах к [31], даёт представление об особенностях строения Атлантики. Заполненная гиперсолёными водами котловина имеет сложную конфигурацию. Важной особенностью является резкое сужение “берегов” в

центральной части впадины: минимальная ширина здесь не более 175 м. Это значит, что при общей глубине в исследуемом районе Средиземного моря 3400 – 3600 м отклонение троса с дночерпателем на угол всего 3° окажется достаточным, чтобы пробоотборник опустился на дно не в самой гиперсолёной аноксической котловине, а на её границе или даже в десятках метров за её пределами.

В общем, не только действие физических факторов, главным образом, недостаточная удельная плотность тел *Logicifera*, но также и некоторые технические проблемы отбора проб в экспедициях Дановаро позволяют усомниться в том, что *Logicifera* были добыты именно со дна впадины Атлантики.

Возможно, одним из объяснений природы явления, обнаруженного группой Дановаро, могло бы стать следующее предположение: *Logicifera* в действительности обитают не на дне гиперсолёной котловины, а в области так называемого “жидкого дна” – галоклине между рассолами Атлантики и вышележащей толщей средиземноморских вод (точнее, в тех местах, где галоклин контактирует со склоном дна).

Солёность вод в Средиземном море варьирует в пределах 36.0 – 39.5 ‰, плотность – от 1.023 до $1.029 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$ [8, 21]. Сравнив указанные величины с характеристиками рассолов в Атлантике можно заключить, что разница в плотности этих двух водных масс чрезвычайно велика. Установлено, что образующийся между ними галоклин-пикноклин имеет форму очень тонкого слоя, толщиной не более 1 – 3 м, а в среднем – всего около 1.5 м [50, 51]. Соответственно, градиенты плотности в этом слое исключительно высоки и галоклин в Атлантике должен представлять собой мощный физический барьер, своеобразный “экран”, задерживающий практически любую органическую взвесь, оседающую из вышележащих горизонтов. Кстати, нет никаких видимых ограничений и для того, чтобы данный пикноклин был способен поддерживать на плаву и тела

лорицифер, имеющих плотность всего $1.15 - 1.18 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$.

Таким образом, существуют достаточные основания полагать, что по причине экстремально высокой солёности/плотности рассолов лорициферы лишены возможности проникать в гиперплотную водную среду и в донные осадки впадины Атланта и, соответственно, не могут являться обитателями данного аноксического биотопа.

С другой стороны, если такое предположение действительно верно и *Loricifera* населяют не бенталь впадины Атланта, где кислород отсутствует, а пространство её пикноклина – границу между нормоксическими средиземноморскими водами и аноксическими рассолами, возникает следствие, гораздо более важное, чем причина: необходимо будет признать, что лорициферы – это не анаэробные, а, скорее, аэробные организмы – микроаэрофилы.

Другой важной задачей в рамках развёрнутой оценки открытия, сделанного Дановаро с коллегами [31], является рассмотрение основных аналитических приёмов, использованных ими при обработке полученного биологического материала и анализе физиологического состояния отловленных организмов.

Например, не вполне успешной, по нашему мнению, оказалась применявшаяся в данной работе методика выявления живых бентосных эукариот, прежде всего, лорицифер и их отделения от отмерших особей путём окрашивания проб донных осадков 5-хлорметилфлуоресцеином и, тем более, красителем для протеинов “бенгальский розовый”. И это не столько упущение авторов обсуждаемого исследования, сколько проблема общего плана. К настоящему времени так и не создано какой-либо универсальной системы использования красителей в биологии. Подбор окрашивающих средств для биологических препаратов, как фиксированных, так и живых, производится всё ещё эмпирически, что не может быть принято в качестве полноценного методического средства для всеобщего применения. Например, Дановаро с со-

авт. при идентификации живых гидробионтов использовали “бенгальский розовый”, тогда как известно, что данный краситель окрашивает не только нормальные живые клетки, но и мёртвые или погибающие клеточные тела, а также межклеточное пространство [33].

Вызывает сожаление, что группе Дановаро для распознавания живых лорицифер не удалось воспользоваться более надёжными и селективными технологиями, к примеру, методикой измерения содержания АТФ в телах гидробионтов. Данный методический подход успешно апробирован в полевых условиях для отделения живых особей фораминифер от погибших, вернее, от их раковин (наружного скелета), сохраняющихся в изобилии в донных отложениях [28]. Наиболее надёжным современным способом определения активности клеточных метаболических процессов служит, на наш взгляд, методика комплексной оценки уровня содержания адениновых нуклеотидов: АТФ, АДФ и АМФ с расчётом т. н. “аденилатного энергетического заряда Аткинсона” [27].

И, наконец, последнее замечание непосредственно по работе [31]: её авторы *a priori* называют впадину Атланта аноксическим бассейном, не приводя никаких данных о концентрации O_2 (или его отсутствии) в поровой воде собранных ими проб грунта. Более того, в работе вообще нет сведений о кислородном режиме исследовавшейся котловины и, соответственно, авторы не могут однозначно подтвердить аноксичность среды в Атлантае. Исследователи ссылаются лишь на работы других специалистов [50], однако и в этих материалах отсутствуют сведения о содержании O_2 в толще рассолов и у дна. Важно отметить, что цитируемые Дановаро работы выполнялись исключительно в водной среде котловины Атланта, тогда как его группа изучала лишь донные осадки [31]. Из сказанного становится очевидным, что имеющейся информации недостаточно для детальной характеристики газового режима в рассолах и в бентали впадины Атланта.

Продолжение поисков: оазисы гипоксических редокс-зон. Как уже отмечалось, галоклин в средиземноморской гиперсолёной котловине Атланта представляет собой тонкий слой, в среднем не более 1.5 м толщиной, в котором наблюдаются предельно высокие градиенты солёности. Также резко в пикноклине Атланта изменяется с глубиной и величина окислительно-восстановительного потенциала (Eh) – от положительных значений в верхней части пикноклина к отрицательным на его нижней границе и в основной толще гиперсолёного “озера” [51]. Косвенно это указывает, в первую очередь, на появление сероводорода в рассолах котловины. Минимальные значения редокс-потенциала глубже скачка плотности находятся на уровне примерно -250 мВ, что сопоставимо, например, с глубоководной зоной Чёрного моря, где Eh может снижаться до -200 [23] или даже до -270 мВ [6]. Главным в данном случае является то, что в Атланте существует пространственное совпадение горизонта залегания скачка плотности вод и местоположения редокс-хемоклина.

Экологические свойства редокс-зон определяются комплексом ключевых бигеохимических и гидрофизических факторов, обуславливающих, в том числе, их высокую биологическую продуктивность, главным образом, бактериальную [5, 6, 23]. Поэтому неудивительно, что и в хемоклине Атланта также обнаружены значительные сгущения микробной жизни. В частности, большим авторским коллективом [51] во время двух экспедиций в район котловины были изучены сообщества хемолитотрофных бактерий в пикноклине и в глубинных гиперсолёных рассолах. При этом именно в галоклин/хемоклине Атланта обнаружен максимум бактериальной биомассы и продукции. Общая численность прокариот составляла здесь 8×10^5 клеток \cdot мл⁻¹, что примерно на порядок выше, чем в нормоксических водах средиземноморской пелагиали и в нижележащей гиперсолёной аноксической толще. Скорость бактериального хемосинтеза в редокс-зоне также была высокой – до 6.45 мгС

\cdot м⁻³ \cdot сут⁻¹. Исследователи видят две главные причины обильного развития бактериопланктона в хемоклине Атланта. Прежде всего, как отмечено, галоклин служит плотностным барьером, задерживающим оседающие частицы взвеси, включая органогенный детрит (эффект “жидкого дна”). С другой стороны, снизу из аноксической зоны в пикноклин/хемоклин поступают восстановленные неорганические вещества. Основным источником энергии для хемолитотрофных бактерий, интенсивно развивающихся в редокс-зоне галоклина, служит сероводород. Немаловажное значение могут иметь и другие средообразующие газы: метан, аммиак и водород. По итогам описанных комплексных микробиологических исследований в Атланте сделано заключение, что автотрофные бактерии являются основой пищевых сетей в данной глубоководной экосистеме. Если развить эту концепцию далее, логично предположить, что и *Logicifera* могли бы питаться организмами, обитающими в хемоклине, а также взвешенным веществом, оседающим из поверхностных слоёв моря и аккумулирующимся на “жидком дне”.

Аноксическая зона котловины Атланта, напротив, выглядит относительно низкопродуктивной на фоне показанных выше благоприятных условий жизни и высоких уровней бактериальной продукции в редокс-хемоклине. Например, даже следов хемолитотрофной темновой фиксации CO₂ в толще рассолов обнаружить не удалось, хотя возможно, как допускают авторы [51], ими недоучитывались мелкие бактерии, не прикрепленные к частицам взвешенного вещества. Вместе с тем, оказалось, что в аноксических рассолах котловины вполне возможна некоторая гетеротрофная микробная активность. Например, в котловине Баннок, расположенной недалеко от Атланта и аналогичной ей, зарегистрировано присутствие бактериальных процессов сульфатредукции, аммонификации и метаногенеза [30]. Это означает, прежде всего, что исследователи смогли найти в водах одной из средиземноморских гиперсолёных котловин полноценный гетеротрофный

анаэробный бактериоценоз, в принципе аналогичный таковым в других аноксических зонах океана. Вместе с тем, трофический ресурс гетеротрофных бактерий в биотопах впадины Баннок, и, возможно, Атланты, Урании и Дискавери должен, по всей видимости, состоять лишь из “тяжёлой” фракции частиц оседающего взвешенного вещества, экспрессно проникающего сквозь физический барьер галоклина. В соответствии с этим, если лорициферы действительно способны к жизни в лишённой кислорода среде рассолов, их кормовая база должна быть ограничена биомассой обитающих здесь разреженных популяций гетеротрофных микроорганизмов.

Более высокоорганизованные, чем бактериальная, формы жизни в редокс-хемоклине котловины Атланта изучены Е. Александер с соавт. [26]. При анализе остатков рибосомных РНК, отфильтрованных из водной толщи хемоклина, они установили, что в редокс-зоне Атланты хорошо развито сообщество протист, не менее 39 – 45 % которого представлено инфузориями. За ними следуют дино- и хоанофлагелляты (в сумме – 31%). Очевидно, что эти три доминирующие группы микроаэрофильных гетеротрофов являются основными потребителями биомассы хемоавтотрофных бактерий в хемоклине котловины.

Не менее важным результатом исследований цитируемых авторов было обнаружение следов присутствия Metazoa в оксиклине Атланты. По их оценкам, относительное обилие многоклеточных животных в указанном редокс-слое составляет 9 – 10 % от общего количества основных таксономических групп. Сравнивая эти данные с таковыми по лорициферам [31], кажется уместным снова предположить, что хотя бы часть Metazoa, обитающих в пикно-хемоклине котловины Атланта, могут быть именно Loricifera – микроаэрофильные организмы, а не строгие анаэробы, как предполагается в первичной гипотезе Дановаро.

Молекулярно-генетические исследования, подобные выполненным в средиземномор-

ской котловине Атланта [26], проводились и в других морских меромиктических водоёмах, причём не только в редокс-зоне, но и в нижележащей аноксической толще вод. Так, в глубинной воде сероводородной впадины Кариако Т. Стоек и др. [48] проанализировали состав цепочек рибонуклеиновых кислот во взвешенном веществе и сделали вывод об обнаружении ими следов эукариот. По мнению авторов, это – анаэробы, часть из которых имеет древнее происхождение. Вместе с тем, отметим некоторые упущения методического плана в данной работе. Так, пробы воды отбирались только в двух местах: редокс-хемоклине (глубина 270 м) и глубоководной аноксической зоне (340 и 900 м). Вышележащие слои, где кислородный режим соответствует нормоксии, к сожалению, не были исследованы, хотя это и необходимо для сравнительного анализа. Однако даже по отношению к редокс-зоне Стоек с коллегами не обнаружили каких-либо эндемичных клонов, характерных только для глубоководной аноксической области (горизонт 900 м), если не принимать во внимание диатомовую водоросль *Phaeodactylum tricorutum*, явно занесённую в глубинные слои Кариако из фотической зоны. В целом, по материалам [48] трудно судить, о какого рода находках идёт речь: действительно ли о живом веществе или об обнаружении лишь его биоседиментов – остатков организмов, существовавших ранее, причём в неизвестных слоях водной толщи. Сами авторы работы указывают, что для оценки эволюционной и экологической значимости их открытия необходима “визуализация” организмов, филогенетические следы которых они нашли. Для этого предлагается использовать ряд как стандартных, так и новейших гидробиологических методов.

Чёрное море: гипоксический глубинный деятельный слой и аноксическая пустыня. Показано, что в черноморской бентали с ростом глубины происходит значительное обеднение донной микрофауны [1]. Для мелководных

нормоксических биотопов шельфа такое уменьшение численности малых размерных фракций зообентоса может быть объяснено, в частности, усиливающимся с глубиной заилением донных отложений. Действительно, значительная доля, например, бентосных инфузорий – это инфауна, обитатели интерстициали, зависимые от наличия свободного порового пространства между частицами грунта.

Вместе с тем, в Чёрном море на больших глубинах, в отличие от шельфа, распределение донных организмов регулируется не только и не столько гранулометрическим составом осадков, сколько, прежде всего, неблагоприятным кислородным режимом и токсичным сероводородным загрязнением. Вероятно, по данной причине авторы [1] не смогли обнаружить бентосных инфузорий в глубоководной части моря (ими указано: “глубже 100 м, сероводородная зона”).

По другим данным, черноморский микро- и мейобентос, имеющий адаптации к постоянной острой гипоксии, способен проникать несколько глубже 100-метровой отметки, указанной в [1]. М. И. Киселёва, В. Е. Заика и Н. Г. Сергеева обнаружили специфические пограничные поясные сообщества полихет *Vigtornietta zaikai* и *Protodrilus* sp., населяющие субоксидную зону. Развитие отмеченных видов *Polychaeta* на личиночных стадиях происходит в пелагиали, тогда как их взрослые особи – это бентосные микроаэрофильные животные. Донные поселения *V. zaikai* и *Protodrilus* sp. обитают на границе оксической и аноксической зон Чёрного моря, образуя пики численности в интервале глубин 117 – 190 м [9, 10, 16, 22]. В гипоксической бентали, располагающейся непосредственно над границей глубинных сероводородсодержащих вод Чёрного моря (130 – 150 м), найдено скопление и некоторых других представителей макро- и мейобентоса, при этом доминирующей группой были нематоды [42]. Примечательно, что бентосная фауна, обитающая в субоксидной зоне, локализована преимущественно в верхнем слое донных осадков.

Наиболее глубоководный максимум черноморского зообентоса, состоящий из Ciliata, Foraminifera, Nematoda и некоторых других организмов обнаружен в верхнем слое донных отложений на глубинах 220 – 250 м [11, 47]. В противоположность вышеописанным случаям местонахождения пиков численности бентосных организмов в субоксидной зоне, т. е. без постоянного контакта с глубинным сероводородом [9, 10, 16, 22], водная толща и бенталь глубже 220 – 250 м – это составная часть перманентной H_2S -зоны Чёрного моря [47].

В пелагиали черноморского бассейна также присутствуют глубоководные скопления микроаэрофильной биоты, прежде всего, протист. Установлен этот факт даже несколько ранее находок поясных сгущений бентоса. Е. В. Моисеев и Н. В. Мамаева [18] первыми показали, что некоторые планктонные инфузории и зоофлагелляты образуют максимум численности и биомассы вблизи редокс-зоны: основной максимум зоопланктона залегает в 5 – 9 м над верхней границей заражённых сероводородом глубинных вод, а среда в месте их обитания характеризуется крайне низким содержанием O_2 (0.13 – 0.17 мг · л⁻¹). Несмотря на столь малые концентрации O_2 , инфузории и зоофлагелляты находились в явно благоприятных условиях. Биомасса Ciliata достигала 8, гетеротрофных Flagellata – 20 мг · м⁻³. Среди инфузорий встречались даже делящиеся особи [18].

В отдельных случаях эукариотные организмы могут быть обнаружены и непосредственно в слое сосуществования кислорода и сероводорода [15]. Глубина проникновения данных организмов в редокс-зону ограничивается концентрацией сероводорода 0.15, кислорода – 0.3 мл · л⁻¹. Крайне интересен также факт обнаружения у 30 – 80 % живущих в хемоклине инфузорий многочисленных эпibiонтных бактерий, видимо, симбионтов [15].

По мнению Е. В. Моисеева и Н. В. Мамаевой, микроаэрофильные инфузорий и зоофлагелляты активно используют для питания хемоавтотрофную бактериальную биомассу,

обильно развивающуюся в редокс-слое моря. Концентрация микроорганизмов в хемоклине может быть в 4 – 6 раз выше, чем в зоне фотосинтеза. Соответственно, упомянутые максимумы численности и биомассы микроаэрофильных эукариот у верхней границы сероводородной зоны формируются, скорее всего, как элементы пищевых цепей сообщества гипоксической зоны и редокс-хемоклина [18].

Возвращаясь к черноморскому зообентосу отметим, что образование пиков обилия бентосных инфузорий в области перехода от аэробных вод к анаэробным также связывается со скоплениями пищи в данном слое [11].

Приведённые заключения о трофических связях в хемоклине Чёрного моря в целом аналогичны оценкам экологической обстановки в редокс-зоне средиземноморской котловины Атланта, изложенным в предыдущем разделе. Это свидетельствует, прежде всего, что высокая концентрация про- и эукариотной форм жизни является универсальным свойством, общей закономерностью для всех известных гипоксических местообитаний хемоклина различных морских меромиктических систем.

Вместе с тем, необходимо учесть также, что в условиях острого дефицита кислорода, присущего субоксидным и редокс-зонам, способны выживать лишь те виды аэробных гидробионтов, которые обладают наилучшей адаптированностью к кислородному голоданию. Наиболее глубоководные из них должны быть дополнительно приспособлены и к токсическому действию сероводорода. Соответственно, можно заключить, что условия гипоксии и переходного окислительно-восстановительного режима в хемоклине могут определять не только физиологическое состояние аэробных организмов и плотность их популяций, но и регулировать, отчасти, биологическое разнообразие биоценозов кислород-дефицитных участков водных бассейнов.

С другой стороны, на фоне описанного относительного благополучия микрооксифильных организмов, обитающих вблизи черномор-

ской редокс-зоны, в более глубоководных слоях моря – в аноксической водной толще и бентали, наоборот, развитие любых форм жизни, за исключением бактериальной, должно быть в значительной мере подавлено. Основными причинами в данном случае являются острый дефицит акцепторов электронов, пригодных для осуществления процесса дыхания эукариот, а также резко увеличивающаяся с глубиной концентрация сероводорода и, соответственно, возрастающее токсическое действие этого природного дыхательного яда.

Косвенным, но достаточно убедительным подтверждением практически полного угнетения жизнедеятельности макро- и мейобентоса в глубоководной аноксической бентали Чёрного моря может служить отсутствие сколь-нибудь заметных следов биотурбации донных отложений. Изучение распределения природных и антропогенных радиотрассеров в осадках показало, что даже ультратонкая годовая стратификация кокколитофоритовых илов в пределах сероводородной зоны совершенно не нарушена [24, 38, 39]. Также хорошо сохраняется в глубоководной зоне на поверхности дна слой осевшего детрита и минеральной взвеси (т. н. “пушистый слой” – “fluffy layer”). Это наблюдалось нами неоднократно во время погружений на обитаемых подводных аппаратах “Бентос-300” и “Jago” в различных точках западной части моря. Наконец, недавние исследования других авторов [14] подтвердили отсутствие активной живой фауны в аноксической зоне – в бентали Черного моря.

Возможно, одной из наиболее эффективных форм приспособления обитателей водной среды к ситуациям острого дефицита кислорода, которая могла появиться у некоторых гидробионтов-аэробов в процессе биологической эволюции, – это переход от активной жизнедеятельности к пассивному состоянию. Действительно, хотя подавляющее большинство населения водоёмов нуждается в кислороде, некоторые из них могут определённое время переносить его отсутствие и переходить в

состояние анаоксибиоза (анаэробнобиоза) [17]. Способность к анаоксибиозу зависит от видовой принадлежности организмов, их физиологического состояния и всего комплекса ключевых параметров внешней среды. Так, бентосные животные, по причине своей малоподвижности, обычно стремятся переждать временные неблагоприятные условия на месте, не проявляя реакции избегания. Наиболее выносливой среди них является инфауна илистых грунтов, в сравнении с организмами, населяющими поровые пространства отложений песка, глины или камней. Установлено, к примеру, что нематоды способны переносить анаксию на протяжении нескольких месяцев [37]. Наоборот, планктонные организмы, как правило, менее толерантны к дефициту кислорода [7, 42].

Ю. П. Зайцев и Г. Г. Поликарпов с коллегами [13, 14] проверили возможность существования покоящихся стадий оксибионтов в донных осадках сероводородной батииали Чёрного моря. Колонки грунта были отобраны в западной части моря на глубине 2104 м и в северо-западном секторе (730 м). В последнем случае высокое качество пробоотбора обеспечивалось использованием современной техники – подводного телеработа “Quest-4000” (Германия), управляемого по кабель-тросу с борта судна. В полученных колонках осадков исследованы слои 0.0 – 1.5 см и 1.5 – 5.0 см. Анализ распределения радионуклидов в толще грунта позволил определить скорость осадконакопления, которая составила в исследованном районе $1 - 2 \text{ мм} \cdot \text{год}^{-1}$. Это означает, что возраст верхнего 1.5 см слоя рассматриваемых донных отложений находится в диапазоне от 7.5 до 15.0 лет, нижележащего горизонта 1.5 – 5.0 см – максимально 50 лет [52]. Наряду с этим выяснилось, что в полученных образцах грунта содержатся покоящиеся формы различных организмов. В лабораторных условиях удалось вырастить из спор, ранее захороненных в глубоководных осадках, колонии одноклеточных водорослей Chrysophyta, Bacillariophyta и Cyanophyta, а также 7 видов высших грибов. Указан-

ные организмы-оксибионты, чьи споры были извлечены из сероводородной батииальной зоны моря, имели не только морское происхождение, часть из них – обитатели пресных вод и суши, попавшие в водоём с речным стоком и атмосферными выпадениями. Общим механизмом переноса в глубоководные слои моря покоящихся спор всех указанных групп оксибионтов (морских и неморских) могут быть оползни иловых отложений в подводных каньонах. Аналогичным путём в сероводородной зоне Чёрного моря, вероятно, способны аккумулироваться не только споры растений и грибов, но также цисты простейших и яйца некоторых беспозвоночных аэробных гидробионтов [52].

Не менее важным феноменом, природным и антропогенным, может оказаться обратный процесс – возвращение в оксибиосферу латентных форм организмов (спор и др.), а также взрослых стадий развития гидробионтов-аэробов, пребывающих в состоянии анабиоза. Возможные иницирующие факторы такого переноса – подводный вулканизм, аномальные тектонические события, а также строительство крупных подводных объектов и геологоразведочные работы [52]. Наиболее значимым последствием описанного явления прогнозируется эффект иммиграции генетического материала в те или иные современные популяции водоёмов и суши – неконтролируемый поток генов, принадлежавших ранее существовавшим организмам и аккумулированных на время в черноморской анакисической зоне.

Необходимо отметить, что в общем смысле анабиоз – это лишь пассивное состояние организмов, при нём отсутствуют какие-либо видимые проявления жизни. В соответствии с этим, экологическая роль гидробионтов, оксифильных по природе, но находящихся в состоянии приостановки всех основных метаболических процессов, вызванном анаксией среды, является, по-видимому, незначительной.

Тем не менее, анаоксибиоз, как природное адаптационное свойство аэробных обитателей вод (главным образом, зообентоса) – это,

несомненно, одно из наиболее прогрессивных эволюционных приобретений. В крупных мезомиктических водоёмах действие этого фактора проявляется, в основном, в качестве эффективного средства сохранения генетического потенциала гидробиосферы [14]. Способность к сохранению жизнеспособности организмов в состоянии аноксибиоза может также служить одним из основных способов сравнительно быстрого восстановления популяций оксибионтов (обитающих, например, у нижнего края шельфа) после снятия негативного стресса кислородного дефицита.

В целом находки, описанные в [13, 14, 52], имеют высокую важность, показывая, что в Чёрном море, с учётом объёма его аноксической сероводородной зоны, такой природный феномен, как аноксибиоз (“latent life”), может приобретать черты действительно крупномасштабного явления.

Возможные альтернативы кислороду для дыхания эукариотических организмов. В отношении реальности существования “активного аноксибиоза” у морских эукариот в настоящее время имеются лишь фрагментарные сведения. К примеру, допускается возможность существования некоторых видов инфузорий (*Metopus*, *Plagiopyla*) исключительно в бескислородных слоях песков [35]. Согласно гипотезе, выдвинутой в [35], жизнедеятельность данных одноклеточных эукариот обеспечивается заменой митохондрий гидрогеносомами, а также симбиозом с метаногенными бактериями. Вместе с тем, подобные явления обнаружены, главным образом, в аквальных редокс-системах малых пространственных масштабов.

Для бентали крупных морских водоёмов, в том числе их глубоководной части, наиболее заметной среди подобных работ является экспериментальное исследование, выполненное большим коллективом [45]. Из осадков бескислородной зоны шведского фьорда Галлмар и гипоксической зоны на шельфе Чили были выделены и изучены несколько видов морских бентосных фораминифер. В результате

впервые показана возможность присутствия в клетках эукариот процесса денитрификации. Оказалось, что такие фораминиферы, как *Globobulimina pseudo-spinescens*, *Nonionella* cf. *stella* и *Stainforthia* sp. (длина раковины около 1 мм) способны при дефиците O₂ в среде накапливать внутриклеточно большие количества нитратов, которые затем также внутриклеточно разлагаются до азота. Учитывая, что фораминиферы, как правило, достаточно многочисленны в морских ОМЗ, те из них, кто обладает способностью к прямой денитрификации, безусловно, играли бы заметную роль в биогеохимическом цикле азота в океане.

Важно отметить, что в настоящее время способность к денитрификации достоверно подтверждена только для бактерий-прокариот. Поэтому обнаружение возможности восстановления азота нитратов эукариотами и, как следствие, их способности к “активному аноксибиозу” – совершенно новый предмет исследований гидробиологии. В подтверждение достаточно снова упомянуть тот факт, что виды фораминифер, изученные в [45], способны создавать собственное, внутреннее “депо” нитратов. Поэтому данные эукариоты, будь они действительно денитрификаторами, имели бы большое конкурентное преимущество перед свободноживущими анаэробными бактериями в использовании нитратов как акцептора электронов в дыхательной электронно-транспортной цепи.

Главное замечание, которое возникает при анализе гипотезы [45] – это отсутствие конкретных физиологических данных для её подтверждения. Не установлено, что процесс денитрификации осуществляется непосредственно теми или иными анатомическими структурами клеточного тела фораминифер. Соответственно, ничто не мешает предположить, например, что во внутреннем пространстве фораминифер есть бескислородные микрозоны, в которых развиваются денитрифицирующие бактерии-эндосимбионты. Такими локальными зонами могли бы стать, к примеру, пищевые вакуоли, найденные в большом мно-

жестве в цитоплазме фораминифер [45]. В самом деле, присутствие неидентифицированных групп бактерий зарегистрировано авторами именно в пищевых вакуолях Foraminifera, а не в каких-либо иных участках клеток.

Дополнительным аргументом в пользу возможности симбиоза фораминифер с бактериями может служить и такой факт: внутренняя концентрация нитратов у исследованной группы фораминифер многократно (в 4 – 15000 раз) превышает сумму нитратов и нитритов в поровой воде осадков, где данные организмы обитают [45, рис. 1 и табл. 1]. Возможно, помимо денитрификации, в клеточных телах фораминифер протекает также и симбиотический процесс нитрификации – микробиологического автотрофного окисления аммиака до нитрит- и нитрат-ионов.

Стехиометрические расчёты показали, что внутриклеточного запаса NO_3 хватило бы фораминиферам *G. pseudospinescens* на существование в течение месяца при отсутствии во внешней среде как свободных нитратов, так и растворённого O_2 [45]. С другой стороны, подобный “накопительный” тип дыхания характеризует исследованных фораминифер, скорее, как факультативных анаэробов, а не истинных аноксибионтов. Необходимо учитывать, что нитраты не могут длительное время существовать в свободном состоянии в аноксической среде, т. к. будут быстро израсходованы денитрифицирующими бактериями для анаэробного дыхания. Следовательно, запас нитратов в клетках *G. pseudospinescens* и других фораминифер с аналогичными свойствами может создаваться только в присутствии O_2 , например, в верхних слоях донных отложений. Пополнять эти запасы фораминиферы могли бы во время периодических вертикальных миграций из нижних горизонтов донных осадков в их верхний аэрированный слой. Подобные примеры известны. Считается, например, что большинство видов инфузорий литоральных пляжей мигрируют между бескислородными и кислородными слоями песка [37]. Нематода *Theristus*

anoxybioticus – один из доминирующих видов сообщества метановых сипов – характеризуется активно/пассивным кислородным дуализмом [19]. Продолжительность жизни вида – около 1 года. При этом взрослые особи встречаются только в поверхностном, окисленном слое донных отложений, а ювенильные нематоды сразу после рождения перемещаются в нижележащие аноксические осадки. В экспериментах показано, что взрослые организмы данного вида – облигатные аэробы, тогда как их личиночные стадии не выдерживают пребывания в нормоксической среде более получаса. Возможно, что добывание энергии обеспечивается в аноксических условиях процессами, подобными гликолизу [17], а ресурсом для этого могут быть запасы органических веществ, полученных *Th. anoxybioticus* при рождении [19].

В целом, несмотря на существенные пробелы в концепции анаэробной денитрификации фораминифер, изложенной в [45], следует признать, что данная исследовательская группа располагает в настоящее время, пожалуй, наиболее разносторонним набором аргументов для обоснования возможности длительного “активного аноксибиоза” эукариот (на примере фораминифер) в аноксических средах.

Вопросы эволюционной истории адаптаций к гипоксии и аноксии. В уже упоминавшейся рецензии [25] по-новому рассматриваются некоторые аспекты истории происхождения многоклеточных эукариот, в т. ч. значение оксигенизации гидросферы планеты и возникновения кислородного типа дыхания в переходе к многоклеточности. Необходимо, вместе с тем, сделать некоторые уточнения по изложенному в [25] фактическому материалу.

В 2010 г. на африканском континенте найдены древнейшие формы многоклеточных существ, обитавших на Земле 2.1 млрд. лет назад [32]. Именно эта работа используется в [25] как доказательство, что первые Metazoa на Земле были анаэробами. Однако для большей ясности представляется целесообразным сделать полный перевод названия данной англо

язычной публикации: “Крупные колониальные организмы с согласованным развитием из *кислородосодержащих* сред возрастом 2.1 млрд. лет” [*курсив наш* – Г. М.]. Из этого заголовка прямо следует, что многоклеточные животные возникли в ходе эволюционных изменений не до, а после так называемой “кислородной революции” на планете. В тексте статьи даны указания, что осадки вместе с захороненными в них первыми многоклеточными образовались, когда вышележащая водная толща уже была окисленной, что было установлено по итогам геохимических анализов. В частности, на основании изучения реакционной способности отложений железа в ископаемых осадках сделан вывод, что обнаруженные реликтовые животные обитали на поверхности грунта и были приспособлены к аэробной респирации. Проведенные датировки возраста находок показали также, что данные примитивные Metazoa существовали примерно на 200 – 250 млн. лет позже времени первого появления O₂ в атмосфере.

Более детальная информация о биологических индикаторах трансформации газового режима на планете содержится в [43]. Приведенные в ней палеобиологические и биогеохимические данные свидетельствуют, что кислород был доступен для организмов уже 2.7 млрд. лет тому назад. Это было установлено по распределению в толще ископаемых пород биомаркеров цианобактерий, а также по накоплению в осадках лёгких изотопов углерода – следов бактериального процесса метанотрофии. Можно заключить, что первыми оксибионтами в биосфере были прокариоты, а не более сложные эукариотные организмы.

Приведённые аргументы убеждают, что появление многоклеточных животных на планете является не иначе как следствием, продуктом экспансии кислорода в атмосфере и гидросфере. Это означает, в конечном счёте, что Metazoa – оксибионты по происхождению.

Возможные апелляции к тому, что концентрация кислорода в период появления аэробных организмов была относительно низ-

кой [25, 43], выглядят не вполне убедительно, особенно с учётом имеющихся знаний об экологии современных аэробных организмов (см., напр., [12]).

Исходя из классических представлений эволюционной биологии, трудно представить возможность реверсного развития такой категории живых организмов, как многоклеточные оксибионты, в перманентно анаэробное существование. Можно предположить, что подобное направление возвратных адаптационных трансформаций противоречило бы закону необратимости эволюции (закон Долло), поскольку изменения такого рода, как смена типа дыхания – это должны быть эволюционные перестройки высшего ранга, т. е. макроэволюция.

Известно, что видообразование и, тем более, филогенез крупных таксонов являются историческими процессами развития живой природы, протекающими в геологическом масштабе времени, т. е. в течение миллионов и даже миллиардов лет. В качестве иллюстрации можно привести пример, довольно близкий к обсуждаемой проблематике: временная дистанция между возникновением прокариотов (бактерий и сине-зелёных водорослей) и появлением первых эукариот составляет около 1.8 – 2.1 млрд. лет [4].

Считается, что освоение зон дефицита кислорода и восстановительных биотопов многоклеточными организмами происходило существенно позднее формирования основных таксонов мейобентоса. Например, фауна нематод, обитающих в зонах сероводородного заражения, является сравнительно молодой, уровень её своеобразия не превышает видового [19].

В связи с этим, целесообразно вернуться к вопросу происхождения средиземноморских гиперсолёных меромиктических котловин – Атланты и ей подобных, где группа Р. Дановаро проводила исследования предположительно анаэробных лорицифер. Как уже отмечалось, возраст указанных глубоководных “озёр” оценивается в 5000 – 40000 лет [49]. По другим сведениям, впадина Атланта является анокси-

ческим бассейном на протяжении последних 53 тыс. лет [31]. При столь существенной разнице в определении сроков появления солевых рассолов в котловине, можно заключить, тем не менее, что это – относительно молодой меромиктический объект. Соответственно, трудно ожидать появления здесь каких-либо выраженных эндемичных форм, прежде всего, эндемических высших таксонов одно- и многоклеточных эукариот.

Заключение: выбор маршрута. Подводя общий итог рассмотренным публикациям о поисках эукариотной жизни в гипоксических и аноксических морских бассейнах, можно заметить, как положительный результат, что к настоящему времени накоплено значительное количество данных об экологической роли гипоксии в водоёмах. Результаты исследований свидетельствуют о том, что недостаток кислорода в среде является для большинства эукариотных гидробионтов-аэробов жёстким лимитирующим фактором, ограничивающим их нормальную жизнедеятельность. В то же время, для некоторых из них гипоксия, напротив, обычная среда обитания, в которой они способны развиваться благодаря соответствующим адаптивным комплексам, возникшим в ходе эволюционных процессов. Существующие базы данных по гипоксии в океане позволяют разрабатывать новые теории и направления исследований, делать прогнозные оценки состояния морской биоты на фоне предполагаемых глобальных изменений в биосфере.

С другой стороны, в отношении экологических исследований аноксических зон необходимо признать отсутствие убедительных доказательств возможности активного существования в них облигатно анаэробных популяций гидробионтов-эукариотов, прежде всего, Metazoa, наличия у таких организмов соответствующих адаптаций или эффективных жизненных стратегий, за исключением перехода в состояние анабиоза.

В совокупности, основная часть исследований, посвящённых экологии аноксических

местообитаний, при всей очевидной высокой ценности изложенного в них фактического материала, имеет один существенный недостаток – отсутствие прямых доказательств. Явным упущением для надёжной аргументации новых “аноксических” гипотез является, например, тот факт, что никому из исследователей, чьи работы цитировались выше [1, 9 – 11, 13 – 15, 18, 22, 26, 28, 31, 34, 40, 42, 44, 45, 47, 48, 52], не удалось наблюдать визуально живых активных, достоверно облигатных анаэробов-эукариотов (как одно-, так и многоклеточных). Кроме того, нет убедительной информации об успешных исследованиях полного цикла развития подобных организмов, их питания и размножения в условиях, соответствующих природным аноксическим биотомам. Прежде всего, это касается глубоководных бассейнов, имеющих большие пространственные масштабы.

Вместе с тем, существуют способы восполнения обозначенного дефицита знаний об экологии аноксических зон. Как отмечает О. Гире: “Дискуссии о возможности обитания животных в бескислородных условиях были бы обоснованы, если бы исследования всегда сопровождалась тщательными микроэлектронными измерениями кислорода и сульфидов, и, по возможности, *в сочетании с физиологическими анализами*” [37, *курсив наш* – Г. М.].

Таким образом, становится очевидным, что, ввиду существующей неопределённости в оценках разных авторов эколого-физиологического состояния эукариотных гидробионтов-аэробов, обнаруживаемых в кислороддефицитных и даже в бескислородных пространствах водоёмов, будущие исследования должны опираться на развитие *in-situ*-технологий, методик прижизненных наблюдений, позволяющих надёжно различать гипоксические и аноксические биотопы, корректно и полноценно проводить изучение биологии микроаэрофильных и анаэробных организмов и их популяций.

1. Азовский А. И., Мазей Ю. А. Инфузории мягких грунтов северо-восточного побережья Чёрного моря // Зоол. журн. – 2003. – **82**, 8. – С. 899 - 912.
2. Вернадский В. И. Избранные сочинения. Т. 5. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – 422 с.
3. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. – М.: Наука, 1965. – 374 с.
4. Грант В. Эволюция организмов. – М.: Изд-во Мир, 1980. – 407 с.
5. Гулин М. Б. Изучение бактериальных процессов сульфатредукции и хемосинтеза в водной среде Чёрного моря: автореф. дисс. канд. биол. наук. – Севастополь, 1991. – 25 с.
6. Гулин М. Б., Гулин С. Б. Бактериальный хемосинтез в сероводородной толще / Поликарпов Г. Г. Молисмология Чёрного моря. - Киев: Наук. думка, 1992. - С. 10 – 28.
7. Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. – Кишинёв: Гл. ред. МСЭ, 1990. – 408 с.
8. Догановский А. М., Малинин В. Н. Гидросфера Земли. - СПб.: Гидрометиздат, 2004.- 432 с.
9. Заика В. Е. Специфические сообщества пелагиали и бентали Чёрного моря у границы сероводородной зоны // Биол. моря. – 1999. – **25**, 6. - С. 480 – 482.
10. Заика В. Е., Сергеева Н. Г. Изменение границ донных поселений у полихет *Protodrilus sp.* и *Vigtorniella zaikai* в Чёрном море // Морск. экол. журн. – 2008. – **7**, 2. – С. 49 – 53.
11. Заика В. Е., Сергеева Н. Г. Вертикальное распределение глубоководных инфузорий в Чёрном море // Морск. экол. журн. – 2009. – **8**, 1. – С. 32 – 36.
12. Заика В. Е., Гулин М. Б. Наибольшие глубины обитания рыб в Чёрном море и особенности их питания у границы сероводородной зоны // Морск. экол. журн. – 2011. – **10**, 2. – С. 39 – 47.
13. Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. и др. Сосредоточие останков оксифионтов и банк живых спор высших грибов и диатомовых в донных отложениях сероводородной батиали Чёрного моря // Доп. НАНУ. – 2007. – **7**. – С. 159 – 164.
14. Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. и др. Биологическое разнообразие оксифионтов (в виде жизнеспособных спор) и анаэробов в донных осадках сероводородной батиали Чёрного моря // Доп. НАНУ. – 2008. – **5**. – С. 168 – 173.
15. Зубков М. В. Инфузории зоны сосуществования кислорода и сероводорода / Виноградов М. Е., Флинт М. В. Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. – М.: Наука, 1989. – С. 172 – 179.
16. Киселёва М. И. Новый род и вид полихеты семейства Chrysopetalidae в Чёрном море // Зоол. журн. – 1992. – **21**, 11. – С. 128 – 132.
17. Константинов А. С. Общая гидробиология. – М.: Высш. школа, 1979. – 480 с.
18. Моисеев Е. В., Мамаева Н. В. Простейшие у верхней границы сероводородной зоны Чёрного моря // Докл. АН СССР. – 1979. – **248**, 2. – С. 506–508
19. Мокиевский В. О. Экология морского мейобентоса. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 286 с.
20. Орехова Н. А., Коновалов С. К. Кислород и сероводород в донных осадках Севастопольской бухты // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2009. – **18**. – С. 48 – 56.
21. Основные черты геологического строения, гидрологического режима и биологии Средиземного моря. - М.: Наука, 1965. – 224 с.
22. Сергеева Н. Г., Заика В. Е. Экология полихет из пограничных сообществ пелагиали и бентали Чёрного моря // Доп. НАНУ. – 2000. – № 1. – С. 197 – 201.
23. Сорокин Ю. И. Чёрное море.-М.: Наука, 1982.- 217 с
24. Фролов В. Т. Литология. - М.: МГУ, 1995.– 352 с.
25. Шадрин Н. В. Древнейшие многоклеточные и современные анаэробные животные: необходимость новых концепций в эволюционной биологии и экологии // Морск. экол. журн. – 2011. – **10**, 2. – С. 110 – 112.
26. Alexander E., Stock A., Breiner H.-W., Behnke A., Bunge J., Yakimov M. M., Stoeck T. Microbial eukaryotes in the hypersaline anoxic L'Atalante deep-sea basin // Environmental Microbiology. – 2009. – **11**, 2. – P. 360 – 381.
27. Atkinson D. E. Adenine nucleotides as universal stoichiometric metabolic coupling agents / G. Weber. Advances in enzyme regulations. – N. Y.: Acad. Press, 1971. – P. 207 – 219.
28. Bernhard J. M. The distribution of benthic Foraminifera with respect to oxygen concentration and organic carbon levels in shallow-water Antarctic sediments // Limnol. Oceanogr. – 1989. – **34**, 6. – P. 1131 – 1141.
29. Codispoti L. A., Friederich G. E., Murray J. W., Sakamoto C. M. Chemical variability in the Black Sea: implications of continuous vertical profiles that penetrated the oxic/anoxic interface // Deep-Sea Res. – 1991. – **38**, 2A. – P. 691 – 710.
30. Daffonchio D., Borin S., Brusa T., Brusetti L. et al. Stratified prokaryote network in the oxic–anoxic transition of a deep-sea halocline // Nature. – 2006. – **440**. – P. 203 – 207.
31. Danovaro R., Dell'Anno A., Pusceddu A. Gambi C. et al. The first metazoa living in permanently anoxic conditions // BMC Biology. – 2010. – **8**, 30. – 17 p.
32. El Albani A., Bengtson S., Canfield D. E., Bekker A. et al. Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago // Nature. – 2010. – **466**. – P. 100 – 104.
33. Feenstra R. P. G., Tseng S. C. G. Comparison of

- fluorescein and Rose Bengal staining // *Ophthalmology*. – 1992. – **99**, 4. – P. 605 – 617.
34. Fenchel T., Kristensen L. D., Rasmussen L. Water column anoxia: vertical zonation of planktonic protozoa // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1990. – 62. – P. 1 – 10.
 35. Fenchel T., Finlay B. J. *Ecology and Evolution in Anoxic Worlds*. – Oxford, N.Y., Tokyo: Oxford Univ. Press, 1995. – 276 pp.
 36. Gewin V. Oceanography: Dead in the water // *Nature*. – 2010. – 466. – P. 812 – 814.
 37. Giere O. *Meiobenthology*, 2nd edition. – Berlin: Springer, 2009. – 503 p.
 38. Gulin S. B. Recent changes of biogenic carbonate deposition in anoxic sediments of the Black Sea: sedimentary record and climatic implication // *Mar. Environ. Res.* – 2000. – **49**, 4. – P. 319 – 328.
 39. Hay B. J., Arthur M. A., Dean W. E. et al. Sediment deposition in the Late Holocene abyssal Black Sea with climatic and chronological implications // *Deep-Sea Res.* – 1991. – **38**, 2A. – P. 1211 – 1235.
 40. Levin L. A. Deep-ocean life where oxygen is scarce // *Amer. Scientist*. – 2002. – 90. – P. 436 – 444.
 41. Levin L. A. Anaerobic Metazoans: No longer an oxymoron // *BMC Biology*. – 2010. – **8**, 31. – 2 p.
 42. Luth U., Luth C. M. A benthic approach to determine long-term changes of the oxic/anoxic interface in the water column of the Black Sea / *Proc. 30th Europ. Mar. Biol. Symp. (Southampton, UK, Sept 1995)*. – Southampton, 1997. – P. 231 – 242.
 43. Martin W., Rotte C., Hoffmeister M., Theissen U. et al. Early cell evolution, eukaryotes, anoxia, sulfide, oxygen, fungi first (?), and a tree of genomes revisited // *Life*. – **55**, 4–5. – P. 193 – 204.
 44. Middelburg J. J., Levin L. A. Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry // *Biogeosciences*. – 2009. – **6**. – P. 1273 – 1293.
 45. Risgaard-Petersen N., Langezaal A. M., Ingvarsdson S. et al. Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer // *Nature*. – 2006. – 443. – P. 93– 96
 46. Rosenberg R. Effect of oxygen deficiency on benthic macrofauna / Freeland et al. *Fjord oceanography*. – N.Y.: Plenum Publ., 1980. – P. 499 – 514.
 47. Sergeeva N. G., Gulin M. B. Meiobenthos from an active methane seepage area in the NW Black Sea // *Marine Ecology an Evolutionary Perspective, Special topics volume 'Ecology and evolution of vent, seep and whalefall organisms'*. – 2007. – **28**, 1. – P. 152 – 159.
 48. Stock T., Taylor G. T., Epstein S. S. Novel eukaryotes from the permanently anoxic Cariaco Basin (Caribbean Sea) // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2003. – **69**, 9. – P. 5656 – 5663.
 49. Wallmann K. J., Suess E., Westbrook G. H. et al. Salty brines on the Mediterranean sea floor // *Nature*. – 1997. – **387**. – P. 31 – 32.
 50. Wielen P. W., Bolhuis H., Borin S., Daffonchio D. et al. The enigma of prokaryotic life in deep hypersaline anoxic basins // *Science*. – 2005. – **307**. – P. 121 – 123.
 51. Yakimov M. M., Cono V., Denaro R., D'Auria G. et al. Primary producing prokaryotic communities of brine, interface and seawater above the halocline of deep anoxic lake L'Atalante, Eastern Mediterranean Sea // *The ISME Journal*. – 2007. – **1**. – P. 743 – 755.
 52. Zaitsev Yu. P., Polikarpov G. G. Recently discovered new biospheric pelocontour function in the Black Sea reductive bathyal zone // *J. Black Sea / Mediter. Environ.* – 2009. – **14**. – P. 151 – 165.

Поступила 23 августа 2011 г.

До вивчення ролі гіпоксії та аноксії в житті морських еукаріот. М. Б. Гулін. Проведено систематизація та аналіз основних досягнень останніх років з вивчення глибоководних зон гіпоксії і аноксії Середземного і Чорного морів, западині Каріако і деяких інших районів Світового океану. У дискусійній формі дано опис кисень-дефіцитних біотопів та мікроаерофільних угруповань бентосу і планктону що їх населяють, приведені характеристики аноксичних місцеперебувань. Показано, що гіпоксія і аноксія є принципово різними станами морського середовища, що визначають різні стратегії розвитку чи виживання еукаріотних організмів. При цьому виявлені протиріччя і невизначеність в оцінках можливості існування облігатної анаеробності еукаріот. Розглянуто проблемні питання у використанні сучасних методів дослідження морських редокс-систем.

Ключові слова: еукаріотні гідробіонти-аероби, гіпоксія, аноксія, сірководневе зараження

Studying the role of hypoxia and anoxia in the life of marine eukaryotes. M. B. Gulin. The basic achievements within the recent years regarding the study of deep-water areas with hypoxia and anoxia of the Mediterranean and Black seas, Cariaco Basin and also some another areas of the World ocean have been systematized and analyzed. Description of the oxygen-deficient habitats with inhabiting them microaerophilic benthic and plankton communities and characteristics of anoxic habitats are given in a form of discussion. It was shown that hypoxia and anoxia are fundamentally different states of marine environment, defining the various strategies of life or survival of eukaryotic organisms. At the same time, definite contradictions and ambiguity have been revealed for the current estimates of possibility of the strict anaerobic existence of aquatic eukaryotes. Selected problematic questions of using the available methods for studying marine redox-systems have been analyzed.

Key words: marine aerobic eukaryotes, anoxia, anoxia, H₂S environmental contamination